



Физиология человека: Учебник / Под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: Медицина, 2003. — 656 с: ил.: [2] л. ил. — (Учеб. лит. Для студ. мед. вузов).

Второе издание учебника (первое вышло в 1997 г. и трижды стереотипно тиражировано в 1998, 2000 и 2001 гг.) переработано в соответствии с последними достижениями науки. Представлены новые факты и концепции. Авторы учебника — высококвалифицированные специалисты в соответствующих областях физиологии. Особое внимание обращено на описание методов количественной оценки функционального состояния важнейших систем организма человека. Учебник соответствует программе, утвержденной МЗ России. Для студентов медицинских вузов и факультетов.

Глава 3. НЕРВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

3.1. МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

3.1.1. Методы исследования функций центральной нервной системы

3.1.2. Рефлекторный принцип регуляции функций

3.1.3. Торможение в центральной нервной системе

3.1.4. Свойства нервных центров

3.1.5. Принципы интеграции и координации в деятельности центральной нервной системы

3.1.6. Нейронные комплексы

3.1.7. Гематоэнцефалический барьер

3.1.8. Цереброспинальная жидкость

3.1.9. Элементы кибернетики нервной системы

3.2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

3.2.1. Спинной мозг

3.2.1.1. Морфофункциональная организация спинного мозга

3.2.1.2. Особенности нейронной организации спинного мозга

3.2.1.3. Проводящие пути спинного мозга

3.2.1.4. Рефлекторные функции спинного мозга

3.1. МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Познание принципов функциональной организации механизмов деятельности ведущей регулирующей — нервной — системы является важнейшей задачей в изучении физиологии целостного организма.

3.1.1. Методы исследования функций центральной нервной системы

Функции нервной системы изучают с использованием классических методов и специальных методических приемов, призванных выявить специфические функции нервных образований, играющих роль главной управляющей и информационной системы в организме.

К числу экспериментальных методов классической физиологии относятся приемы, направленные на активацию или подавление функции данного нервного образования. Способы активирования изучаемого органа сводятся к раздражению его адекватными (или неадекватными) стимулами. *Адекватное раздражение* достигается специфическим раздражением соответствующих рецептивных входов рефлексов либо электрическим раздражением проводникового или центрального отдела рефлекторной дуги, имитирующим нервные импульсы. Среди *неадекватных стимулов* наиболее распространенными являются раздражение различными химическими веществами и градуируемое раздражение электрическим током.

Подавление функции вплоть до полного выключения достигается частичным или полным удалением (*экстирпация*), *разрушением* изучаемого нервного образования, кратковременным *блокированием передачи возбуждения* химическим веществом, действием холодного фактора или анода постоянного тока, *денервацией* органа. Развитие и совершенствование электронной и усилительной техники значительно повышают возможности метода регистрации и анализа электрических проявлений деятельности нервных структур. *Регистрация электрических потенциалов* головного мозга с последующим автоматизированным анализом с помощью средств вычислительной техники становится одним из важнейших методов исследования в нейрофизиологии мозга. Развитие техники отведения электрических потенциалов отдельных нервных клеток (микроэлектродная техника) за последние 3—4 десятилетия существенно обогатило ценными экспериментальными фактами физиологию мозга.

При изучении биофизических аспектов деятельности нервных клеток и исследовании нейрогуморальных регуляторных систем, включая гематоэнцефалический барьер, цереброспинальную жидкость, широко используются *радиоизотопные методы*.

Классический *условнорефлекторный метод* изучения функции коры большого мозга в современной нейрофизиологии успешно применяется в комплексном анализе механизмов обучения, становления и развития адаптивного поведения в сочетании с *методами электроэнцефалографии, электронейрографии, нейро- и гистохимии, психофизиологии*, способствуя более полному представлению физиологической сущности протекающих в мозге процессов.

В познании механизмов работы мозга возрастает роль методов теоретической физиологии, нейрокибернетики, в частности методов моделирования (физическое, математическое, концептуальное). Под *моделью* обычно понимают искусственно созданный механизм, имеющий определенное подобие с рассматриваемым механизмом.

Модель как исследовательский инструмент отражает наиболее существенные черты моделируемого объекта, не перегружая его подробными деталями и упрощая объект исследования. Одним из постулатов теоретической нейрофизиологии является утверждение о сходстве по аналогии. Два механизма считаются аналогичными, если органы, соответствующие один другому, выполняют одну и ту же функцию. Из аналогии двух механизмов делается заключение о том, что функции одного механизма присущи и другому, у которого наличие таких функций экспериментально еще не установлено.

В системе научного познания психофизиологической сущности деятельности мозга трудно переоценить роль такого метода теоретической нейрофизиологии, как выдвижение, обоснование и проверка, верификация рабочей гипотезы. Практически использование любого метода физиологического исследования неразрывно связано с выдвижением и разработкой гипотезы — некоторого предположения, являющегося логическим развитием системы суждений и умозаключений, призванных объяснить имеющийся материал наблюдений и экспериментов. С учетом трудностей прямых экспериментальных вмешательств в структуры мозга человека становится понятной важная роль теоретического метода в физиологии мозга.

3.1.2. Рефлекторный принцип регуляции функций

Основное положение рефлекторной теории заключается в утверждении, что деятельность организма есть закономерная рефлекторная реакция на стимул. Узловым моментом развития рефлекторной теории следует считать классический труд И.М. Сеченова (1863) «Рефлексы головного мозга», в котором впервые был провозглашен тезис о том, что *все виды сознательной и бессознательной жизни человека представляют собой рефлекторные реакции. Рефлекс как универсальная форма взаимодействия организма и среды есть реакция организма, возникающая на раздражение рецепторов и осуществляемая с участием центральной нервной системы.*

В естественных условиях рефлекторная реакция происходит при пороговом, надпороговом раздражении входа рефлекторной дуги — рецептивного поля данного рефлекса. Рецептивным полем называется участок воспринимающей чувствительной поверхности организма с расположенными здесь рецепторными клетками, раздражение которых инициирует рефлекторную реакцию. Рецептивные поля разных рефлексов имеют определенную локализацию, рецепторные клетки для оптимального восприятия адекватных раздражителей и располагающиеся в сетчатке (фоторецепторы); в спиральном (кортиево) органе (волосковые слуховые рецепторы); в мышцах, в сухожилиях, в суставных полостях (проприорецепторы); на поверхности языка (вкусовые рецепторы); в слизистой оболочке носовых ходов (обонятельные рецепторы); в коже (болевые, температурные, тактильные рецепторы) и др.

Структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга — последовательно соединенная цепочка нервных клеток, обеспечивающая осуществление реакции, или ответа, на раздражение. Рефлекторная дуга состоит из *афферентного, центрального и эфферентного звеньев*, связанных между собой синаптическими соединениями. Афферентная часть дуги начинается рецепторными образованиями, назначение которых заключается в трансформации энергии внешних раздражений в энергию нервного импульса, поступающего по афферентному звену дуги рефлекса в ЦНС.

В зависимости от сложности структуры рефлекторной дуги различают моно- и полисинаптические рефлексы. В простейшем случае импульсы, поступающие в центральные нервные структуры по афферентным путям, переключаются непосред-

венно на эфферентную нервную клетку, т.е. в системе рефлекторной дуги имеется одно синаптическое соединение. Такая рефлекторная дуга называется *моносинаптической* (например, рефлекторная дуга сухожильного рефлекса). Наличие в структуре рефлекторной дуги двух и более синаптических переключений (т.е. 3 и более нейрона) позволяет характеризовать ее как *полисинаптическую*.

Объяснение физиологических механизмов обучения, приобретенного навыка, коррекции выполненного ответа только на основе принципа рефлекторной реакции требует существенного пересмотра классической схемы рефлекторной реакции, определяемой простой прямой связью: стимул → нервный центр → реакция.

Представление о рефлекторной реакции как о целесообразном ответе организма диктует необходимость дополнить рефлекторную дугу еще одним звеном — *петлей обратной связи*, призванной установить связь между реализованным результатом рефлекторной реакции и нервным центром, выдающим исполнительные команды. Обратная связь — важнейший принцип функционирования кибернетических информационно-управляющих систем — трансформирует открытую рефлекторную дугу в закрытую. Она может быть реализована разными способами: от исполнительной структуры к нервному центру, например, через возвратную аксонную коллатераль пирамидного нейрона коры большого мозга или двигательной моторной клетки переднего рога спинного мозга. Обратная связь может обеспечиваться и нервными волокнами, поступающими к рецепторным структурам и управляющими чувствительностью рецепторных афферентных структур анализатора. Такая структура рефлекторной дуги превращает ее в самонастраивающийся нервный контур регуляции физиологической функции, совершенствуя рефлекторную реакцию и оптимизируя поведение организма.

Классификации рефлексов. Существуют классификации рефлексов: по способам их вызывания, особенностям рецепторов, центральным нервным структурам их обеспечения, биологическому значению, сложности нейронной структуры рефлекторной дуги и др. По способу вызывания различают *безусловные рефлексы* (категория рефлекторных реакций, передаваемых по наследству) и *условные рефлексы* (рефлекторные реакции, приобретаемые на протяжении индивидуальной жизни организма).

Различают *экстероцептивные рефлексы* — рефлекторные реакции, инициируемые раздражением экстерорецепторов (болевые, температурные, тактильные и др.), *интероцептивные рефлексы* — рефлекторные реакции, запускаемые раздражением интероцепторов (хемо-, баро-, осморорецепторов и др.), *проприоцептивные рефлексы* — рефлекторные реакции, осуществляемые в ответ на раздражение проприорецепторов мышц, сухожилий, суставных поверхностей и др.).

