

*Булгакова О.С.*

**ОСНОВЫ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ  
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

**Учебно-методическое пособие**

**НПЦ «ПСН»**

**2025**

**Основы анатомии и физиологии центральной нервной системы.  
Учебно-методическое пособие.**

УДК 611.81(075.32)

ББК 28.706

ISBN 978-5-6051322-5-7

**Булгакова О.С.** Основы анатомии и физиологии центральной нервной системы. Учебно-методическое пособие. СПб «НПЦ «ПСН», 2025, 135с.

Рецензент – **Бартош Татьяна Петровна**, доцент, кандидат биологических наук, НИЦ «Арктика»

Пособие предназначено для студентов профильных ВУЗов: психологов, клинических психологов, дефектологов, физиологов, врачей.

В пособие представлены лекции по анатомии и физиологии ЦНС, методические материалы, вопросы для самопроверки, тесты.

## Содержание

Тема 1	Введение в анатомию и физиологию центральной нервной системы	4
Тема 2	Развитие нервной системы	18
Тема 3	Нейрон. Нервная ткань	31
Тема 4	Анатомия спинного мозга	61
Тема 5	Спинномозговые нервы	63
Тема 6	Вегетативная нервная система	68
Тема 7	Развитие головного мозга	75
Тема 8	Анатомия головного мозга	78
Тема 9	Ствол мозга и мозжечок	84
Тема 10	Промежуточный мозг	86
Тема 11	Конечный мозг. Кора больших полушарий	87
Тема 12	Черепные нервы	91
Тема 13	Проводящие пути центральной нервной системы	100
Тема 14	Анатомия и основы физиологии системы анализаторов	103
	Экзаменационные билеты	115
	Тесты	120
	Рекомендуемая литература	133

## Тема 1. Введение в анатомию и физиологию нервной системы

**Нервная система** регулирует деятельность всех органов и систем, обуславливая их функциональное единство, и обеспечивает связь организма как целого с внешней средой

Структурной единицей нервной системы является нервная клетка с отростками – **нейрон**. Вся нервная система представляет собой совокупность нейронов, которые контактируют друг с другом при помощи специальных аппаратов – **синапсов**. По структуре и функции различают три типа нейронов:

**рецепторные**, или чувствительные;

**вставочные**, замыкательные (кондукторные);

**эффекторные**, двигательные нейроны, от которых импульс направляется к рабочим органам (мышцам, железам).

Нервная система условно подразделяется на два больших отдела - **соматическую**, или анимальную, нервную систему и **вегетативную**, или автономную, нервную систему. Соматическая нервная система осуществляет преимущественно функции связи организма с внешней средой, обеспечивая чувствительность и движение вызывая сокращение скелетной мускулатуры. Так как функции движения и чувствования свойственны животным и отличают их от растений, эта часть нервной системы получила название анимальной (животной).

Вегетативная нервная система оказывает влияние на процессы так называемой растительной жизни, общие для животных и растений (обмен веществ, дыхание, выделение и др.), отчего и происходит ее название (вегетативная - растительная). Обе системы тесно связаны между собой, однако вегетативная нервная система обладает некоторой долей самостоятельности и не зависит от нашей воли, вследствие чего ее также называют автономной нервной системой. Ее делят на две части **симпатическую** и **парасимпатическую**.

В нервной системе выделяют **центральную** часть – головной и спинной мозг – это центральная нервная система. И **периферическую**, представленную отходящими от головного и спинного мозга нервами, – это периферическая нервная система. На разрезе мозга видно, что он состоит из серого и белого вещества.

**Серое вещество** образуется скоплениями нервных клеток (с начальными отделами отходящих от их тел отростков). Отдельные ограниченные скопления серого вещества носят названия **ядер**.

**Белое вещество** образуют нервные волокна, покрытые миелиновой оболочкой (отростки нервных клеток, образующих серое вещество). Нервные волокна в головном и спинном мозге образуют **проводящие пути**.

Периферические нервы в зависимости от того, из каких волокон (чувствительных либо двигательных) они состоят, подразделяются на **чувствительные, двигательные и смешанные**. Тела нейронов, отростки которых составляют чувствительные нервы, лежат в нервных узлах вне мозга. Тела двигательных нейронов лежат в передних рогах спинного мозга или двигательных ядрах головного мозга.

И.П. Павлов показал, что центральная нервная система может оказывать три рода воздействий на органы:

- 1) **пусковое**, вызывающее либо прекращающее функцию органа (сокращение мышцы, секрецию железы);
- 2) **сосудодвигательное**, изменяющее ширину просвета сосудов и тем самым регулирующее приток к органу крови;
- 3) **трофическое**, повышающее или понижающее обмен веществ и, следовательно, потребление питательных веществ и кислорода. Благодаря этому постоянно согласуется функциональное состояние органа и его потребность в питательных веществах и кислороде. Когда к работающей скелетной мышце по двигательным волокнам направляются импульсы, вызывающие ее сокращение, то одновременно по вегетативным нервным

волокнам поступают импульсы, расширяющие сосуды и усиливающие обмен веществ. Тем самым обеспечивается энергетическая возможность выполнения мышечной работы.

Центральная нервная система воспринимает **афферентную** (чувствительную) информацию, возникающую при раздражении специфических рецепторов, и в ответ на это формирует соответствующие эфферентные импульсы, вызывающие изменения в деятельности определенных органов и систем организма.

Клеточная теория – одно из общепризнанных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира растений и мира животных. Клеточная теория устанавливает общий структурный элемент растительных и животных организмов – клетку.

В 1665 г. английский физик Гук в своей работе «Микрография» в числе прочих случайных наблюдений описывает строение пробки, на тонких срезах которой он нашел правильно расположенные пустоты. Эти пустоты Гук назвал «порами, или клетками». Наличие подобной структуры было известно ему и в некоторых других частях растений. Итальянский медик и натуралист Мальпиги, английский натуралист Грю в 70-х гг. XVII в. описали в разных органах растений «мешочки, или пузырьки» и показали широкое распространение растений клеточного строения. Клетки изображал на своих рисунках и голландский микроскопист А. Левенгук. Однако исследователи XVII в., показавшие распространенность «клеточного строения» растений, недопонимали значение открытия факта последнего – клетки. Клетки представлялись им пустотами в непрерывной массе растительных тканей. Стенки клеток Грю рассматривал как волокна, по причине чего он ввел термин «ткань», по аналогии с текстильной тканью. В XVII в. исследования микроскопического строения органов животных носили случайный характер и не дали

