

Физиология ЦНС

1. Общие принципы деятельности ЦНС.
2. Физиология спинного мозга.
3. Физиология головного мозга.

1. Физиология центральной нервной системы – важнейший стержневой раздел физиологической науки, так как ЦНС влияет на все процессы в организме и в то же время сама подвергается воздействию каждого из них.

ЦНС объединяет все процессы, происходящие в организме, определяет поведение животного и его взаимоотношения с окружающей средой. Развиваясь в процессе этих взаимодействий более, чем какая-либо другая система организма, она играет важнейшую роль в эволюционном развитии всех его функций.

ЦНС присущи такие функции, как восприятие афферентных (центростремительных) импульсов, возникающих при раздражении рецепторов, расположенных во всех органах и тканях; анализ и синтез этих раздражений и формирование потоков эфферентных (центробежных) импульсов, либо вызывающих, либо прекращающих деятельность периферических органов, либо поддерживающих их тонус. ЦНС обеспечивает индивидуальное приспособление организма к окружающей среде соответственно его потребностям, наиболее совершенное координирование деятельности всех систем, органов и тканей.

Эти сложнейшие и жизненно важные процессы осуществляются с помощью нервных клеток – нейронов, специализированных на восприятии, хранении и передаче информации и объединенных в специфически организованные нейронные цепи и центры, составляющие различные функциональные системы мозга.

Основной формой деятельности ЦНС является рефлекс. Рефлекс – это ответная реакция организма на раздражение при участии нервной системы.

В основе рефлекторного процесса лежит рефлекторная дуга – комплекс специфически организованных нервных элементов, взаимодействие которых необходимо для осуществления рефлекторного акта. Дуга простого рефлекса состоит из рецепторов, чувствительного, или афферентного, нейрона, промежуточного нейрона, эфферентного нейрона и эффектора.

Рефлексы отличаются большим многообразием. Их можно классифицировать по ряду признаков на разные группы. По происхождению рефлексы бывают условные, или приобретенные в процессе жизни, и безусловные, или врожденные, передающиеся от поколения к поколению.

В зависимости от места расположения рецепторов рефлексы подразделяют на экстерорецептивные, т. е. вызываемые раздражением рецептора на поверхности тела; интерорецептивные, или висцеральные, возникающие при раздражении рецепторов внутренних органов и сосудов; проприорецептивные, вызываемые раздражением рецепторов суставов, скелетных мышц, сухожилий. Рефлексы подразделяют по характеру ответных реакций в зависимости от того, какие органы в ней участвуют, на моторные, или двигательные, в которых исполнительным органом служат мышцы; сосудодвигательные, проявляющиеся в сужении или расширении кровеносных сосудов; секреторные, которые заканчиваются секрецией желез.

Рефлексы классифицируют по месту расположения нервных центров на спинальные, в которых принимают участие нейроны спинного мозга; бульварные, осуществляемые при участии нейронов продолговатого мозга; мезэнцефальные, осуществляемые при участии нейронов среднего мозга; диэнцефальные, в которых участвуют нейроны промежуточного мозга; кортикальные, в осуществлении которых принимают участие нейроны коры больших полушарий головного мозга.

Рефлексы разделяют и по биологическому значению – на пищевые, оборонительные, половые, тонические, ориентировочные, локомоторные и др. По месту раздражения и ответной реакции рефлексы бывают кутано-висцеральные, осуществляемые с кожи на внутренние органы; висцеро-кутанные – с внутренних органов на кожу; висцеро-висцеральные – с внутренних органов на внутренние органы.

Рефлексы бывают моносинаптическими и полисинаптическими. Моносинаптические – это простейшие рефлексы, поступающие в ЦНС по афферентному пути, переключающиеся непосредственно на эфферентный нейрон. Но рефлек-

торные дуги большинства рефлексов состоят не из двух, а из большего количества нейронов: афферентный, один или несколько вставочных и эфферентный. Такие рефлекторные дуги называют многонейронными, или полисинаптическими. Наиболее простая из этих дуг образована тремя нейронами; в ней имеется два синапса.

В учении о рефлексе есть понятие обратной связи, или обратной афферентации. Согласно ему импульс от рецепторов органа-исполнителя (эффектора) повторно поступает в ЦНС для оценки и корректировки выполненной реакции. Принцип обратной связи обеспечивает такое совершенное управление процессами со стороны ЦНС, которого не может быть при односторонней связи.