В зависимости от уровней структуры мозга различают *спинномозговые, бульварные, мезэнцефальные, диэнцефальные, кортикальные рефлекторные реакции*.

По биологическому назначению рефлексы делят на *пищевые, оборонительные, половые* и др.

С учетом уровня эволюционного развития, совершенствования сложности нервного субстрата, обеспечивающего рефлекторную реакцию, физиологического значения, уровня интегративной деятельности организма выделяют шесть основных видов рефлексов, или уровней рефлекторных реакций (А.Б. Коган).

Элементарные безусловные рефлексы представлены простыми рефлекторными реакциями, осуществляемыми на уровне отдельных сегментов спинного мозга. Они имеют местное значение, вызываются локальным раздражением рецепторов данного сегмента тела и проявляются в виде локальных сегментарных сокращений скелетных

мышц. Элементарные безусловные рефлексы осуществляются по жестко детерминированным программам и имеют четкую структурную основу в виде сегментарного аппарата спинного мозга. В результате такие рефлекторные реакции отличаются высокой степенью автоматизма и стереотипности. Функциональная роль этой категории рефлексов заключается в обеспечении простейших приспособительных реакций к внешним воздействиям местного значения, а также в приспособительных изменениях отдельных внутренних органов.

Координационные безусловные рефлексы представляют собой согласованные акты локомоторной деятельности или комплексные реакции вегетативных функциональных объединений внутренних органов. Эти рефлексы также вызываются раздражением определенных групп внешних или внутренних рецепторов, однако их эффект не ограничивается локальной реакцией, а формирует сложные координационные акты сокращения и расслабления мышц, а также возбуждения или торможения деятельности ряда внутренних органов.

В физиологических механизмах реализации рефлекторных реакций этого типа значительное место занимает принцип обратной связи, обеспечиваемый соответствующими спинномозговыми структурами и осуществляющий антагонистическую, реципрокную иннервацию мышц-синергистов и антагонистов, функциональное назначение координационных безусловных рефлексов — формирование на базе локальных элементарных безусловных рефлексов целенаправленных локомоторных актов или гомеостатических систем организма.

Интегративные безусловные рефлексы представляют собой дальнейший шаг в интеграции отдельных безусловных рефлексов, осуществляющих сложные двигательные акты организма в тесной связи с вегетативным обеспечением, формируя тем самым комплексные поведенческие акты. Рефлекторные реакции этого типа инициируются такими биологически важными стимулами, как пищевые, болевые раздражители. Определяющим на входе этих рефлекторных актов становятся не физико-химические свойства стимулов, а в первую очередь их биологическое значение. Интегративные безусловные рефлексы всегда носят системный характер, включая достаточно выраженные соматические и вегетативные компоненты. Их реализация оказывается весьма пластичной, тесно связанной со многими развитыми проприоцептивными обратными связями, обеспечивающими точную коррекцию выполняемого сложного поведенческого акта в соответствии с изменениями в состоянии организма. Пример такой реакции — ориентировочная реакция. Биологическое значение последней заключается в перестройке организма, которая обеспечивает оптимальную подготовку к восприятию и быстрому анализу нового неизвестного сигнала в целях организации рационального ответа. Интегративные безусловные рефлексы требуют для реализации надсегментарных механизмов рефлекторной регуляции поведения организма. Эти рефлексы означают переход от сравнительно простых безусловных рефлексов к поведенческим актам.

Сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) представляют собой видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе интегративных рефлексов по генетически заданной программе. В качестве запускающих стереотипные поведенческие реакции раздражений выступают стимулы, имеющие отношение к питанию, защите, размножению и другим биологически важным потребностям организма.

Сложнейшие безусловные рефлексы образованы последовательными интегративными реакциями, построенными таким образом, что завершение одной реакции становится началом следующей. Адаптивность инстинктов усиливается благодаря на-

слоению на сложнейшие безусловные рефлексы условных, приобретаемых на ранних этапах онтогенеза. Нервный субстрат, ответственный за физиологические механизмы инстинктивного поведения, представляет иерархическую систему соподчиненных центров интегративных, координационных и элементарных безусловных рефлексов. Жесткая предопределенность инстинктивных реакций обусловлена этапной последовательностью актов инстинктивного поведения, ограничивающей сферу функционирования обратной связи от последующего этапа к предыдущему, уже реализованному. Инстинктивные реакции отражают исторический опыт вида. В субъективной сфере человека сложнейшие безусловные рефлексы проявляются в виде последовательных влечений и желаний.

Элементарные условные рефлексы проявляются в интегративных реакциях, вызываемых ранее индифферентными раздражителями, приобретающими сигнальное значение в результате жизненного опыта или подкрепления их безусловными стимулами (сигналы), имеющими биологическое значение. Основным отличием этой категории рефлекторных реакций является то, что они образуются в процессе индивидуальной жизни. Условнорефлекторные реакции образуются, усложняются, видоизменяются на протяжении всей жизни; наиболее простые из них формируются в раннем возрасте. Нервным субстратом, отвечающим за осуществление условнорефлекторных реакций, является филогенетически наиболее молодая структура головного мозга — кора большого мозга. Многоканальность и взаимозаменяемость путей реализации условнорефлекторного механизма лежат в основе высокой пластичности и надежности условнорефлекторных реакций. В системе рефлекторных реакций появление условного рефлекса означает качественно новый скачок в приспособительном поведении высших животных и человека. Условнорефлекторные реакции дают возможность организму заблаговременно отвечать на жизненно важные ситуации. В психической сфере деятельности человека условные рефлексы закладывают начало ассоциативному способу мышления.

Сложные формы высшей нервной деятельности представлены психическими реакциями, возникающими на основе интеграции элементарных условных рефлексов и аналитико-синтетических механизмов абстрагирования. Абстрагирование от конкретного содержания безусловных подкрепляющих раздражителей обеспечивает возможность более полного и целостного восприятия окружающего мира, адекватного прогнозирования и программирования поведения. В качестве вызывающих подобные реакции стимулов обычно выступают сложные комплексные раздражители. Часто такие рефлекторные реакции имеют усеченную рефлекторную дугу (отсутствует эфферентное звено рефлекторной дуги). Сложные формы высшей нервной деятельности оказываются связанными с синтетическими процессами, обеспечивающими целостные субъективные образы внешнего мира, целенаправленные программы поведения, различные проявления абстрактной мыслительной деятельности человека.

3.1.3. Торможение в центральной нервной системе

Интегративная и координационная деятельность центральных нервных образований осуществляется при обязательном участии тормозных процессов.

Торможение в ЦНС — активный процесс, проявляющийся внешне в подавлении или в ослаблении процесса возбуждения.

Торможение в норме неразрывно связано с возбуждением, является его производным, сопутствует возбудительному процессу, ограничивая его и препятствуя чрезмерному распространению последнего. При этом торможение вместе с возбужде-

нием формирует сложную мозаику активированных и заторможенных зон в центральных нервных структурах. Формирующий эффект тормозного процесса развивается в пространстве и во времени. Торможение — врожденный процесс, постоянно совершенствующийся в течение индивидуальной жизни организма.

При значительной силе фактора, вызвавшего торможение, оно может распространяться, вовлекая в тормозной процесс большие популяции нервных клеток.

История развития учения о тормозных процессах в ЦНС началась с открытия И.М. Сеченовым *эффекта центрального торможения* (химическое раздражение зрительных бугров тормозит простые спинномозговые безусловные реакции). Вначале предположение о существовании специфических тормозных нейронов, обладающих способностью оказывать тормозные влияния на другие нейроны, с которыми имеются синаптические контакты, диктовалось логической необходимостью для объяснения сложных форм координационной деятельности центральных нервных образований. Впоследствии это предположение нашло прямое экспериментальное подтверждение (Экклс, Реншоу), когда было показано существование специальных вставочных нейронов, имеющих синаптические контакты с двигательными нейронами. Активация этих вставочных нейронов закономерно приводила к торможению двигательных нейронов. В зависимости от нейронного механизма, способа вызывания тормозного процесса в ЦНС различают несколько видов торможения: постсинаптическое, пресинаптическое, пессимальное.

Постсинаптическое торможение — основной вид торможения, развивающийся в постсинаптической мембране аксосоматических и аксодендритических синапсов. Под влиянием активации тормозных нейронов в концевых разветвлениях их аксонных отростков освобождается и поступает в синаптическую щель тормозной медиатор. Тормозной эффект таких нейронов обуславливается специфической природой медиатора — химического переносчика сигнала с одной клетки на другую. Наиболее распространенным тормозным медиатором является гамма-аминомасляная кислота (ГАМК). ГАМК вызывает в постсинаптической мембране эффект гиперполяризации в виде ТПСР, пространственно-временная суммация которых повышает уровень МП (гиперполяризация), приводит к урежению или полному прекращению генерации ПД.

Возвратным торможением называется угнетение активности нейрона, вызываемое возвратной импульсацией по коллатерали его аксона. Так, мотонейрон переднего рога спинного мозга прежде чем покинуть спинной мозг, дает боковую (возвратная) ветвь, которая возвращается назад и заканчивается на тормозных нейронах (клетки Реншоу). Аксон клетки Реншоу контактирует с мотонейронами, оказывая на них тормозное действие.

Пресинаптическое торможение разворачивается в аксоаксональных синапсах, блокируя распространение возбуждения по аксону. Пресинаптическое торможение часто выявляется в структурах мозгового ствола, в спинном мозге (рис. 3.1).

Пессимальное торможение наступает при высокой частоте раздражения. В первый момент возникает высокая частота ответного возбуждения, через некоторое время стимулируемый центральный нейрон, работая в таком режиме, переходит в состояние торможения.