каких-либо знаний об их клеточном строении. К XVIII в. относятся первые попытки умозрительного сопоставления микроструктуры клеток растений и животных. Вольф в своем труде «Теории зарождения» (1759) пытается сравнивать развитие микроскопического строения растений и животных. По Вольфу, зародыш как у растений, так и у животных развивается из бесструктурного вещества, в котором движение создают каналы (сосуды) и пустоты (клетки). Фактические данные, приводившиеся Вольфом, были им ошибочно истолкованы и не прибавили новых знаний к тому, что было известно микроскопистам XVII в. Однако теоретические представления в значительной мере предвосхитили идеи будущей клеточной теории. К попыткам сопоставить строение растений и животных относятся натурфилософские определения Окена о единстве живой природы. Он предугадал существование единого структурного элемента, лежащего в основе живого. Однако эта верная мысль не опиралась на факты, а потому привела Окена к неверной трактовке наблюдаемых явлений. Ф. Энгельс отмечал, что теория Окена показывала бессмыслицу, получившуюся в результате отрыва естествознания от философии. Вместо естественнонаучного разрешения вопроса натурфилософы пытались силой мышления открыть законы природы.

Первая четверть XIX в. характеризуется значительным углублением представлений о клеточном строении растений, что было связано с существенными улучшениями в конструкции микроскопа, в частности, созданием ахроматических линз. Линк и Молднхоуэр устанавливают наличие у растительных клеток самостоятельных стенок. Выясняется, что *клетка есть некая индивидуализированная, морфологически обособленная структура*. В 1831 г. Моль доказывает, что даже такие, казалось бы, неклеточные структуры растений, как водоносные трубки, развиваются из клеток. Мейен в своей «Фитотомии» (1830) даёт ясное

представление о растительных клетках, которые «бывают или одиночными, так что каждая клетка представляет собой особый индивид, как это встречается у водорослей и грибов, или же, образуя более высоко организованные растения, они соединяются в более и менее значительные массы». Мейен подчёркивает самостоятельность обмена веществ каждой клетки. В 1831 г. Роберт Браун описывает ядро и высказывает предположение, что оно является составной частью растительной клетки.

К началу XIX в. относятся попытки сопоставления микроскопической структуры растений и животных, которые можно обозначить как «ложные клеточные теории». Клеточное строение растений сравнивали с «клеточной тканью» (клетчаткой) животных, под которой понималась рыхлая соединительная ткань. При некоторых способах наблюдения, применявшихся тогда, например, вдувании воздуха, пластинки основного вещества этой ткани образуют нечто вроде камер, и так как клеткой называли всякую камеру, то эта ткань получила название «клеточной ткани». Сопоставление клеток растений и клетчатки животных было ложным и формальным; таковы сопоставления строения растений и животных, сделанные Ламарком и П.Н. Горяниновым, которых отдельные авторы безосновательно выдвигали в качестве создателей клеточной теории. Необоснованно также и приписывание создания клеточной теории Дютрошо, представления которого о микроскопическом строении животных были совершенно недостаточны для обоснования клеточного учения.

Понятие о тканях животных было введено Вигиа в 1801 г., однако он выделял ткани на основании анатомического препарирования и не применял микроскопа. Развитие представлений о микроскопическом строении тканей животных связано прежде всего с исследованиями чешского учёного Пуркинье, создавшего в Бреславле большую школу. Пуркинье и его ученики (особенно следует выделить

Г. Валентина), исследовав разнообразные ткани и органы млекопитающих и человека, выявили в первом и самом общем виде их микроскопическое строение, накопили огромный материал, без которого *Шванну трудно было бы создать клеточную теорию*. Пуркинье и Валентин неоднократно сравнивали отдельные клетки растений с частными микроскопическими тканевыми структурами животных, которые Пуркинье чаще всего называл «зернышками» (для некоторых животных структур в его школе применялся термин «клетка»). В 1837 г. Пуркинье выступил в Праге с серией докладов, в которых сообщил о своих наблюдениях над строением желудочных желез, нервной системы и т.д. В таблице, приложенной к его докладу, были даны ясные изображения некоторых клеток животных тканей. Тем не менее установить гомологию клеток растений и клеток животных Пуркинье не смог. Во-первых, под зёрнышками он понимал то клетки, то клеточные ядра; во-вторых, термин «клетка» тогда понимался буквально как «пространство, ограниченное стенками». Между тем Пуркинье знал, что «зёрнышки» животных тканей не представляют собой пространства, ограниченного стенками, а являются скоплениями какого-то вещества и не имеют внутри пустоты. Поэтому сопоставление клеток растений и «зёрнышек» животных Пуркинье вёл в плане аналогии, а не гомологии этих структур (понимая термины «аналогия» и «гомология» в современном смысле).

Второй школой, где активно изучали микроскопическое строение животных тканей, была берлинская лаборатория Иоганнеса Мюллера. Сам Мюллер изучал микроскопическое строение спинной струны (хорды); его ученик Генле опубликовал исследование о кишечных ворсинках, в котором дал описание различных эпителиев и показал их клеточное строение. В лаборатории Мюллера были выполнены классические исследования Теодора Шванна, заложившие основание клеточной теории. Работе

Шванна помогли, с одной стороны, исследования его предшественников (особенно школа Пуркинье и Генле), а с другой – то обстоятельство, что Шванн нашёл правильный принцип сравнения клеток растений и элементарных микроскопических структур животных. Клетки растений и животных во многом не похожи друг на друга, к тому же клетки животных тканей крайне разнообразны. Однако ядра у всех клеток весьма похожи; взяв в качестве критерия клеточной структуры ядро, Шванн смог установить гомологию и доказать соответствие в строении и росте элементарных микроскопических структур растений и животных. На значение ядра в клетке Шванна натолкнули исследования Шлейдена, у которого в 1838 г. вышла работа «Материалы по фитогенезу». На основании этой статьи Шлейдена часто называют соавтором клеточной теории. Основная идея клеточной теории – соответствие клеток растений и элементарных структур животных – была чужда Шлейдену. В упомянутой работе он ставил лишь вопрос о том, как образуются клетки растений. Отвечая на него, Шлейден выдвинул теорию новообразования клеток из бесструктурного вещества, согласно которой сначала из мельчайшей зернистости конденсируется ядрышко, вокруг него образуется ядро, являющееся образователем клетки (цитобластом). Однако эта теория опиралась на неверные факты.