2. Спинной мозг филогенетически представляет собой самое древнее образование ЦНС. Множество и разнообразие рефлекторных процессов (двигательных и вегетативных), осуществляемых спинным мозгом, обусловили его сложную структуру, обилие форм нейронов и межнейронных связей. Спинной мозг заключен в позвоночник и имеет сегментарное строение. От каждого сегмента отходят две пары вентральных и дорсальных корешков, которые соединяются и образуют периферические спинальные нервы.

Афферентные волокна вступают в спинной мозг через задние корешки, а все эфферентные волокна выходят из него через передние корешки согласно закону Белла-Мажанди. С его открытием впервые было установлено деление нервных волокон на афферентные и эфферентные.

В спинном мозге замыкается очень много рефлекторных дуг, с помощью которых регулируются как соматические, так и вегетативные функции организма. На его различных уровнях расположены центры, которые участвуют в регуляции движений всех мышц головы, шеи, туловища и конечностей. На уровне 3...5-го шейных позвонков находится центр сокращения диафрагмы, а в крестцовом отделе – центры дефекации и мочеполовых рефлексов. Так как от спинного мозга отходят и вегетативные нервы, то он играет большую роль в регуляции сосудистого тонуса, тканевого обмена, расширения зрачков, отделения пота.

Двигательные рефлексы спинного мозга осуществляются через альфа-

мотонейроны передних рогов. Дуги этих рефлексов могут быть моносинаптическими и полисинаптическими.

Таким образом, рефлекторная деятельность спинного мозга — это совокупность элементарных двигательных рефлексов и рефлексов поддержания позы. Изолированных рефлексов только спинного мозга не существует. Функционирование и взаимодействие всех рефлексов зависят от регулирующих влияний расположенных выше центров.

Связь спинного мозга с вышележащими отделами ЦНС (стволом мозга, мозжечком и большими полушариями) осуществляется посредством восходящих и нисходящих проводящих путей.

К восходящим путям относят следующие:

пучки Голля и Бурдаха;

пучки Флексига и Говерса;

спинно-галамические тракты (латеральный и вентральный);

спинно-тектальный тракт.

Нисходящие проводящие пути спинного мозга включают в себя:

кортикоспинальные, или пирамидные, пути;

руброспинальный тракт (пучок Монакова, или экстрапирамидный);

вестибулоспинальный тракт.

Как восходящие, так и нисходящие пути перекрещиваются, часть из них — в продолговатом, а часть — в спинном мозге. Поэтому правая половина головного мозга получает импульсы от рецепторов левой стороны тела, а левая — от правой стороны. Импульсы от двигательных центров коры правого полушария головного мозга поступают на левую сторону тела, и наоборот.

3. Продолговатый мозг и варолиев мост вместе составляют задний мозг. Анатомически и функционально задний мозг связан со спинным мозгом, мозжечком и большими полушариями головного мозга. В нем замыкаются дуги многих сложнокоординированных двигательных процессов. Сегментарное строение, четко выраженное в спинном мозге, стерто в продолговатом. Сюда вступают афферентные волокна от слуховых рецепторов, рецепторов полости

рта, кожи лицевой части головы, сердца, крупных сосудов и легких, слизистых оболочек глаз, ряда рецепторов желудка, печени, поджелудочной железы, тонких кишок. Эфферентные волокна нейронов продолговатого мозга иннервируют все мышцы лица, сердце, бронхи, гортань, пищевод, желудок, поджелудочную железу, печень, кишечник. Иннервация внутренних органов осуществляется парасимпатическими волокнами совместно с симпатическими волокнами, лежащими в спинном мозге. Варолиев мост является центральной частью заднего мозга. Его серое вещество образует ядра черепных нервов, ядра ретикулярной формации и собственные ядра моста. Его деятельность дополняет защитные и пищевые рефлексы, осуществляемые продолговатым мозгом.

Из области продолговатого мозга и варолиева моста выходят ряд черепных нервов.

Средний мозг, так же как продолговатый мозг и варолиев мост, относится к стволовым структурам. Он представляет собой относительно небольшую часть мозгового ствола. Через средний мозг проходят все восходящие пути, передающие импульсы к таламусу, большим полушариям и мозжечку, а также нисходящие пути, проводящие импульсы к продолговатому и спинному мозгу. В среднем мозге, так же как и в продолговатом, расположены нейроны ретикулярной формации. Состоит из четверохолмия и ножек большого мозга.