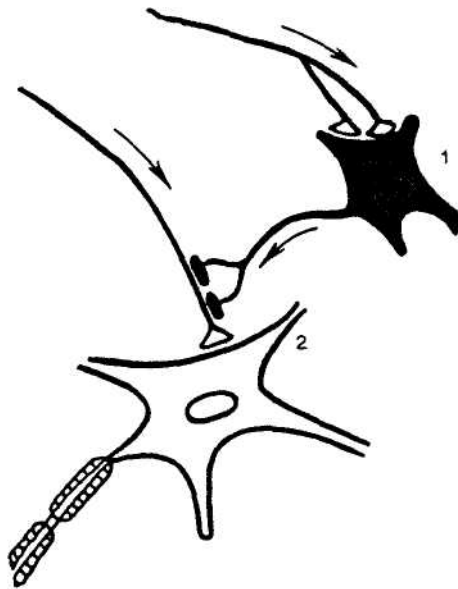


Рис. 3.1. Структуры, обеспечивающие пресинаптическое торможение.
1 — тормозной нейрон; 2 — мотонейрон.

3.1.4. Свойства нервных центров

Рефлекторная деятельность организма во многом определяется общими свойствами нервных центров.

Нервный центр — совокупность структур ЦНС, координированная деятельность которых обеспечивает регуляцию отдельных функций организма или определенный рефлекторный акт.

Представление о структурно-функциональной основе нервного центра обусловлено историей развития учения о локализации функций в ЦНС. На смену старым теориям об узкой локализации, или эквипотенциальности, высших отделов головного мозга, в частности коры большого мозга, пришло современное представление о *динамической локализации функций*, основанное на признании существования четко локализованных ядерных структур нервных центров и менее определенных рассеянных элементов анализаторных систем мозга. При этом с цефализацией нервной системы растут удельный вес и значимость рассеянных элементов нервного центра, внося существенные различия в анатомических и физиологических границах нервного центра. В результате функциональный нервный центр может быть локализован в разных анатомических структурах. Например, дыхательный центр представлен нервными клетками, расположенными в спинном, продолговатом, промежуточном мозге, в коре большого мозга.

Нервные центры имеют ряд общих свойств, что во многом определяется структурой и функцией синаптических образований.

1. **Односторонность проведения возбуждения.** В рефлекторной дуге, включающей нервные центры, процесс возбуждения распространяется в одном направлении (от входа — афферентных путей к выходу — эфферентным путям).

2. **Иррадиация возбуждения.** Особенности структурной организации центральных нейронов, огромное число межнейронных соединений в нервных центрах существенно модифицируют направление распространения возбуждения в зависимости от силы раздражителя и функционального состояния центральных нейронов. Значитель-

ное увеличение силы раздражителя приводит к расширению области вовлекаемых в возбуждение центральных нейронов — иррадиации возбуждения.

3. **Суммация возбуждения.** В работе нервных центров значительное место занимают процессы пространственной и временной суммации возбуждения, основным нервным субстратом которой является постсинаптическая мембрана. Процесс *пространственной суммации* афферентных потоков возбуждения от различных участков рецептивного поля облегчается наличием на мембране нервной клетки сотен и тысяч синаптических контактов. Процессы *временной суммации* в ответ на многократное возбуждение одних и тех же рецепторов обусловлены суммацией возбуждающих постсинаптических потенциалов (ВПСП) на постсинаптической мембране.

4. **Наличие синоптической задержки.** Время рефлекторной реакции зависит в основном от двух факторов: скорости движения возбуждения по нервным проводникам и времени распространения возбуждения с одной клетки на другую через синапс. При относительно высокой скорости распространения импульса по нервному проводнику основное время рефлекса приходится на синаптическую передачу возбуждения (синаптическая задержка). В нервных клетках высших животных и человека одна синаптическая задержка примерно равна 1 мс. Если учесть, что в реальных рефлекторных дугах имеются десятки последовательных синаптических контактов, становится понятной длительность большинства рефлекторных реакций — десятки и сотни миллисекунд.

5. **Высокая утомляемость.** Длительное повторное раздражение рецептивного поля рефлекса приводит к ослаблению рефлекторной реакции вплоть до полного исчезновения, что называется утомлением. Этот процесс связан с деятельностью синапсов — в последних истощается запас медиатора, уменьшаются энергетические ресурсы, происходит адаптация постсинаптического рецептора к медиатору.

6. **Тонус,** или наличие определенной фоновой активности нервного центра, определяется тем, что в покое в отсутствие специальных внешних раздражений определенное количество нервных клеток находится в состоянии постоянного возбуждения, генерирует фоновые импульсные потоки. Даже во сне в высших отделах мозга остается некоторое количество фоно-воактивных нервных клеток, формирующих «сторожевые пункты» и определяющих некоторый тонус соответствующего нервного центра.

7. **Пластичность.** Функциональная подвижность нервного центра, т.е. возможность включения его в регуляцию различных функций, может существенно модифицировать картину осуществляемых рефлекторных реакций. Поэтому пластичность нервных центров тесно связана с изменением эффективности или направленности связей между нейронами.

8. **Конвергенция.** Нервные центры высших отделов мозга являются мощными коллекторами афферентной информации. Количественное соотношение периферических рецепторных и промежуточных центральных нейронов (10:1) предполагает значительную конвергенцию разномодальных сенсорных посылок на одни и те же центральные нейроны. На это указывают прямые исследования центральных нейронов: в нервном центре имеется значительное количество поливалентных, полисенсорных нервных клеток, реагирующих на разномодальные стимулы (свет, звук, механические раздражения и др.). Конвергенция нервных сигналов на уровне эфферентного звена рефлекторной дуги определяет физиологический механизм принципа «общего конечного пути» по Шеррингтону.

9. **Интеграция в нервных центрах.** Важные интегративные функции нервных центров ассоциируются с интегративными процессами на системном уровне в плане образования функциональных объединений нервных центров для осуществления сложных координированных приспособительных реакций организма.

10. **Свойство доминанты.** *Доминантным* называется временно господствующий в нервных центрах очаг (доминантный центр) повышенной возбудимости. По А.А. Ухтомскому, доминантный очаг характеризуется повышенной возбудимостью, стойкостью и инертностью возбуждения, способностью к суммированию возбуждения. В доминантном очаге устанавливается определенный уровень стационарного возбуждения, способствующий суммированию ранее подпороговых возбуждений и переводу на оптимальный для данных условий ритм работы, когда этот очаг становится наиболее чувствительным. Доминирующее значение такого очага определяет его угнетающее влияние на другие соседние очаги возбуждения. Доминантный очаг возбуждения «притягивает» к себе возбуждение других возбужденных зон (нервные центры). Принцип доминанты определяет формирование главенствующего возбужденного нервного центра в тесном соответствии с ведущими потребностями организма в конкретный момент времени.

11. **Цефализация нервной системы.** Основная тенденция в эволюционном развитии нервной системы проявляется в перемещении, сосредоточении функции регуляции и координации деятельности организма в головные отделы ЦНС. Этот процесс называется *цефализацией управляющей функции нервной системы*. При всей сложности складывающихся отношений между древними и эволюционно новыми нервными образованиями стволовой части мозга общая схема взаимных влияний может быть представлена следующим образом: восходящие влияния преимущественно носят возбуждающий, стимулирующий характер; нисходящие — угнетающий, тормозной характер. Эта схема согласуется с представлением о росте в процессе эволюции роли и значения тормозных процессов в осуществлении сложных интегративных рефлекторных реакций.

3.1.5. Принципы интеграции и координации в деятельности центральной нервной системы

В реализации информационно-управляющей функции нервной системы значительная роль принадлежит процессам **интеграции** и **координации** деятельности отдельных нервных клеток и нейронных ансамблей, которые основаны на особенностях взаимодействия информационных потоков на уровне нервных клеток и рефлекторных дуг. Конструктивные особенности афферентных, промежуточных и эфферентных нейронов обеспечивают широкий диапазон *иррадиации* и *концентрации возбуждения* на основе двух кардинальных принципов: дивергенции и конвергенции.

Дивергенцией называется способность нервной клетки устанавливать многочисленные синаптические связи с различными нервными клетками. Благодаря этому одна нервная клетка может участвовать в нескольких различных реакциях, передавать возбуждение значительному числу других нейронов, которые могут возбудить большее количество нейронов, обеспечивая широкую *иррадиацию возбуждательного процесса* в центральных нервных образованиях.

Процессы **конвергенции** заключаются в схождении различных импульсных потоков от нескольких нервных клеток к одному и тому же нейрону. На мотонейронах спинного мозга, кроме первичных афферентных волокон, конвергируют волокна различных нисходящих трактов от супраспинальных и собственно спинальных центров,

а также от возбуждающих и тормозных вставочных промежуточных нейронов. В результате мотонейроны спинного мозга выполняют функцию общего конечного пути для многочисленных нервных образований, включая и надсегментный аппарат головного мозга.

В координационной деятельности центральных нервных образований значительная роль принадлежит **взаимодействию рефлексов**, которая проявляется в различных эффектах (облегчение, суммация, угнетение, подавление, возбуждение).

Примером координационного взаимодействия рефлексов является *ре-ципрокная иннервация мышц-антагонистов*. Известно, что сгибание или разгибание конечностей осуществляется благодаря согласованной работе двух функционально антагонистических мышц: сгибателей и разгибателей. Координация обеспечивается организацией антагонистических отношений между мотонейронами сгибателей и разгибателей, иннервирующих соответствующие мышцы. Реципрокные функциональные отношения складываются в сегментарных структурах спинного мозга благодаря включению в дугу спинномозгового рефлекса дополнительного элемента — специального тормозного нейрона (клетка Реншоу). Схематически этот механизм выглядит следующим образом: сигнал от афферентного звена через обычную вставочную нервную клетку вызывает возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-сгибатель, а через клетку Реншоу тормозит мотонейрон, иннервирующий мышцу-разгибатель. Так происходит координированное сгибание конечности; напротив, при выполнении разгибания конечности возбуждается мотонейрон мышцы-разгибателя, а через вставочную клетку Реншоу тормозится мотонейрон мышцы-сгибателя (рис. 3.2). Таким образом, акт сгибания конечности, представляющий собой работу мышц-антагонистов, обеспечивается формированием реципрокных отношений между нервными центрами соответствующих мышц.