В 1838 г. Шванн публикует 3 предварительных сообщения, а в 1839 г. появляется его классическое сочинение «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в самом заглавии которого выражена основная мысль клеточной теории. В первой части книги Шванн рассматривает строение хорды и хряща, показывая, что, несмотря на физиологическое различие этих органов, их элементарные структуры – клетки развиваются одинаково. Далее он доказывает, что микроскопические структуры других тканей и органов животного организма – это тоже клетки, вполне сравнимые с клетками хряща и

хорды. Во второй части книги Шванн проводит сравнение клеток растений и клеток животных, показывая их соответствие. В третьей части он развивает теоретические положения и формулирует принципы своей клеточной теории. Именно исследования Шванна оформили клеточную теорию и доказали (на уровне знаний того времени и со множеством ошибок) единство элементарной структуры животных и растений.

Теория явилась обобщением огромной важности. Ф. Энгельс в письме К. Марксу от 11 июля 1858 г. говорил о революционизирующем значении клеточного учения для естествознания того времени. Он включал учение о клетке в число трёх величайших открытий XIX в., обеспечивших бурное развитие естественных наук в том столетии. «Только со времени открытия, – писал Энгельс, – стало на твёрдую почву исследование органических, живых продуктов природы – как сравнительная анатомия и физиология, так и эмбриология. Покров тайны, окутавший процесс возникновения, роста и структуры клеточных организмов, был сорван. Непостижимое до того времени чудо предстало в виде процесса, происходящего согласно тождественному по существу для всех многоклеточных организмов закону».

Л.С. Ценковский писал ещё в 1856 г., что учение о клетке соединило и направило к одной цели разрозненные стремления ботаников и зоологов. Значение клеточной теории для утверждения эволюционного учения неоднократно подчёркивал К.А. Тимирязев. Неслучайно эволюционная идея, сформулированная Ламарком в 1809 г., не получила признания, а эволюционная теория, выдвинутая в 1859 г. Ч. Дарвином, привлекла всеобщее внимание и приобрела многочисленных сторонников. Именно в эти 50 лет шло бурными темпами развитие клеточной теории, давшей одно из самых веских доказательств единства всей живой природы.

С 40-х гг. XIX в. учение о клетке оказывается в центре внимания всей биологии и бурно развивается во второй его половине, превратившись в самостоятельную отрасль науки – цитологию.

Для дальнейшего развития клеточной теории существенное значение имело ее распространение на протистов (простейших), которые были признаны свободно живущими клетками (Сибольд, 1848). С течением времени изменяется представление о композиции клетки; выясняется второстепенное значение клеточной оболочки, которая ранее признавалась самой существенной частью клетки; выдвигается на первый план значение протоплазмы и ядра клеток (Моль, Кон, Л.С. Ценковский, Лейдиг, Гексли), что нашло своё выражение в определении клетки, данном М. Шульце в 1861 г.: «Клетка – это комочек протоплазмы с содержащимся внутри ядром». Брюкко в 1861 г. теоретически постулирует сложное строение клетки, определяемой им как «элементарный организм», выясняет далее развитую Шлейдоном и Шванном теорию клеткообразования из бесструктурного вещества (цитобластемы). Обнаружено, что способом образования новых клеток является клеточное деление, которое впервые было изучено Молем на нитчатых водорослях. В опровержении теории цитобластемы на ботаническом материале большую роль сыграли исследования Неголи и Н.И. Желе. Деление тканевых клеток у животных было открыто в 1841 г. Ремарком. Выяснилось, что дробление бластов есть серия последовательных делений (Биштюф, Н.А. Келлиker). Идея о всеобщем распространении клеточного деления как способа образования новых клеток закрепляется Р. Вирховом в виде афоризма: «Всякая клетка – из другой клетки»

В развитии клеточной теории в XIX в. всё более остро встают противоречия, отражающие двойственный характер клеточного учения, развивавшегося под эгидой механистического представления о природе. Уже у

Шванна встречается попытка рассматривать организм как сумму клеток. Эта тенденция получает особое развитие в «Целлюлярной патологии» Вирхова (1858). Работы Вирхова имели противоречивое значение для развития клеточного учения. Их положительная сторона заключалась в распространении клеточной теории на область патологии, что способствовало признанию универсальности клеточного учения. Труды Вирхова закрепили крушение ложной теории цитобластемы Шлейдона и Шванна, привлекли внимание к протоплазме и ядру, признанным и наиболее существенными частями клетки. С другой стороны, именно Вирхов направил развитие клеточной теории по пути чисто механистической трактовки организма. Отрицательные стороны вирховского представления об организме связаны с «персонификацией» клетки, которая возводилась в степень самостоятельного существа, вследствие чего организм рассматривался не как целое, а как сумма клеток; полностью игнорировалось значение неклеточных структур, переоценивались местные процессы. Такое представление об организме было антиисторическим, не учитывающим развития органической природы. Всё это привело к тому, что клеточная теория со второй половины XIX в. приобретала всё более метафизический характер, усиленный «Целлюлярной физиологией» Ферворна, рассматривавшего любой физиологический процесс, протекающий в организме, как простую сумму физиологических проявлений отдельных клеток. Завершением этой линии развития клеточной теории явилась механистическая теория «клеточного государства», пропагандировавшаяся Геккелем и др., согласно которой организм сравнивался с государством, а его клетки — с гражданами. Подобная теория уничтожала представление о целостности организма.

Такое направление в развитии клеточной теории подверглось острой критике ещё в прошлом столетии. В 1860 г. с критикой вирховского представления о клетке

выступил Н.М. Сеченов. Позднее клеточная теория подверглась критическим оценкам со стороны других авторов. Наиболее серьезные и принципиальные возражения были сделаны Гертвигом, А.Г. Гурвичем (1904), М. Гейденгайном (1907), Добеллом (1911). Однако критики клеточного учения исходили из разных методологических позиций, иногда выдвигая положения не менее метафизические, чем те, которые они критиковали. Такой характер носила, в частности, попытка умалить значение клеточного расчленения организма и выдвинуть на первый план неклеточные (симпластические) структуры. С широкой критикой клеточного учения выступил чешский гистолог Студничка (1929, 1934). В СССР с критикой догматической стороны клеточной теории выступал А.В. Номиллов. В 30-х гг. XX в. возникла дискуссия по клеточной теории, в которой, кроме А.В. Номилова, приняли участие Е.Н. Вермель, А.А. Заварзин, З.С. Кацнельсон, В.Н. Лаврентьев, В.Я. Рубашкин, В.К. Шмидт и др. В этот период в выступлениях как критиков, так и сторонников клеточной теории наряду с положительными моментами были и преувеличения. Всё же дискуссия способствовала очищению клеточной теории от механистического налёта и выработки более правильной точки зрения.