Передние бугры четверохолмия являются первичными зрительными центрами, при участии которых осуществляются некоторые рефлексы в ответ на световые раздражения.

Задние бугры четверохолмия представляют собой первичные слуховые центры. При их участии осуществляются ориентировочные слуховые рефлексы.

В ножках мозга идут проводящие пути как от нижележащих центров в высшие центры головного мозга, так и от высших центров в спинной и продолговатый мозг. Эти же проводящие пути образуют ножки мозжечка и пучки волокон между скоплениями нервных клеток.

Черная субстанция отвечает за координацию актов глотания и жевания, а также участвует в регуляции пластического тонуса; имеет значение при выпол-

нении пальцами мелких движений, требующих большой точности. Поэтому черная субстанция лучше развита у приматов.

Красное ядро – крупное скопление серого вещества среднего мозга, состоит из крупных и мелких клеток. Оно связано проводящими путями с мозжечком и ядрами полосатого тела, а также со спинным мозгом (руброспинальный путь). Красные ядра с окружающей их ретикулярной формацией, несомненно, участвуют в регуляции мышечного тонуса.

В центральной части ствола мозга находится образование, состоящее из диффузных скоплений клеток различных типов и размеров, которые густо переплетаются множеством волокон, идущих в разные направления. Внешний вид нервной ткани этой области под микроскопом напоминает сеть. Дейтерс, впервые описавший ее строение в конце XIX в., назвал ее сетчатой или ретикулярной формацией. Такого разнообразия ядер нет ни в одном отделе ЦНС, что говорит о многообразии ее функций. В ретикулярной формации ствола мозга человека, кошки и кролика выделено множество отдельных ядер и клеточных групп.

Ретикулярная система влияет на деятельность сердца, сосудов, органов пищеварения, выделения и т. д. Большое значение имеет ее воздействие на железы внутренней секреции, особенно гипофиз.

С сетчатой системой связано проявление различных эмоций. Разрушение очень небольшого ее участка в гипоталамусе превращает послушное, прирученное животное в дикое. Раздражение же соответствующего участка ретикулярной формации может вызывать чувство страха наказания или удовольствие.

Оказывая большое влияние на кору и поддерживая уровень ее активности, ретикулярная формация вместе с тем находится под постоянным регулирующим влиянием коры головного мозга.

Мозжечок представляет собой образование, расположенное позади больших полушарий мозга над продолговатым мозгом и варолиевым мостом. В эволюционном плане это очень древняя структура. Он участвует в координации всех сложных двигательных актов организма, включая и произвольные движения.

Связь мозжечка с другими отделами ЦНС осуществляется посредством

большого количества нервных волокон, образующих толстые пучки: нижние, средние и верхние ножки мозжечка. Через нижние ножки проходят пучки Флексига и волокна находящихся в продолговатом мозге ядер пучков Голля и Бурдаха, а также пучки от вестибулярного ядра. Через средние ножки к мозжечку поступают волокна, несущие импульсы от коры больших полушарий; через верхние ножки вступают пучки Говерса и волокна, идущие от переднего четверохолмия.

Эфферентные волокна, идущие от мозжечка, начинаются в его центральных ядрах. Они проходят через верхние ножки мозжечка и заканчиваются с перекрестом в красном ядре среднего мозга, в ядрах таламуса и гипоталамуса, в ретикулярной формации ствола мозга, в подкорковых ядрах и в продолговатом мозге.

Таким образом, мозжечок связан афферентными и эфферентными волокнами со всеми отделами ЦНС.

Таламус или зрительные бугры – парное образование. Через него к коре поступает вся информация от рецепторов, воспринимающих раздражения из внешней и внутренней среды.

Таламус отвечает за возникновение ощущений: в его ядрах происходит переработка получаемой информации, в результате которой изменяется характер ощущений. Зрительные бугры участвуют и в регуляции мышечного тонуса.

Гипоталамус, или подбугорье, образован группой небольших ядер, расположенных у основания мозга вблизи гипофиза под зрительными буграми. Клеточные ядра, образующие гипоталамус, представляют собой высшие подкорковые центры вегетативной нервной системы.