В ЦНС распространены интегративные феномены — посттетаническая потенциация, окклюзия, облегчение.

Посттетаническая потенциация проявляется следующим образом: при раздражении стимулами редкой частоты афферентного нерва можно получить рефлекс определенной интенсивности. Если затем этот нерв подвергать высокочастотному ритмическому раздражению, то повторное редкое ритмическое раздражение приведет к резкому усилению реакции.

Если два нервных центра рефлекторных реакций имеют частично перекрываемые рецептивные поля, то при совместном раздражении обоих рецептивных полей реакция будет меньше, чем арифметическая сумма реакций при изолированном раздражении каждого из рецептивных полей — *феномен окклюзии* (рис. 3.3).

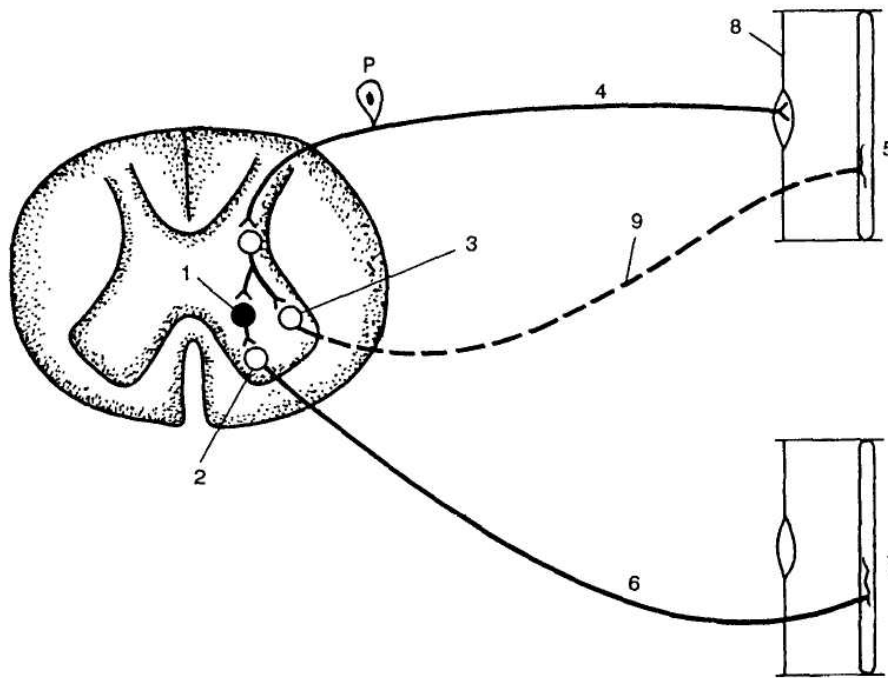


Рис. 3.2. Реципрокная иннервация мышц-антагонистов.

1 — тормозная клетка Реншоу; 2 — мотонейрон мышцы-сгибателя; 3 — мотонейрон мышцы-разгибателя; 4 — афферентное волокно от мышцы-разгибателя; 5 — мышца-разгибатель; 6 — длительное (эфферентное) волокно мышцы-сгибателя; 7 — мышца-сгибатель; 8 — мышечный рецептор; 9 — эфферентное нервное волокно мышцы-разгибателя.

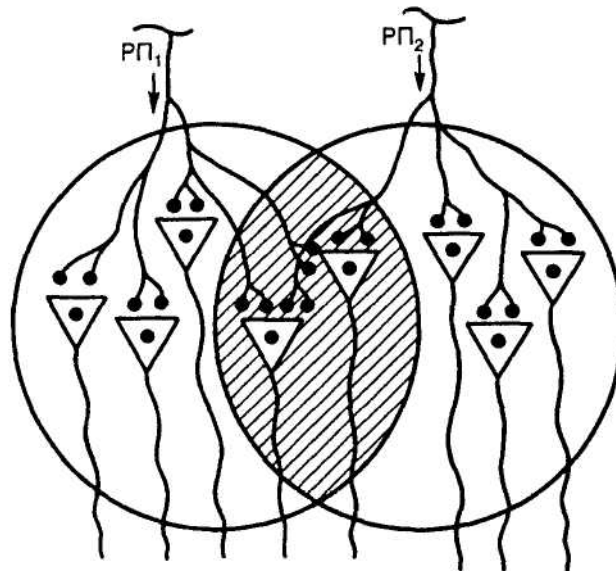


Рис. 3.3. Феномен окклюзии.

РП₁, РП₂ — рецептивные поля акции при совместном раздражении рецептивных полей двух рефлексов можно наблюдать феномен облегчения (т.е. суммарная реакция выше суммы реакции при изолированном раздражении этих рецептивных полей). Это результат того, что часть общих для обоих рефлексов нейронов при изолированном раздражении оказывает подпороговый эффект для осуществления данной рефлекторной реакции. При совместном раздражении они суммируются и достигают пороговой силы; в результате конечная реакция оказывается больше суммы изолированных реакций.

3.1.6. Нейронные комплексы

Концепция организации и самоорганизации в строении и функции нервной системы получила наибольшее развитие в представлениях о *модульной (ансамблевой)* конструкции нервной системы как принципиальной основы построения функциональных систем мозга. Хотя простейшей структурной и функциональной единицей нервной системы является нервная клетка, многочисленные данные современной нейрофизиологии свидетельствуют, что сложные функциональные «узоры» в центральных нервных структурах определяются эффектами скоординированной активности в отдельных популяциях нервных клеток.

Образования головного мозга состоят из повторяющихся локальных нейронных сетей модулей, которые варьируют от структуры к структуре по числу клеток, внутренним связям и способу обработки информации. Каждый модуль, или нейронный ансамбль, представляет собой совокупность локальных нейронных сетей, которая обрабатывает информацию, передает ее со своего входа на выход, подвергает трансформации, определяемой общими свойствами структуры и ее внешними связями. Один модуль может входить в состав различных функциональных образований.

Группирование нейронов в ансамбли нервных клеток для совместного выполнения функций следует рассматривать как проявление кооперативного способа деятельности. Основным функциональным признаком ансамблевой организации является локальный синергизм реакций нейронов центральной ядерной структуры ансамбля, окруженной зоной заторможенных и не реагирующих нейронов (А.Б. Коган, О.Г. Чораян). Размеры группировок нейронов в горизонтальной плоскости в среднем достигают диаметра 100—150 мкм, что соответствует размерам клеточных объединений, выявляемых по функциональным показателям синергичности возбудительных реакций на адекватное раздражение их рецептивных полей. Размеры зоны синаптических окончаний вторичного специфического афферентного волокна в корковых структурах (100—150 мкм) близки к пространственным характеристикам элементарного нейронного ансамбля.

Схема активации нейронного ансамбля может быть представлена следующим образом. Сигналы, поступающие по первичным специфическим и неспецифическим афферентам, активируют вначале обширную зону, вовлекая в процесс возбуждения группу нейронных ансамблей. Более дробная конфигурация нейронных группировок в зоне диаметром 100—150 мкм формируется под влиянием вторичных афферентных волокон, несущих сигналы внутрицентрального взаимодействия. Из множества элементарных нейронных ансамблей образуется центральная мозаика активности, определяющая постоянно меняющийся «узор» возбуждения и торможения в нервном центре.

Принципиальным моментом ансамблевой концепции работы мозга является утверждение, что на каждом этапе переработки информации в качестве функциональной единицы выступает не отдельно взятая нервная клетка, а внутренне интегрированное клеточное объединение — *нейронный ансамбль*. Основными характеристиками его являются:

- *локальный синергизм* реакции нейронов центральной зоны;
- наличие *тормозной окантовки*, образованной клетками с тормозными реакциями на данное раздражение, окружающими центральную зону клеток с возбудительными реакциями;
- наличие определенного числа нейронов со *стабильными ответами* (обычно они расположены в центральной ядерной зоне ансамбля) при значительно большем числе

клеток с *вариабельными параметрами* импульсного ответа на адекватное афферентное раздражение.

Элементарные нейронные ансамбли как функциональные единицы рабочих механизмов мозга играют роль своего рода «кирпичиков», из которых формируются более сложные блоки и конструкции мозга.

3.1.7. Гематоэнцефалический барьер

Организм человека и высших животных обладает рядом специфических физиологических систем, обеспечивающих приспособление (адаптация) к постоянно изменяющимся условиям существования. Этот процесс тесно связан с необходимостью обязательного сохранения постоянства существенных физиологических параметров, внутренней среды организма, физико-химического состава тканевой жидкости межклеточного пространства.

Среди гомеостатических приспособительных механизмов, призванных защитить органы и ткани от чужеродных веществ и регулировать постоянство состава тканевой межклеточной жидкости, ведущее место занимает гематоэнцефалический барьер. По определению Л.С. Штерн, гематоэнцефалический барьер объединяет совокупность физиологических механизмов и соответствующих анатомических образований в ЦНС, участвующих в регулировании состава цереброспинальной жидкости (ЦСЖ).