В 50-х гг. О.Б. Лепешинская выдвинула «новую клеточную теорию» в противовес «вирховианству». В ее основу было положено представление, что не только в филогенезе, но и в онтогенезе клетки развиваются из некоего неклеточного живого вещества, причём самый способ клеткообразования О.Б. Лепешинская изображала в духе давно отвергнутой теории цитобластемы. Критическая проверка фактов, положенных О.Б. Лепешинской и её приверженцами в основу выдвигаемой ею теории, не подтвердила данных о развитии клеточных ядер из безъядерного «живого вещества».

Современная клеточная теория исходит из того, что клеточная структура является главнейшей формой существования жизни, присущей как растениям, так и животным; в аналогии жизненных проявлений клеток и в их гомологии, основанной на общих закономерностях развития, заключается одно из важнейших доказательств единства живой природы, её общих корней. Расчленение на клетки, происшедшее на ранних этапах развития живой материи, создавало огромную поверхность клеточных мембран, что внесло коренные изменения в ход обменных процессов. Как выяснилось, кариокинез как форма деления распространен у всех многоклеточных и протистов. Расчленение на клетки обеспечило возможность глубокой дифференцировки тканевых структур, создало широкие возможности замены изношенных и патологически измененных частей организма. В силу всего этого совершенствование клеточной структуры явилось главным направлением эволюционного развития как у растений, так и у животных, и клеточное строение прочно удержалось у большинства современных организмов.

Вместе с тем, на наш взгляд, должны быть подвергнуты переоценке догматические и методологически неправильные положения клеточной теории:

1. Клеточная структура является главной, но не единственной формой существования жизни. В развитии органического мира был период, когда не существовало обособления кариоплазмы в виде морфологически выраженного ядра; различные формы доклеточного строения встречаются у современных организмов (бактериофаги, вирусы, спирохеты, различные группы бактерий, сине-зелёные водоросли).

2. Клеточная теория рассматривала организм как сумму клеток, а жизнепроявления организма растворяла в сумме жизнепроявлений составляющих его клеток. Этим игнорировалась целостность организма, закономерности целого подменялись суммой частей.

Метафизичность такого сведения целого к сумме частей была достаточно ярко показана ещё Ф. Энгельсом.

3. Считая клетку всеобщим структурным элементом, клеточная теория рассматривала как вполне гомологичные структуры тканевые клетки и гаметы, протисты и бластомеры. Применимость понятия клетки к протистам является дискуссионным вопросом клеточного учения. Наряду с мнением Добелла и А.А. Заварзина, возражавших против сопоставления протистов и клеток многоклеточных, имелось мнение Гартмана, В.Н. Беклемишева, В.А. Догеля и других, считавших правильным такое сопоставление. Недооценка значения целостности протистов как самостоятельных организмов приводит на практике к тому, что факты, установленные на протистах, безоговорочно переносятся на тканевые клетки, а это ведёт к ошибочным заключениям. В тканевых клетках, половых клетках, протистах проявляется общая клеточная организация, выражающаяся в морфологическом выделении кариоплазмы в виде ядра; однако эти структуры нельзя считать качественно равноценными, вынося за пределы понятия «клетка» все их специфические особенности.

4. Догматическая клеточная теория игнорировала специфичность неклеточных структур в организме или даже признавала их, как это делал Вирхов, неживыми. В действительности, в организме кроме клеток есть неклеточные ядерные структуры (синцитии, симпласты) и безъядерное межклеточное вещество, обладающее способностью к метаболизму и потому живое. Установить специфичность их жизнепроявлений и значение для организма является задачей современной цитологии.

5. Проблема части и целого разрешались ортодоксальной клеточной теорией метафизически: всё внимание переносилось на части организма – клетки или «элементарные организмы». Диалектика как всеобщий универсальный метод учит нас, что новое возникает не в

результате сложения частей, а вследствие развития, связанного с закрепленным в процессе этого развития взаимоотношением частей.

В отличие от «организмистов», отечественные цитологи исходят из положения, что целостность организма является результатом естественных, материальных взаимосвязей, вполне доступных исследованию и раскрытию. Клетки многоклеточного организма не являются индивидуумами, способными существовать самостоятельно. Так называемые культуры клеток вне организма представляют собой искусственно создаваемые биологические системы, а не культуры индивидуализированных клеток. Клетка не может быть оторвана от окружающей среды. Современные данные по клонированию животных клеток в Республике Корея (1998) подтверждают это. Сосредоточение всего внимания на отдельных клетках неизбежно приводит к унификации и механистическому пониманию организма как суммы частей.

В курсе анатомии центральной нервной системы (ЦНС) нас в первую очередь интересует не общее представление о клетке, а конкретно – нервная клетка, нервная ткань.

Нервная ткань – основная ткань нервной системы, выполняющая в организме функции восприятия раздражения и проведения возбуждения. Элементы нервной ткани в процессе филогенеза животных приобрели высокую возбудимость и способность быстро проводить нервные импульсы. Основной структурной функциональной единицей нервной ткани является нервная клетка (нейрон). Нервные клетки связаны друг с другом при помощи особых контактов – синапсов, по которым передаётся возбуждение от нейрона на нейрон. Нервные клетки окружены нейроглией – клетками нервной ткани, выполняющими опорную и трофическую функции.

## Тема 2. Развитие нервной системы

Головной мозг располагается в полости черепа. Его верхняя поверхность выпуклая, а нижняя поверхность – основание головного мозга – утолщенная и неровная. В области основания от головного мозга отходят 12 пар черепных (или черепномозговых) нервов. В головном мозге различают полушария большого мозга (наиболее новую в эволюционном развитии часть) и ствол с мозжечком. Масса мозга взрослого в среднем равна у мужчин 1375 г, у женщин 1245 г. Масса мозга новорожденного в среднем 330 - 340 г. В эмбриональном периоде и в первые годы жизни головной мозг интенсивно растет, но только к 20 годам достигает окончательной величины.

### Развитие головного мозга

Нервная трубка в продольном разрезе, видны три мозговых пузыря (1; 2 и 3); 4 - часть нервной трубки, из которой развивается спинной мозг. Б. Мозг зародыша сбоку (3-й месяц) - пять мозговых пузырей; 1 - концевой мозг (первый пузырь); 2 - промежуточный мозг (второй пузырь); 3 - средний мозг (третий пузырь); 4 - задний мозг (четвертый пузырь); 5 - продолговатый мозг (пятый мозговой пузырь).