Гипоталамус участвует в терморегуляции, в области средних и боковых ядер нейроны образуют центры насыщения и голода; стимулом служат отклонения в химическом составе притекающей крови. При недостатке в организме воды вследствие активации гипоталамических зон появляется чувство чрезмерной жажды – полидипсия. В гипоталамусе расположены центры, связанные с регуляцией полового созревания. Гипоталамус также принимает участие в процессе чередования сна и бодрствования.

Гипоталамическая область находится в тесной морфологической и функциональной связи с гипофизом. Особенно это проявляется в регуляции водно-солевого обмена. Установлено, что перерезка нервного пути, связывающего гипоталамическую область с задней долей гипофиза, ведет к несахарному мочеизнурению – полиурии.

Гипоталамус тесно взаимодействует с задней долей гипофиза, который как бы подвешен к подбугорью на тонкой ножке. Между ними имеются обширные нервные и сосудистые связи. Задняя доля гипофиза, являющаяся по происхождению производным нервной системы, выделяет антидиуретический гормон и гормоны, регулирующие деятельность матки и функцию половых желез. Эти вещества продуцируются клетками супрооптического ядра и передаются в кровь по их аксонам в результате генерации потенциала действия в нейрогипофиз.

✱ Эпиталамус представляет собой обонятельный центр и служит местом расположения железы внутренней секреции – эпифиза.

Подкорковые, или базальные, ядра входят в состав переднего мозга и расположены внутри больших полушарий между лобными долями и промежуточным мозгом. Они являются структурами ядерного типа. К ним относятся хвостатое ядро и скорлупа, названные «полосатым телом» в связи с тем, что они соединены между собой небольшими перемычками серого вещества и разделены пучками нервных волокон. Вместе с бледным шаром вышеперечисленные образования формируют стриопаллидарную систему подкорковых ядер. Базальные ганглии имеют обширные связи с другими отделами головного мозга. К полосатому телу идут афферентные волокна от разных областей коры больших полушарий, мозжечка и таламуса.

Ядра стриопаллидарной системы принимают активное участие в координации двигательной активности. Электрическое раздражение хвостатого ядра вызывает стереотипное движение головы и дрожание передних конечностей. Перерезка путей, идущих из черной субстанции в полосатое тело, вызывает у животных неподвижность, отказ от корма и питья, а также отсутствие ответных реакций на внешние раздражения.

У человека полосатое ядро участвует в процессах запоминания: его раздражение может вызвать нарушение обучения и памяти. Стриопаллитарная система способна оказывать тормозящее влияние на различные проявления двигательной активности, а также на эмоциональные компоненты двигательного поведения.

Кора головного мозга, называемая плащом, мантией, – это слой серого мозгового вещества толщиной 1,5-4,5 мм, покрывающий большие полушария. Благодаря наличию складок кора имеет большую поверхность. Морфологически кора образована множеством нейронов (от 12 до 18 млрд) с их отростками и синапсами, а также клетками нейроглии – астроцитами и олигодендроцитами. Основываясь на эволюционном подходе, выделяют древнюю кору (архикортекс), старую кору (палекортекс) и новую кору (неокортекс). Последняя отделяется от старой и древней коры переходными формами. Если представить кору в виде единого покрова (плаща) полушарий, то центральную его часть составит неокортекс, а древняя, старая и промежуточная кора будут расположены по краям плаща.

К *древней коре* относят обонятельный мозг – обонятельные луковицы, связанные афферентными путями с эпителием носовой полости; обонятельные тракты и обонятельные бугорки, где расположены вторичные обонятельные центры.

От обонятельного мозга отходят пути, волокна которых направляются к различным малоизученным областям конечного мозга – грушевидной доле, гиппокампу, лобной и височной долям коры. Прямая связь обонятельного тракта с образованиями старой коры объясняет наличие эмоционального компонента в обонятельном восприятии.

Старую кору составляют такие образования, как поясная извилина, гиппокамп, миндалина. При раздражении или повреждении структур старой коры изменяются вегетативные функции (сердечно-сосудистая деятельность, работа пищеварительного тракта), дыхание, половое поведение, Эмоциональный настрой животного.

Образования древней коры (обонятельный мозг, грушевидная доля), старой

коры (гиппокамп, поясная извилина, миндалина), подкорковых структур (миндалевидное тело, перегородка), среднего и промежуточного мозга (ядра таламуса и гипоталамуса) объединяют по функциональным признакам в так называемую *лимбическую систему*.