В представлениях о гематоэнцефалическом барьере в качестве основных положений подчеркивается следующее:

- проникновение веществ в мозг осуществляется главным образом не через ликворные пути, а через кровеносную систему на уровне капилляр — нервная клетка;
- гематоэнцефалический барьер является в большей степени не анатомическим образованием, а функциональным понятием, характеризующим определенный физиологический механизм. Как любой существующий в организме физиологический механизм, гематоэнцефалический барьер находится под регулирующим влиянием нервной и гуморальной систем;
- среди управляющих гематоэнцефалическим барьером факторов ведущим является уровень деятельности и метаболизма нервной ткани.

Гематоэнцефалический барьер регулирует проникновение из крови в мозг биологически активных веществ, метаболитов, химических веществ, воздействующих на чувствительные структуры мозга; препятствует поступлению в мозг чужеродных веществ, микроорганизмов, токсинов.

Основной функцией, характеризующей гематоэнцефалический барьер, является проницаемость клетки. Необходимый уровень физиологической проницаемости, адекватный функциональному состоянию организма, обуславливает динамику поступления в нервные клетки мозга физиологически активных веществ.

Функциональная схема гематоэнцефалического барьера включает в себя наряду с гистогематическим барьером нейроглию и систему ликворных пространств. Гистогематический барьер имеет двойную функцию: регуляторную и защитную. Регуляторная функция обеспечивает относительное постоянство физических и физико-химических свойств, химического состава, физиологической активности межклеточной среды органа в зависимости от его функционального состояния. Защитная функция гистогематического барьера заключается в защите органов от поступления чужеродных или токсичных веществ эндо- и экзогенной природы.

Ведущим компонентом морфологического субстрата гематоэнцефалического барьера, обеспечивающим его функции, является стенка капилляра мозга. Существу-

ют два механизма проникновения вещества в клетки мозга: через ЦСЖ, которая служит промежуточным звеном между кровью и нервной или глиальной клеткой, и через стенку капилляра. У взрослого организма основным путем движения вещества в нервные клетки является гематогенный (через стенки капилляров); ликворный путь становится вспомогательным, дополнительным.

Проницаемость гематоэнцефалического барьера зависит от функционального состояния организма, содержания в крови медиаторов, гормонов, ионов. Повышение их концентрации в крови приводит к снижению проницаемости гематоэнцефалического барьера для этих веществ.

Функциональная система гематоэнцефалического барьера представляется важным компонентом нейрогуморальной регуляции. В частности, через гематоэнцефалический барьер реализуется принцип обратной химической связи в организме. Именно таким образом осуществляется механизм гомеостатической регуляции состава внутренней среды организма.

3.1.8. Цереброспинальная жидкость

Цереброспинальная жидкость (син.: ликвор, спинномозговая жидкость) — прозрачная бесцветная жидкость, заполняющая полости желудочков мозга, субарахноидальное пространство головного мозга и спинномозговой канал, периваскулярные и перичеллюлярные пространства в ткани мозга.

Она выполняет питательные функции, определяет величину внутримозгового давления. Состав ЦСЖ формируется в процессе обмена веществ между мозгом, кровью и тканевой жидкостью, включая все компоненты ткани мозга. В ЦСЖ содержится ряд биологически активных соединений: гормоны гипофиза и гипоталамуса, ГАМК, АХ, норадреналин, дофамин, серотонин, мелатонин, продукты их метаболизма.

Среди клеток ЦСЖ преобладают лимфоциты (более 60 % от общего числа клеток) — в норме в 2 мкл спинномозговой жидкости содержится 3 клетки. Химический состав ЦСЖ очень близок к плазме крови: 89—90 % воды, 10—11 % сухого остатка, содержащего органические и неорганические вещества, участвующие в метаболизме мозговой ткани. Общий белок ЦСЖ содержит до 30 различных фракций; основную часть его формируют миелин и образующиеся при его распаде промежуточные продукты, гликопептиды, липопротеины, полиамины, белок S-100. ЦСЖ содержит лизоцим, ферменты (кислая и щелочная фосфатазы, рибонуклеазы, лактат-дегидрогеназа, ацетилхолинэстераза, пептидазы и др.).

В клинической практике важную диагностическую значимость имеет белковый коэффициент Кафки ЦСЖ — отношение количества глобулинов к альбуминам (в норме составляет 0,2—0,3).

К основным *ликвороносным путям* относятся боковые желудочки, III и IV желудочки головного мозга, водопровод среднего мозга, силвиев водопровод, цистерны головного и спинного мозга. Система ликворообращения мозга включает три основных звена: ликворопroduкцию, ликвороциркуляцию и отток ликвора.

Производство ЦСЖ осуществляется в основном сосудистыми сплетениями желудочков мозга путем фильтрации из плазмы крови. В образовании ЦСЖ принимают участие структурные элементы мозга благодаря возможности диффузии межклеточной жидкости через эпендиму в желудочки головного мозга и через межклеточные пространства к поверхности мозга. В продукции ЦСЖ принимают участие и клетки

мозговой ткани (нейроны и глия). В нормальных условиях экстравазкулярная продукция ЦСЖ весьма незначительна.

Путь постоянной циркуляции ЦСЖ схематически выглядит следующим образом: из боковых желудочков мозга через межжелудочковое отверстие (отверстие Монро) она поступает в III желудочек, затем через водопровод среднего мозга — в IV желудочек, откуда большая часть жидкости через срединную апертуру (отверстие Мажанди) и латеральные апертуры (отверстия Лушки) переходит в цистерны основания мозга, достигает борозды среднего мозга (силвиева борозда) и поднимается в субарахноидальное пространство полушарий большого мозга. Циркуляция ЦСЖ определяется градиентом гидростатического давления в ликворных путях.

Отток ЦСЖ преимущественно (на 30—40 %) происходит через арахно-идальное пространство в продольный синус (часть венозной системы головного мозга). Движущим фактором такого перемещения ЦСЖ является градиент гидростатического давления ее и венозной крови. Давление ЦСЖ в норме превышает венозное в верхнем продольном синусе на 15—20 мм вод. ст. Около 10 % жидкости оттекает через сосудистое сплетение желудочков мозга, от 5 до 30 % — в лимфатическую систему через периневральные пространства черепных и спинномозговых нервов. Некоторое количество жидкости резервируется эпендимой желудочков мозга и сосудистыми сплетениями.

Общий объем циркуляции ЦСЖ у взрослого человека в норме составляет 90—200 мл, в среднем 140 мл. В сутки вырабатывается около 500 мл ЦСЖ, обновление ее происходит примерно 4—8 раз в сутки. Значительные колебания в скорости обновления ЦСЖ зависят от суточного режима питания, водного режима, колебаний активности физиологических процессов в организме, физиологической нагрузки на ЦНС и др.

3.1.9. Элементы кибернетики нервной системы

Нейрокибернетика (кибернетика нервной системы) — наука, изучающая процессы управления и связи в нервной системе. Такое определение предмета и задач кибернетики нервной системы позволяет выделить три составных компонента (раздела) ее: *организация, управление и информационная деятельность*.

В сложных полифункциональных интегративных системах мозга невозможно раздельное функционирование элементов организации, управления и информационной деятельности; они тесно связаны и взаимообусловлены. Организация нервной системы во многом предопределяет механизмы управления и эффективности передачи и переработки информации.

Организация. В центре внимания теории организации и самоорганизации в нейрокибернетике лежит представление о системных свойствах конструкции мозга. *Система* — совокупность элементов, где конечный результат кооперации проявляется не в виде суммы эффектов, составляющих элементы, а в виде произведения эффектов, т.е. системность как характерное свойство организованной сложности предполагает неаддитивное сложение функций отдельных компонентов.

Отдельный нейрон является носителем свойств, позволяющих ему интегрировать влияние других нейронов, строить свою активность на основании оценки результатов интеграции. С другой стороны, на основе таких свойств происходит объединение нейронов в системы, обладающие новыми свойствами, отсутствующими у входящих в их состав единиц. Характерной чертой таких систем является то, что активность каждого составного элемента в них определяется не только влияниями, поступающими по прямым афферентным путям каждого элемента, но и состоянием других элементов

системы. Свойство системности в нервных образованиях возникает тогда, когда деятельность каждой нервной клетки оказывается функцией не только непосредственно поступившего к ней сигнала, но и функцией тех процессов, которые происходят в остальных клетках нервного центра (П.Г. Костюк).

Нервная система животных и человека — самая совершенная по структуре система, разнообразие форм и размеров клеток которой не имеет аналога ни в какой другой физиологической системе биологического организма. Все многообразие и сложность форм нервных клеток в разных структурах и органах есть результат и основа богатого разнообразия функций элементов ведущей регуляторной системы организма. Часто наблюдаемые петлеобразные структуры в архитектонике волокнистых структур мозга (боковые и возвратные ветви аксонных отростков), обеспечивающих возможность циркуляторного прохождения информации, очевидно, выполняют функции механизма *обратной связи*.

Важным моментом организации и самоорганизации служит системообразующий фактор — результат действия (П.К. Анохин). Реальной физиологической системой нейронов является комплекс нервных клеток, у которых взаимодействие и взаимоотношения приобретают характер взаимодействия элементов на получение фиксированного полезного результата (см. раздел 3.3).

Управление. Суть процесса управления заключается в том, что из множества возможных воздействий отбираются и реализуются те, которые направлены на поддержание, обеспечение рассматриваемой функции органа. Управление представляет собой информационный процесс, предусматривающий обязательность контроля за поведением объекта благодаря кольцевой, или круговой, передаче сигналов. Это предусматривает два вида передачи информации: по цепи управления от регулятора к объекту и в обратном направлении — от объекта к регулятору, при помощи положительной и отрицательной обратной связи, по которой поступает информация о фактическом состоянии управляемого объекта.