Головной и спинной мозг развивается на дорсальной (спинной) стороне зародыша из наружного зародышевого листка (эктодермы). В этом месте формируется нервная трубка с расширением в головном отделе зародыша. Вначале это расширение представлено тремя мозговыми пузырями: передним, средним и задним (ромбовидным). В дальнейшем передний и ромбовидный пузыри делятся и образуются пять мозговых пузырей: конечный, промежуточный, средний, задний и продолговатый (добавочный).

В процессе развития стенки мозговых пузырей растут неравномерно: либо утолщаясь, либо оставаясь в отдельных участках тонкими и продавливаясь внутрь полости пузыря, участвуя в образовании сосудистых сплетений желудочков.

Остатками полостей мозговых пузырей и нервной трубки являются - мозговые желудочки и центральный канал спинного мозга. Из каждого мозгового пузыря развиваются определенные отделы мозга. В связи с этим из пяти мозговых пузырей в головном мозге выделяют пять основных отделов: продолговатый, задний, средний, промежуточный и конечный мозг.

Отделы головного мозга

1 - конечный мозг; 2 - промежуточный мозг; 3 - средний мозг; 4 - мост; 5 - мозжечок (задний мозг); 6 - спинной мозг.

Развитие и гистогенез нервной ткани. Нервная ткань развивается из наружного зародышевого листка – эктодермы. Именно в наружном покрове древних хордовых появились первичные чувствительные клетки, с эволюцией которых связывается развитие нервной системы. В процессе развития эктодерма расчленяется на две чётко детерминированные части: нервную и кожную. Нервная часть эктодермы (или нейроэктодерма) состоит из собственно нервной и ганглиозной пластинок (нервного гребня). Из первой развивается ЦНС, из второй – периферическая, в том числе спинномозговые и черепные нервы, вегетативные ганглии и ряд других производных, генетически связанных с нервной тканью (мозговые оболочки, периферическая глия, пигментные клетки и пр.).

Мезенхима – соединительная ткань зародышей многоклеточных животных организмов на ранних стадиях развития. Из неё развивается рыхлая соединительная ткань, клетки крови, эндотелий сосудов, кости, хрящи, связки, сухожилия, мышцы.

Из кожной (эпидермальной) части эктодермы несколько позже развиваются особые участки – плакоды, территориально не вошедшие в состав нейроэктодермы, но в качественном отношении составляющие с ней одно целое. Из плакод развиваются – в последовательном порядке – линза глаза, слуховой орган с соответствующими ганглиями, ганглий лицевого нерва и

органы боковой линии низших позвоночных. Орган обоняния, которому до последнего времени неправильно присваивали плакодное происхождение, в действительности развивается из передней части нейроэктодермы.

На ранних стадиях зародышевого развития гистологическое строение нервной и эпидермальной частей эктодермы сходно. У амфибий, рыб, рептилий и птиц она состоит из заполненных желточными гранулами и пигментом или из прозрачных клеток с округлыми и вытянутыми ядрами. Клетки интенсивно размножаются митотическим путём и располагаются вначале в один слой, затем нервный зачаток приобретает многослойное строение. Митотическое деление клеток – один из способов деления нервных клеток.

На следующем этапе развития нервная пластинка начинает погружаться внутрь тела зародыша (в мезодерму) по своей средней линии, образуя так называемый нервный желобок, который вскоре превращается в нервную трубку. В месте смыкания краёв нервного желобка от нервной трубки отходят справа и слева два симметричных выроста, которые в совокупности называются ганглионарной (или ганглиозной) пластинкой. Из нервной трубки развиваются спинной и головной мозг. Развитие спинного мозга сопровождается разрастанием боковых стенок нервной трубки, в то время как элементы будущей крыши и дна спинного мозга значительно отстают в своём развитии. Просвет нервной трубки превращается в спинномозговой канал. Разрастание нервной трубки в мозговые пузыри в области будущего головного мозга протекает несколько замедленней. Это связано с неравномерным ростом отдельных частей передней части нервной трубки и повышением давления жидкости, образующейся в ней путём секреторного процесса. Так как давление жидкости направлено вдоль длинной оси нервной трубки, на её переднем конце образуются три вздутия или связанных между собой мозговых пузыря: передний мозг

(prosencephalon), средний мозг (mesencephalon) и задний мозг (rhombencephalon).

Первоначальное расположение мозговых пузырей по одной прямой линии, являющейся продолжением спинного мозга, у высших позвоночных, а особенно у человека, вскоре изменяется. Передний мозговой пузырь подразделяется на два: зачаток большого, или конечного мозга – telencephalon, и зачаток промежуточного мозга – diencephalon, из боковых стенок которого развиваются глазные пузыри (позже бокалы) – зачатки сетчатки глаз. Средний мозговой пузырь, оставаясь неразделенным, даёт начало среднему мозгу. Задний мозговой пузырь подразделяется на зачатки мозжечка и моста (metencephalon) и продолговатого мозга (myelencephalon), без резкой границы переходящего в эмбриональный спинной мозг. Благодаря усиленному росту мозговых пузырей образуются три изгиба: 1) теменной, на уровне среднего мозгового пузыря, имеющий вентральное направление; 2) затылочный, в области заднего мозгового пузыря в месте перехода спинного мозга в продолговатый, также имеющий вентральное направление, и 3) находящийся между теменным и затылочным – мостовой, направленный в дорсальную сторону. Дальнейшее преобразование перечисленных отделов головного мозга заключается в неравномерном росте отдельных частей его стенок, образовании различных стенок и борозд.

Серое и белое вещество. Гистогенез нервной ткани удаётся проследить с момента образования нервной трубки. Её клетки, называемые медуллобластами, образуют эпителиеподобный многорядный слой. Ядра медуллобластов лежат на разных уровнях, а цитоплазматические достигают своими суженными концами наружной пограничной перепонки, отделяющей нервную трубку от окружающей её мезенхимы, и внутренней пограничной перепонки, выстилающей просвет нервной трубки. Утолщение боковых стенок нервной трубки связано с пролиферацией и округлением

клеток, смещающихся к её просвету. В совокупности эти делящиеся митотическим путём клетки образуют внутренний терминальный (зародышевый), или камбиальный, средний, или плащевой, слой, и расположенный более поверхностно наружный слой. Цитоплазма клетки наружного слоя, разрыхляясь, образует губчатую сеть, которая называется краевой зоной, или вуалью. Клетки, образовавшие губчатую сеть краевой зоны, называются спонгиобластами. Из спонгиобластов развиваются элементы нейроглии: астроциты, спонгиобласты, будущие нервные клетки – нейробласты. На этих стадиях нейробласты отличаются по величине своих ядер, которые значительно крупнее, чем у спонгиобластов. Клетки внутреннего камбиального слоя, удлинняясь, а затем принимая характерную для призматического эпителия форму, превращаются в эпендиму, которая выстилает просвет спинномозгового канала и желудочков головного мозга. На своей апикальной (верхушечной) поверхности клетки эпендимы несут мерцательные реснички. Спонгиобласты и нейробласты среднего слоя спинного мозга составляют зачаток серого вещества. Отростки нейробластов, передвигающиеся в наружный слой, дифференцируются в проводящие пути. Эти отростки окружаются развивающимися из спонгиобластов астроцитами и олигодендроцитами и образуют зачаток белого вещества спинного мозга.