Лимбическая система участвует в регуляции вегетативных функций (в связи с чем ее называют висцеральным мозгом); организации поведенческих актов (половых, оборонительных, пищевых); формировании мотиваций и эмоций; в процессе сохранения памяти, регулирования сна и бодрствования. В своей функции лимбическая система тесно взаимодействует с корой.

Новая кора (неокортекс) в сравнении с древней и старой имеет наиболее сложное строение, с упорядоченным расположением нервных клеток и волокон. Нервные элементы коры имеют разнообразную форму – звездчатую, веретенообразную, паукообразную, пирамидную и расположены в коре нерезко отграниченными слоями. Этим слоям шесть (I-VI): поверхностный (молекулярный), наружный зернистый, слой пирамидных клеток, внутренний зернистый, ганглионарный (слой гигантских пирамидных клеток), полиморфный. Нервные волокна в коре также расположены в 6 слоев, которые еще более сложны по структуре и взаимоотношениям, чем слои нервных клеток.

Неокортекс является основным местом конвергенции сенсорной информации и всех чувствительных путей, а также выхода эфферентных двигательных путей на скелетные мышцы.

Главный афферентный вход в кору образован таламокортикальными проекционными путями, образованными аксонами нейронов специфических (зрительных, слуховых) и неспецифических ядер таламуса. Первые оканчиваются разветвлениями на клетках III и IV слоев коры, вторые – проходят через все слои, давая коллатерали и достигая поверхностного слоя.

Главные эфферентные пути коры образованы аксонами больших пирамидных клеток V слоя, которые проецируются к различным ядрам головного и спинного мозга. Самые длинные из них образуют нисходящий пирамидный тракт. Более мелкие нейроны с короткими аксонами обеспечивают внутрикорти-

кальные связи, выполняя роль возбуждающих и тормозных вставочных нейронов.

Опыты с удалением различных участков коры, электрическим раздражением, а также с отведением биопотенциалов наряду с данными гистологических исследований привели к заключению о разной функциональной специализации отдельных областей коры.

Неокортекс состоит из четырех основных долей – лобной, теменной, затылочной и височной. Каждая из них подразделяется на *проекционные и ассоциативные области*. Зоны, в которых проецируются специфические афферентные системы, составляют проекционные (сенсорные) области. К ним относятся соматосенсорные (в теменной доле), зрительная (в затылочной зоне), слуховая (в височной доле), вкусовая (в теменной доле).

Ассоциативные области находятся в лобной, височной и затылочно-теменной долях. Все они получают импульсацию либо от проекционных областей, либо друг от друга.

Как сенсорные, так и ассоциативные области получают импульсацию и от неспецифических ядер таламуса. Эти сигналы поддерживают активное состояние самой коры.

Функция ассоциативных областей в зависимости от их «специализации» заключается в интерпретации поступающих соматосенсорных, зрительных, слуховых, вкусовых сигналов. Здесь соотносятся друг с другом физические параметры раздражителя и формируется его интегральный образ. Некоторые ассоциативные области (височная доля) участвуют в хранении долговременной памяти.

Специальные области коры – *моторные*, или интегративно-пусковые, управляют деятельностью мышц. Они находятся в области прецентральной извилины (первичная двигательная область) и на медиальной поверхности коры (вторичная двигательная область). Эти зоны характеризуются соматотопическим расположением: каждая группа нервных клеток, обычно расположенных колонками, отвечает за возбуждение или торможение группы мотонейронов, иннервирующих отдельные мышцы. Слабое электрическое раздраже-

ние определенных участков (полей) моторной коры вызывает сокращение определенных мышц противоположной половины.

Аксоны нейронов двигательной коры не только образуют кортикоспинальный тракт, но также направляются к разным ядрам экстрапирамидной системы, в том числе – красному ядру и ретикулярным ядрам.

Моторные области получают афферентные импульсы от соматосенсорных рецепторов (через вентролатеральные ядра таламуса). Ассоциативными волокнами они связаны с проекционными зонами, что обеспечивает поступление зрительной, слуховой и другой сенсорной информации, необходимой для управления произвольными движениями.

С деятельностью коры головного мозга и подкорковых образований связаны высшие функции ЦНС животных – способность к выработке условных рефлексов, элементарное конкретное мышление, запоминание, формирование сложных целенаправленных поведенческих актов.