Информационная функция. Ведущая роль нервной системы в организме определяется ее управляющей функцией по отношению к другим органам и тканям, обеспечиваемой благодаря способности воспринимать и перерабатывать информацию в целях оптимального приспособления организма к стохастической внешней среде. В процессе эволюционного филогенетического совершенствования нервных структур как ведущей информационной системы организма конструктивные особенности мозга определяют высокую адекватность (оптимальность) его коммуникационных систем: на мультиклеточном уровне центральные нервные образования вместе с рецепторами и эффекторами составляют информационное поле с богатейшими возможностями для обработки сигналов.

Основным носителем информации в нервных клетках являются импульсные потоки, состоящие из отдельных импульсных сигналов стандартной амплитуды — распространяющихся ПД.

Центральным моментом в информационной деятельности нервных структур является *кодирование*, суть которого составляет процесс преобразования сообщения из одной формы в другую. Трансформированная в рецепторах информация подвергается в организме многократным дальнейшим превращениям на разных стадиях и уровнях организации нервной системы. Тонкая электрохимическая физиология рецепторов и синаптических соединений характеризует физический субстрат элементарных информационных превращений.

В деятельности нервной системы значительное место занимают способы, методы пространственного кодирования информации, обеспечивающие высокую экономичность передачи информации о пространственном расположении, характеристике стимулов. Формы пространственного кодирования информации в дополнение к различным видам *временного кодирования* (интервальное, частотное и др.) существенно повышают информационную емкость нервных структур.

Сравнение суммарного информационного потока, поступающего в живой организм через органы чувств ($3 \cdot 10^9$ бит/с), с количеством информации, необходимой для принятия целесообразного решения (20—25 бит/с), указывает на высокую избыточность входной информации, наличие специфических механизмов, уменьшающих количество информации по мере ее продвижения в структурах анализатора (от рецепторов к центральному отделу анализатора).

Из окружающей среды в организм в среднем поступает до 10^{19} бит информации в 1 с, но благодаря селективным свойствам сенсорных систем в мозг поступает лишь 10^{17} бит информации. В процессе *адаптивного приспособительного поведения* животного организма значительная роль принадлежит сенсорным реле — промежуточным узловым структурам сенсорных систем. Они выполняют функции выявления во входных посылках физиологически важной информации. В результате в сенсорных реле, образующих фильтрующие центры, происходит регулирование суммарного входного информационного потока в соответствии с требованиями других отделов нервной системы и всего организма в целом.

3.2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

3.2.1. Спинной мозг

3.2.1.1. Морфофункциональная организация спинного мозга

Спинной мозг — наиболее древнее образование центральной нервной системы позвоночных; впервые он появляется у ланцетника.

113

Приобретая новые связи и функции в ходе эволюции, спинной мозг высших организмов сохраняет старые связи и функции, которые у него возникли на всех предыдущих этапах развития. Характерной чертой организации спинного мозга является периодичность его структуры в форме сегментов, имеющих входы в виде задних корешков, клеточную массу нейронов (серое вещество) и выходы в виде передних корешков.

Спинной мозг человека имеет 31—33 сегмента: 8 шейных ($C_1—C_{VIII}$), 12 грудных ($Th_1—Th_{XII}$), 5 поясничных ($L_1—L_V$), 5 крестцовых ($S_1—S_V$), 1—3 копчиковых ($Co_1—Co_{III}$).

Морфологических границ между сегментами спинного мозга не существует, поэтому деление на сегменты является функциональным и определяется зоной распределения в нем волокон заднего корешка и зоной клеток, которые образуют выход передних корешков. Каждый сегмент через свои корешки иннервирует три метамера тела и получает информацию также от трех метамеров тела. В итоге перекрытия каждый метамер тела иннервируется тремя сегментами и передает сигналы в три сегмента спинного мозга.

Спинной мозг человека имеет два утолщения: шейное и поясничное — в них содержится большее число нейронов, чем в других его участках.

Волокна, поступающие по задним корешкам спинного мозга, выполняют функции, которые определяются тем, где и на каких нейронах заканчиваются данные волокна.

В опытах с перерезкой и раздражением корешков спинного мозга показано, что задние корешки являются афферентными, чувствительными, центростремительными, а передние — эфферентными, двигательными, центробежными (закон Белла—Мажанди).

Афферентные входы в спинной мозг организованы аксонами спинальных ганглиев, лежащих вне спинного мозга, и аксонами экстра- и интра-муральных ганглиев симпатического и парасимпатического отделов автономной нервной системы.

Первая группа афферентных входов спинного мозга образована чувствительными волокнами, идущими от мышечных рецепторов, рецепторов сухожилий, надкостницы, оболочек суставов. Эта группа рецепторов образует начало так называемой *проприоцептивной чувствительности*. Проприо-цептивные волокна по толщине и скорости проведения возбуждения делятся на 3 группы (табл. 3.1). Волокна каждой группы имеют свои пороги возникновения возбуждения.

Вторая группа афферентных входов спинного мозга начинается от кожных рецепторов: болевых, температурных, тактильных, давления — и представляет собой *кожную рецептирующую систему*.

Третья группа афферентных входов спинного мозга представлена рецептирующими входами от висцеральных органов; это *висцерорецептивная система*.

Эфферентные (двигательные) нейроны расположены в передних рогах спинного мозга, и их волокна иннервируют все скелетные мышцы.

Таблица 3.1. Классификация афферентных входов спинного мозга

Рецептирующая система	Толщина волокон, мкм	Скорость проведения возбуждения, м/с	Рецепторы
<p>▲ <i>Проприорецептивная:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • группы волокон: 			
I	12-20	110-120	Аннулоspirальные мышечные веретена
II	4-12	35-70	Вторичные окончания мышечных веретен
III	1-4	10-24	Пластинчатые тельца (Фатера—Пачини)
<p>▲ <i>Кожная:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • миелиновые волокна • безмиелиновые волокна 	6-17 1-6 1-2	66 21 0,5	Механо- и терморепторы То же
<p>▲ <i>Висцеральная:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • группы волокон: 			
A	1,2-3,0	2,5-14	Пластинчатые тельца (Фатера—Пачини) брыжейки
B	3-4	14-25	Механорецепторы полых органов
C	0,2-1,2	0,5-2,5	Хеморецепторы, рецепторы растяжения пищеварительного тракта

3.2.1.2. Особенности нейронной организации спинного мозга

Нейроны спинного мозга образуют его серое вещество в виде симметрично расположенных двух передних и двух задних рогов в шейном, поясничном и крестцовом отделах. Серое вещество распределено на ядра, вытянутые по длине спинного мозга, и на поперечном разрезе располагается в форме буквы Н. В грудном отделе спинной мозг имеет еще и боковые рога.

Задние рога выполняют главным образом сенсорные функции и содержат нейроны, передающие сигналы в вышележащие центры, в симметричные структуры противоположной стороны либо к передним рогам спинного мозга.

В передних рогах находятся нейроны, дающие свои аксоны к мышцам. Все нисходящие пути ЦНС, вызывающие двигательные реакции, заканчиваются на нейронах передних рогов. В связи с этим Шеррингтон назвал их «общим конечным путем».

Начиная с I грудного сегмента спинного мозга и до первых поясничных сегментов, в **боковых рогах** серого вещества располагаются нейроны симпатического, а в крестцовых — парасимпатического отдела автономной (вегетативная) нервной системы.

Спинальный мозг человека содержит около 13 млн нейронов, из них 3 % — мотонейроны, а 97 % — вставочные. Функционально нейроны спинного мозга можно разделить на 4 основные группы:

▲ мотонейроны, или двигательные, — клетки передних рогов, аксоны которых образуют передние корешки;

▲ интернейроны — нейроны, получающие информацию от спинальных ганглиев и располагающиеся в задних рогах; реагируют на болевые, температурные, тактильные, вибрационные, проприоцептивные раздражения;

▲ симпатические и парасимпатические нейроны расположены преимущественно в боковых рогах; аксоны этих нейронов выходят из спинного мозга в составе передних корешков;

▲ ассоциативные клетки — нейроны собственного аппарата спинного мозга, устанавливающие связи внутри и между сегментами.

В средней зоне серого вещества (между задним и передним рогами) спинного мозга имеется промежуточное ядро с клетками, аксоны которых идут вверх или вниз на 1—2 сегмента и дают коллатерали на нейроны ип-си- и контралатеральной стороны, образуя сеть. Подобная сеть имеется и на верхушке заднего рога спинного мозга — эта сеть образует так называемое студенистое вещество (желатинозная субстанция Роланда) и выполняет функции ретикулярной формации спинного мозга.

Средняя часть серого вещества спинного мозга содержит преимущественно короткоаксонные веретенообразные клетки (промежуточные нейроны), выполняющие связующую функцию между симметричными отделами сегмента, между клетками его передних и задних рогов.

Мотонейроны. Аксон мотонейрона своими окончаниями снабжает мышечные волокна, образуя мотонейронную единицу. Чем меньше мышечных волокон иннервирует один аксон (т.е. чем меньше количественно мотонейронная единица), тем более дифференцированные, точные движения выполняет мышца.

Несколько мотонейронов могут иннервировать одну мышцу — в этом случае они образуют так называемый мотонейронный пул. Возбудимость мотонейронов одного пула различна, поэтому при разной интенсивности раздражения в сокращение вовлекается разное количество волокон одной мышцы. При оптимальной силе раздражения сокращаются все волокна данной мышцы; в этом случае развивается максимальное сокращение мышцы.

Мотонейроны спинного мозга функционально делят на α - и γ -нейроны.