Тело будущей нервной клетки покрывается снаружи глиальными клетками. Эти клетки получили название клеток-сателлитов. Также сателлиты образуют капсулу вегетативных нейробластов. Отростки нейробласта сопровождаются особыми вспомогательными глиальными элементами – шванновскими клетками. Последние представляют собой разновидность глии, которая закладывается вместе с нейробластами в ганглионарной пластинке.

Шванновские клетки – разновидность клеток нейроглии, образующих мягкотную миелиновую оболочку нейронов.

Нервная клетка будущих передних рогов спинного мозга посылает свой аксон через передние корешки к развивающимся мышцам или железистым клеткам. В нервной трубке в задних рогах одновременно формируются будущие ассоциативные нервные клетки, отличающиеся короткими отростками. Протоплазма растущих аксонов нейробластов обнаруживает способность к росту, амебоидному движению и активному «самостоятельному» передвижению между другими тканевыми элементами. На своей вершине растущий аксон несёт конусовидное утолщение – колбу роста. Изучение нейробластов в условиях прижизненных наблюдений тканевых культур и при помощи электронной оптики показало, что аксон растёт по межклеточным промежуткам в виде тонкого цитоплазматического тяжа. Вскоре у периферических нервных волокон появляются мягкотные, состоящие из миелина, оболочки, которые образуются в процессе дифференцировки шванновских клеток. В ряде случаев миелин отсутствует; тогда, в отличие от мягкотных, говорят о безмякотных нервных волокнах. В последнее время при помощи электронной оптики прослежены особенности развития периферических миелиновых (мягкотных) и лишенных миелина (безмякотных) нервных волокон. Первоначально растущий аксон лежит, примыкая к поверхности шванновских клеток, а затем вдавливаясь в её цитоплазму, увлекая за собой поверхностную плазматическую оболочку (мембрану), вследствие чего образуется так называемый мезаксон. Вокруг аксона на участках оболочки шванновской клетки в местах соприкосновения её складок с аксоном синтезируется миелин. В дальнейшем вернувшиеся поверхности оболочки шванновской клетки начинают обвивать осевой цилиндр, разрастаясь при этом наподобие спирали. Предполагают, что процесс спирального разрастания

мембраны сопряжён с вращением шванновской клетки вокруг аксона. В итоге концентрические слои миелина оттесняют ядро шванновской клетки на периферию. По всей своей длине аксон входит в контакт с чередующимися шванновскими клетками. Через промежутки порядка 1 мм миелин прерывается, оставляя открытыми участки мембраны аксона (перехваты Ранвье). В безмякотных нервных волокнах шванновские клетки образуют сплошные синцитиальные тяжи, которые «заселяются» группами аксонов. Миелинизация начинается у человека на 4-м месяце внутриутробной жизни и заканчивается лишь после рождения. В мозговых пузырях процессы протекают аналогичным образом, но с тем существенным отличием, что серое вещество развивается не только в средних слоях, но и на поверхности мозговых пузырей, где образуется сложная слоистая кора больших полушарий и мозжечка.

Особую проблему составляет вопрос о причинах ориентации нервных волокон среди тканей развивающегося эмбриона. По этому поводу существует несколько теорий. Согласно механической теории, или теории стереотропизма, нейробласты и их отростки распределяются благодаря механическим факторам, связанным с ультраструктурой (стереоструктурой), т.е. мицеллярной ориентацией окружающих тканей. По теории хемотаксиса, или нейротропизма, направление роста аксона определяется особого рода секретом, вырабатываемым в тканях, который притягивает к колбе роста аксона. Согласно теории нейробиотаксиса, распределение нервных волокон в тканях определяется различиями в электрических биопотенциалах между дендритами и аксоном нейробласта. Направление и ориентация растущих нервных волокон наряду с перечисленными внешними факторами определяются также внутренней пространственной цитоплазматической структурой тела и отростков нейробластов. На поздних стадиях дифференцировки нейробласт, как правило, теряет способность делению.

Глия или нейроглия – это клетки в головном и спинном мозге, своими телами и отростками заполняющие пространство между нейронами и мозговыми капиллярами.

Каждая клетка ЦНС окружается протоплазматическими астроцитами с цитоплазмой, содержащей малое количество фибриллярных нитей. Волокна нервных клеток в белом веществе окружены фиброзными астроцитами, в цитоплазме которых присутствует большое количество фибриллярного материала. Фиброзные астроциты заполняют пространство между пучками миелизированных нервных волокон. Эти крупные клетки в составе глии похожи на раскрывшиеся бутоны астр, отсюда и их название – астроциты.

Олигодендроциты родственны астроцитам, но отличаются меньшими размерами и более мелкими ядрами, а также более слабо развитыми ветвистыми отростками. Они связаны непосредственно с телами нейронов и нервными волокнами, поэтому их часто рассматривают в качестве центральных гомологов шванновских клеток. Мелкие микроглиальные клетки похожи на паучков. Они отличаются характером своих отростков и очень небольшими темными ядрами. Эти клетки равномерно рассеяны как в головном, так и спинном мозге.

Таким образом, глиа образует очень сложную сеть, состоящую из клеточных тел и отростков. В ячейке этой сети, как в сотах, располагаются нервные клетки и их отростки. И только в области контактов, т.е. на месте синапсов нервных клеток, имеет место «прорыв» в глиальной прокладке. Нейроглия играет роль опоры для отростков. Скопления нервных клеток с окружающей их глией называются ганглиями. В условиях патологии глиа отличается высокой реактивностью и, в отличие от нейронов, способностью к пролиферации. Глиальные клетки участвуют как в дегенеративных, так и регенеративных процессах, связанных с травмами,

сосудистыми расстройствами или нейроинфекциями. Способностью к активной миграции и фагоцитозу особенно отличаются микроглиальные клетки.

Особое место в нервной ткани занимает эпендимный призматический эпителий – нейроэпителий, выстилающий спинномозговой канал и желудочки головного мозга. У эмбрионов и новорожденных он несёт мерцательные реснички.

Что касается крупных сосудов, которые находятся в нервной ткани, то они на всем протяжении сопровождаются соединительной тканью и покрыты глиальными, образованными астроцитами, пограничными мембранами, которые некоторыми исследователями рассматриваются в качестве одного из субстратов гематоэнцефалического барьера, обеспечивающего избирательную проницаемость сосудов мозга. Лимфатические сосуды нервной ткани отсутствуют.

Глиальные клетки были впервые выделены в определенную группу элементов нервной системы в 1871 г. Р. Вирховым, который рассматривал своеобразную соединительную ткань мозга. Он назвал эти клетки нейроглией, т.е. нервным клеем.

Выделяют 4 типа глиальных клеток: астроциты, олигодендроциты, клетки эпиндемы и микроглии. Астроцитарная глия – это крупные клетки со светлым овальным ядром, многочисленными отростками и небольшим числом органоидов.

Олигодендроциты – это глиальные клетки, к которым относятся: олигодендроциты серого и белого вещества мозга, шванновские клетки, клетки-спутники (сателлитная глия). Характеризуются более плотной цитоплазмой, хорошо развитым ЭПР (эндоплазматическим ретикулюмом), аппаратом. Гольджи, множеством митохондрий и лизосом.

Эпендимная глия является разновидностью глиальных клеток. Она образует выстилку полостей мозговых желудочков и центрального канала спинного

мозга. Представлена цилиндрическими и кубическими клетками. В них хорошо развиты органоиды.

Микроглия – это мелкие отростчатые клетки с очень плотной цитоплазмой. Характерен фагоцитоз. До сих пор окончательно не решен вопрос о происхождении микроглии в эмбриогенезе. С одной стороны, ее рассматривают как своеобразные макрофаги, и таким образом, относят к элементам тканей внутренней среды мезенхимного происхождения. С другой стороны, имеются данные, позволяющие рассматривать часть микроглии как недифференцированные (покоящиеся) астроциты, которые при определенных условиях начинают активно размножаться и превращаться в зрелые фиброзные астроциты.

Первые три разновидности глиальных клеток образуются в эмбриогенезе, как и нейрон из нейроэктодермы, микроглия же занимает несколько обособленное положение.

Глия выполняет следующие функции:

- обеспечение нормальной деятельности определенных нейронов и всего мозга;
- обеспечение элементарной изоляции тел нейронов, их отростков и синапсов при неадекватном взаимодействии между нейронами;
- активный захват астроцитами из синаптической щели медиаторов или их составных частей после прекращения синаптической передачи. В частности, целиком захватываются глией такие медиаторы, как КА (катехоламины);
- трофическую функцию глий. В глиальных клетках сосредоточен основной запас гликогена (главного энергетического субстрата мозга) и липиды. Они контролируют ионный состав межклеточной жидкости, гомеостаз внутренней среды мозга.

Дегенерация и регенерация нервной ткани. Нейроглия ЦНС, шванновские клетки и глиальные клетки – сателлиты периферической нервной системы,

в отличие от нервных клеток, обладают значительными пролиферативными способностями. Это обнаруживается при выявлении некоторых опухолей, например, глиом нервной системы, после ампутационных нервных рубцов, производных глии в культурах ткани (Н.Г. Хлопин, 1947). Нейроглия играет важную роль в процессах регенерации периферических и, по-видимому, центральных нервных волокон. Нейроны, как правило, не обладают способностью к размножению. При повреждении тела нервной клетки она обычно погибает и фагоцитируется микроглияльными элементами. Фагоциты (от лат. *Fagos* – пожирать) – клетки микроглии, которые обладают способностью поглощать погибшие части нейронов. Если повреждается (в результате перетяжки, травмы и пр.) аксон нервной клетки, то в теле соответствующего нейрона наступает ряд характерных изменений. Во-первых, наблюдается хроматолиз, т.е. разрушение и растворение субстанции Ниссля, представляющей собой шероховатую эндоплазматическую сеть со скоплением рибосом в теле нейрона. Одновременно вследствие потери воды размеры тела нервной клетки и её ядра могут уменьшаться, цитоплазма вакуолизируется, ядро занимает краевое положение и меняет форму. Число нейрофибрилл в клетке уменьшается, они делаются тоньше и плохо различимыми. Центральный и периферический отрезки перерезанного аксона, его мягкотная и безмякотная оболочки претерпевают распад; на некотором расстоянии от места повреждения миелин растворяется. Вся эта картина получила название “первичной реакции Ниссля”, или ретроградной клеточной дегенерации, а для центрального и периферического отрезка аксона – травматической дегенерации. Особенно сложно протекают изменения в периферическом отрезке перерезанного аксона или, если речь идёт о нерве, в периферическом отрезке нерва. Эти изменения называются вторичной, или

валлеровской, дегенерацией нервных волокон. Во время валлеровской дегенерации периферические отрезки аксонов, потерявшие связь с телом нервной клетки, являющейся их трофическим центром, распадаются и полностью дегенерируют. Миелиновая оболочка распадается; миелин собирается в капли, в которых иногда ещё можно проследить обломки периферических аксонов. Шванновские клетки, трофически независимые от тела нервной клетки, начинают активно пролиферировать, образуя своеобразные глиальные тяжи, которые способствуют регенерации (отрастанию) центрального отрезка перерезанного аксона. Шванновские клетки образуют синцитиальные вытянутые ленты, которые получили название «бюнгеровых тяжей». Они растут по направлению к центральным отрезкам. В безмякотных нервах процессы вторичной дегенерации протекают сходным образом. Фрагменты распавшихся нервных волокон также растворяются шванновскими клетками и поглощаются фагоцитами. Регенерация обычно начинается на центральных концах отрезанных аксонов, которые образуют утолщения – колбы роста, наподобие тех, которые наблюдаются у нейробластов. Однако электронная оптика показала, что регенерация может происходить и значительно выше новообразованных колб роста путём преобразования коллатералей, отходящих от аксона. В регенерирующихся шванновских элементах наблюдается повышенная активность ряда ферментов, в том числе и окислительных.