α -Мотонейроны образуют прямые связи с чувствительными путями, идущими от экстрафузальных волокон мышечного веретена, имеют до 20 000 синапсов на своих дендритах и характеризуются низкой частотой импульсации (10—20 в 1 с). γ -Мотонейроны, иннервирующие интрафузальные мышечные волокна мышечного веретена, получают информацию о его состоянии через промежуточные нейроны. Сокращение интрафузального мышечного волокна не приводит к сокращению мышцы, но повышает частоту разрядов импульсов, идущих от рецепторов волокна в спинной мозг. Эти нейроны обладают высокой частотой импульсации (до 200 в 1 с).

Интернейроны, или промежуточные нейроны, генерируют импульсы с частотой до 1000 в 1 с; являются фоновоактивными и имеют на своих дендритах до 500 синапсов. Функция интернейронов заключается в организации связей между структурами спинного мозга и обеспечении влияния восходящих и нисходящих путей на клетки отдельных сегментов спинного мозга. Очень важной функцией интернейронов является торможение активности нейронов, что обеспечивает сохранение направленности

пути возбуждения. Возбуждение интернейронов, связанных с моторными клетками, оказывает тормозящее влияние на мышцы-антагонисты.

Нейроны симпатического отдела автономной системы расположены в боковых рогах сегментов грудного отдела спинного мозга; являются фоновоактивными.

Нейроны парасимпатического отдела автономной системы локализируются в сакральном отделе спинного мозга; являются фоновоактивными.

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

При изолированном поражении заднего рога утрачиваются болевая и температурная чувствительность на стороне повреждения, а тактильная и проприоцептивная сохраняются, так как из заднего корешка аксоны температурной и болевой чувствительности идут в задний рог, а аксоны тактильной и проприоцептивной — прямо в задний столб и по проводящим путям поднимаются вверх.

Вследствие того что аксоны вторых нейронов болевой и температурной чувствительности идут на противоположную сторону через переднюю серую спайку спинного мозга, при повреждении этой спайки на теле симметрично утрачиваются болевая и температурная чувствительность.

Поражение переднего рога и переднего корешка спинного мозга приводит к параличу мышц, которые теряют тонус, атрофируются; исчезают рефлексы, связанные с пораженным сегментом.

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

3.2.1.3. Проводящие пути спинного мозга

Белое вещество спинного мозга состоит из миелиновых волокон, которые собраны в пучки. Эти волокна могут быть короткими (межсегментарные) и длинными — соединяющими разные отделы головного мозга со спинным и наоборот. *Короткие волокна* (ассоциативные) связывают нейроны разных сегментов или симметричные нейроны противоположных сторон спинного мозга.

Длинные волокна (проекционные) делятся на восходящие, идущие к головному мозгу, и нисходящие — идущие от головного мозга к спинному. Эти волокна образуют проводящие пути спинного мозга.

Пучки аксонов образуют вокруг серого вещества так называемые *канатики*: передние — расположенные кнутри от передних рогов, задние — расположенные между задними рогами серого вещества, и боковые — расположенные на латеральной стороне спинного мозга между передними и задними корешками.

117 Аксоны спинальных ганглиев и серого вещества спинного мозга идут в его белое вещество, а затем в другие структуры ЦНС, создавая тем самым *восходящие* и *нисходящие проводящие пути*.

В передних канатиках расположены нисходящие пути:

- передний корково-спинномозговой, или пирамидный, путь (tractus corticospinalis ventralis, s. anterior), являющийся прямым неперекрещенным;

- задний продольный пучок (fasciculus longitudinalis dorsalis, s. posterior);
- покрышечно-спинномозговой, или тектоспинальный, путь (tractus tectospinalis);
- преддверно-спинномозговой, или вестибулоспинальный, путь (tractus vestibulospinalis).

В задних канатиках проходят восходящие пути:

- тонкий пучок, или пучок Голля (fasciculus gracilis);
- клиновидный пучок, или пучок Бурдаха (fasciculus cuneatus).

В боковых канатиках проходят нисходящие и восходящие пути. К нисходящим путям относятся:

- латеральный корково-спинномозговой, или пирамидный, путь (tractus corticospinalis lateral), является перекрещенным;
- красноедерно-спинномозговой, или руброспинальный, путь (tractus rubrospinalis);
- ретикулярно-спинномозговой, или ретикулоспинальный, путь (tractus reticulospinalis).

К восходящим путям относятся:

- спиноталамический (tractus spinothalamicus) путь;
- латеральный и передний спинно-мозжечковые, или пучки Флексига и Говерса (tractus spinocerebellares lateralis et ventralis).

Ассоциативные, или проприоспинальные, пути связывают между собой нейроны одного или разных сегментов спинного мозга. Они начинаются от нейронов серого вещества промежуточной зоны, идут в белое вещество бокового или переднего канатиков спинного мозга и заканчиваются в сером веществе промежуточной зоны или на мотонейронах передних рогов других сегментов. Эти связи выполняют ассоциативную функцию, которая заключается в координации позы, тонуса мышц, движений разных метамеров туловища. К проприоспинальным путям относятся также комиссуральные волокна, соединяющие функционально однородные симметричные и несимметричные участки спинного мозга.

Нисходящие пути связывают отделы головного мозга с моторными или вегетативными эфферентными нейронами.

Цереброспинальные нисходящие пути начинаются от нейронов структур головного мозга и заканчиваются на нейронах сегментов спинного мозга. Сюда относятся передний (прямой) и латеральный (перекрещенный) корково-спинномозговой (от нейронов пирамидной и экстрапирамидной коры), красноедерно-спинномозговой (руброспинальный), преддверно-спинномозговой (вестибулоспинальный), ретикулярно-спинномозговой (ретикулоспинальный) пути. Объединяющим для всех перечисленных путей служит то, что конечным их пунктом являются мотонейроны передних рогов. У человека пирамидный путь оканчивается непосредственно на мотонейронах, а другие пути — преимущественно на промежуточных нейронах.

Пирамидный путь состоит из двух пучков: латерального и прямого. Латеральный пучок начинается от нейронов коры большого мозга, на уровне продолговатого мозга переходит на другую сторону, образуя перекрест, и спускается по противоположной стороне спинного мозга. Прямой пучок спускается до своего сегмента и там переходит к мотонейронам противоположной стороны. Следовательно, весь пирамидный путь является перекрещенным.

Красноедерно-спинномозговой, или руброспинальный, путь (tractus rubrospinalis) состоит из аксонов нейронов красного ядра. Эти аксоны сразу после выхода из ядра переходят на симметричную сторону и делятся на 3 пучка. Один идет в спинной мозг,

другой — в мозжечок, третий — в ретикулярную формацию ствола мозга. Нейроны, дающие начало этому пути, участвуют в управлении мышечным тонусом. Рубромозжечковый и руброретикулярные пути обеспечивают координацию активности пирамидных нейронов коры и нейронов мозжечка, участвующих в организации произвольных движений.

Преддверно-спинномозговой, или вестибулоспинальный, путь (tractus vestibulospinalis) начинается от нейронов латерального преддверного ядра (ядро Дейтерса), лежащего в продолговатом мозге. Это ядро регулирует активность мотонейронов спинного мозга, обеспечивает тонус мускулатуры, согласованность движений, равновесие.

Ретикулярно-спинномозговой, или ретикулоспинальный, путь (tractus reticulospinalis) идет от ретикулярной формации ствола мозга к мотонейронам спинного мозга, через него ретикулярная формация регулирует тонус мускулатуры.

Повреждения проводникового аппарата спинного мозга приводят к нарушениям двигательной или чувствительной системы ниже участка повреждения.

Пересечение пирамидального пути вызывает ниже перерезки гипертонус мышц (мотонейроны спинного мозга освобождаются от тормозного влияния пирамидных клеток коры) и как следствие развивается спастический паралич.

При пересечении чувствительных путей полностью утрачивается мышечная, суставная, болевая и другая чувствительность ниже места перерезки спинного мозга.

Спиноцеребральные восходящие пути соединяют сегменты спинного мозга со структурами головного мозга. Эти пути представлены путями проприоцептивной чувствительности, таламическим, спинно-мозжечковым, спинно-ретикулярным. Их функция заключается в передаче информации в мозг об экстеро-, интеро- и проприоцептивных раздражениях.

Проприоцептивный путь (тонкий и клиновидный пучки) начинается от рецепторов глубокой чувствительности мышц сухожилий, надкостницы, оболочек суставов. Тонкий пучок начинается от ганглиев, собирающих информацию от каудальных отделов тела, таза, нижних конечностей. Клиновидный пучок начинается от ганглиев, собирающих информацию от мышц грудной клетки, верхних конечностей. От спинального ганглия аксоны идут в задние корешки спинного мозга, в белое вещество задних канатиков, поднимаются в тонкое и клиновидные ядра продолговатого мозга. Здесь происходит первое переключение на новый нейрон, далее путь идет в латеральные ядра таламуса противоположного полушария большого мозга, переключается на новый нейрон, т.е. происходит второе переключение. От таламуса путь поднимается к нейронам IV слоя соматосенсорной области коры. Волокна этих трактов отдают коллатерали в каждом сегменте спинного мозга, что создает возможность коррекции позы всего туловища. Скорость проведения возбуждения по волокнам данного тракта достигает 60—100 м/с.

Спиноталамический путь (tractus spinothalamicus) — основной путь кожной чувствительности — начинается от болевых, температурных, тактильных рецепторов и барорецепторов кожи. Болевые, температурные, тактильные сигналы от рецепторов кожи идут в спинальный ганглий, далее через задний корешок к заднему рогу спинного мозга (первое переключение). Чувствительные нейроны задних рогов посылают аксоны на противоположную сторону спинного мозга и поднимаются по боковому канатику к таламусу; скорость проведения возбуждения по ним 1—30 м/с (второе переключение), отсюда — в сенсорную область коры большого мозга. Часть волокон кожных рецепторов идет к таламусу по переднему канатику спинного мозга.

Спинно-мозжечковые пути (tractus spinocerebellares) лежат в боковых канатиках спинного мозга и представлены перекрещивающимися передним спинно-мозжечковым путем (пучок Говерса) и дважды перекрещивающимся задним спинно-мозжечковым путем (пучок Флексига). Следовательно, все спинно-мозжечковые пути начинаются на левой стороне тела и заканчиваются в левой доле мозжечка; точно так же и правая доля мозжечка получает информацию только со своей стороны тела. Эта информация идет от сухожильных рецепторов Гольджи, проприорецепторов, рецепторов давления, прикосновения. Скорость проведения возбуждения по этим трактам достигает 110—120 м/с.

3.2.1.4. Рефлекторные функции спинного мозга

Функциональное разнообразие нейронов спинного мозга, наличие в нем афферентных нейронов, интернейронов, мотонейронов и нейронов автономной нервной системы, а также многочисленных прямых и обратных, сегментарных, межсегментарных связей и связей со структурами головного мозга — все это создает условия для рефлекторной деятельности спинного мозга с участием как собственных структур, так и головного мозга. Подобная организация позволяет реализовывать все двигательные рефлексы тела, диафрагмы, мочеполовой системы и прямой кишки, терморегуляции, сосудистые рефлексы и др.

Рефлекторные реакции спинного мозга зависят от места, силы раздражения, площади раздражаемой рефлексогенной зоны, скорости проведения по афферентным и эфферентным волокнам и, наконец, от влияния головного мозга. Сила и длительность рефлексов спинного мозга увеличиваются при повторении раздражения (суммация).

Собственная рефлекторная деятельность спинного мозга осуществляется сегментарными рефлекторными дугами.

Сегментарная рефлекторная дуга состоит из рецептивного поля, от которого импульсация по чувствительному волокну нейрона спинального ганглия, а затем по аксону этого же нейрона через задний корешок входит в спинной мозг. Далее аксон может идти прямо к мотонейрону переднего рога, аксон которого подходит к мышце. Так образуется *моносинаптическая рефлекторная дуга*, которая имеет один синапс между афферентным нейроном спинального ганглия и мотонейроном переднего рога. Эти рефлекторные дуги образуются в таких рефлексах, которые возникают только при раздражении рецепторов аннулоспиральных окончаний мышечных веретен.

Другие спинальные рефлексы реализуются с участием интернейронов заднего рога или промежуточной области спинного мозга. В итоге возникают *полисинаптические рефлекторные дуги*.

Рассмотрим некоторые рефлексы спинного мозга (рис. 3.4).

Миотатические рефлексы — рефлексы на растяжение мышцы. Быстрое растяжение мышцы, всего на несколько миллиметров механическим ударом по ее сухожилию приводит к сокращению всей мышцы и двигательной реакции. Например, легкий удар по сухожилию надколенной чашечки вызывает сокращение мышц бедра и разгибание голени. Дуга этого рефлекса следующая: мышечные рецепторы четырехглавой мышцы бедра → спинальный ганглий → задние корешки → задние рога III поясничного сегмента → мотонейроны передних рогов того же сегмента → экстрафузальные волокна четырехглавой мышцы бедра. Реализация этого рефлекса была бы невозможна, если бы одновременно с сокращением мышц-разгибателей не расслаблялись мышцы-сгибатели. Рефлекс на растяжение свойствен всем мышцам, но у мышц-разгибателей они хорошо выражены и легко вызываются.

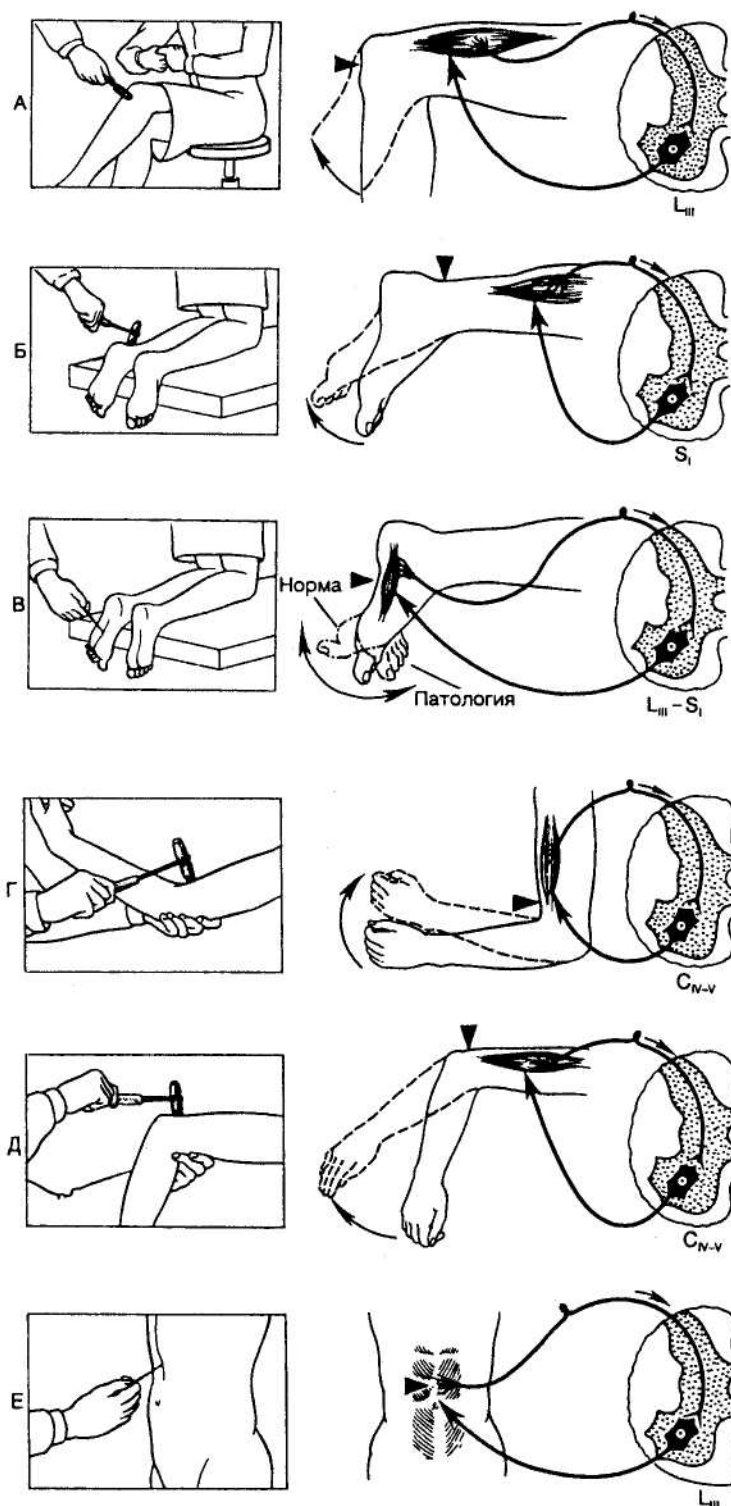


Рис. 3.4. Рефлексы спинного мозга.

А — коленный; Б — ахиллов; В — подошвенный в норме и при патологии (рефлекс Бабинского); Г — сгибательный предплечья; Д — разгибательный предплечья; Е — брюшной.

Рефлексы с рецепторов кожи носят характер, зависящий от силы раздражения, вида раздражаемого рецептора, но чаще всего конечная реакция выглядит в виде усиления сокращения мышц-сгибателей.

Висцеромоторные рефлексы возникают при стимуляции афферентных нервов внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной клетки и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины.

Рефлексы автономной нервной системы имеют свои пути. Они начинаются от различных рецепторов, входят в спинной мозг через задние корешки, задние рога, далее в боковые рога, нейроны которых через передний корешок посылают аксоны не непосредственно к органам, а к ганглию симпатического или парасимпатического отдела автономной нервной системы.

Автономные (вегетативные) рефлексы обеспечивают реакцию внутренних органов, сосудистой системы на раздражение висцеральных, мышечных, кожных рецепторов. Эти рефлексы отличаются большим латентным периодом (ЛП), двумя фазами реакции: первая (ранняя) возникает с ЛП 7—9 мс и реализуется ограниченным числом сегментов. Вторая (поздняя) развивается с большим ЛП — до 21 мс и вовлекает в реакцию практически все сегменты спинного мозга. Поздний компонент вегетативного рефлекса обусловлен вовлечением в него вегетативных центров головного мозга.

Сложной формой рефлекторной деятельности спинного мозга является рефлекс, реализующий произвольное движение. В основе реализации произвольного движения лежит γ -афферентная рефлекторная система. В нее входят пирамидная кора, экстрапирамидная система, α - и γ -мотонейроны спинного мозга, экстра- и интрафузальные волокна мышечного веретена.

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

Полную перерезку спинного мозга в экспериментах на животных производят для исследования влияния вышележащих отделов ЦНС на нижележащие. После полного пересечения спинного мозга возникает *спинальный шок*. Это явление заключается в том, что все центры ниже перерезки перестают организовывать присущие им рефлексы. Нарушение рефлекторной деятельности после пересечения спинного мозга у разных животных длится разное время. У лягушек оно исчисляется десятками секунд, у кролика рефлексы восстанавливаются через 10—15 мин, у собак отдельные рефлексы, например мышечного сокращения, восстанавливаются через несколько часов, другие — через несколько дней (рефлексы регуляции артериального давления); через несколько недель восстанавливаются рефлексы мочеиспускания. У обезьян первые при-

знаки восстановления рефлексов после перерезки спинного мозга появляются через несколько суток; у человека первые спинальные рефлекссы восстанавливаются через несколько недель, а то и месяцев.

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