Преобразовавшись в пучки усиленно растущих волокон, регенерирующие центральные отрезки аксонов в конце концов проникают в бюнгеровы тяжи и начинают расти в них, как по готовому руслу, достигая старых периферических нервных чувствительных или двигательных окончаний. Шванновский синцитий распадается на отдельные клетки, в которых появляется миелин с характерными перехватами Ранвье и т.п.

Аналогичным путём идёт вращение регенерирующих волокон и в безмякотных нервах, но без образования миелина. Одновременно восстанавливаются и функции регенерировавших нервов.

Регенеративные процессы в ЦНС во многих отношениях остаются ещё не изученными, хотя частичное или полное функциональное восстановление при травмах центральной нервной системы в ряде случаев имеет место. В ЦНС к регенерации отрезанных отростков способны клетки Гольджи 1-го типа с длинными аксонами. Клетки Гольджи 2-го типа с короткими отростками, по-видимому, не способны к восстановлению утраченных отростков. Однако и в случае регенерации последняя носит абортный характер, так как полному восстановлению перерезанных аксонов мешает сложный соединительнотканноглиальный рубец, возникающий на месте травмы или перерезки. В последнее время в опытах на млекопитающих, задерживая рост глиальной части рубца подкожным введением животному пиромеда, удавалось наблюдать регенерацию некоторых перерезанных нервных пучков спинного и головного мозга.

Особый интерес представляет проблема образования раковых опухолей в нервной системе. Этот процесс представляет собой патологические изменения, происходящие в клетках нервной ткани, приводящие к непрерывному их делению. Никаких других своих функций такая клетка не выполняет, только делится. Причём скорость деления раковых клеток быстрая. Вновь образованные клетки заполняют собой все нервные пути, ткани и органы, препятствуя их нормальному функционированию, и сами продолжают процесс деления. Что служит толчком к началу процесса непрерывного деления нервных клеток, пока точно не известно, как и то, что может остановить этот уже начавшийся процесс. Имя того человека, кто даст ответы на эти вопросы и решит проблему борьбы с

раковыми клетками, будет золотыми буквами записано в истории человечества и на доске почёта в каждом медицинском учреждении, работающем в этом направлении. Может это будет Ваше имя? Будем надеяться!

### **Тема 3. Нейрон. Нервная ткань**

**НЕЙРОН** – это отдельная нервная клетка, строительный блок мозга. Она передает нервные импульсы по единственному длинному волокну (аксону) и получает их по многочисленным коротким волокнам (дендритам) (Ч. Стивенс).

Хотя нейроны, или нервные клетки, имеют те же самые гены, то же общее строение и тот же биохимический аппарат, что и другие клетки, они обладают и уникальными особенностями, которые делают функцию мозга совершенно отличной от функции, скажем, печени. Важными особенностями нейронов являются характерная форма, способность наружной мембраны генерировать нервные импульсы и наличие уникальной структуры – синапса, служащего для передачи информации от одного нейрона другому.

Полагают, что мозг человека состоит из  $10^{11}$  нейронов: это приблизительно столько же, сколько звезд в нашей Галактике. Не найдется и двух нейронов, одинаковых по виду. Несмотря на это, их формы обычно укладываются в небольшое число широких категорий, и большинству нейронов присущи определенные структурные особенности, позволяющие выделить три области клетки: клеточное тело, дендриты и аксон. Тело содержит ядро и биохимический аппарат синтеза ферментов и других молекул, необходимых для жизнедеятельности клетки. Обычно тело нейрона имеет приблизительно сферическую или пирамидальную форму. Дендриты представляют собой тонкие трубчатые выросты, которые многократно делятся и образуют ветвистое дерево вокруг тела клетки. Они создают ту основную физическую поверхность, на

которую поступают идущие к данному нейрону сигналы. Аксон тянется далеко от тела клетки и служит той линией связи, по которой сигналы, генерируемые в теле данной клетки, могут передаваться на большие расстояния в другие части мозга и остальную нервную систему. Аксон отличается от дендритов как по строению, так и по свойствам своей наружной мембраны. Большинство аксонов длиннее и тоньше дендритов и имеет отличный от них характер ветвления: если отростки дендритов в основном группируются вокруг клеточного тела, то отростки аксонов располагаются на конце волокна, в том месте, где аксон взаимодействует с другими нейронами.

Функционирование мозга связано с движением потоков информации по сложным цепям, состоящим из нейронных сетей. Информация передается от одной клетки к другой в специализированных местах контакта – синапсах. Синапс состоит из 2-х мембран, соприкасающихся друг с другом: одна из них принадлежит разветвлению аксона одного нейрона, а другая – дендриту другого нейрона (рис. 4.). При исследовании синапса под электронным микроскопом ясно видна граница контактирующих друг с другом нейронов. На этой границе чётко вырисовываются две мембраны – пресинаптическая и постсинаптическая, отделённые друг от друга синаптической щелью. В центральной нервной системе синаптическая щель является непосредственным продолжением межклеточного пространства, их содержимое сообщается друг с другом. Ширина синаптической щели – от 2 до 30 нм, диаметр синаптического контакта – от 0,1 до 10 мкм.

Синаптическая щель – промежуток, разделяющий пресинаптическую мембрану аксона одной клетки и постсинаптическую мембрану тела или дендрита нейрона другой клетки или мышцы.

Пресинаптическая мембрана является продолжением поверхностной мембраны аксонального

окончания, глиальные элементы не участвуют в образовании синапсов. Эта мембрана не сплошная, она имеет отверстия, через которые цитоплазма аксональных окончаний сообщается с синаптическим пространством. Постсинаптическая мембрана менее плотная, чем пресинаптическая, она не имеет отверстий. Толщина каждой из мембран синапса не превышает 5-6 нм. Несколько иначе построены органные синапсы, например, в области нервно-мышечного соединения. На поверхности мышечного волокна имеется углубление со множеством ветвящихся и взаимодействующих между собой складок, в которых размещаются разветвления аксона. Здесь также различаются пресинаптическая (аксональная) и постсинаптическая (мышечная) мембраны. Обе мембраны состоят из нескольких слоев, толщина каждой – около 10 нм; пространство между мембранами заполнено сильно гидратированным гелем.

Синапсы бывают двух видов – возбуждательные и тормозные, с их помощью происходит соответственно передача или блокада нервного импульса.

Основной функцией синапса является передача возбуждения с одной нервной клетки на другую, либо с нейрона на эффекторный орган. По современным данным, в большинстве синапсов передача возбуждения осуществляется посредством медиатора, синтезируемого и накапливаемого в нервных окончаниях. Об этих функциях будет подробно рассказано при изучении физиологии ЦНС.

Типичный нейрон может иметь от 1000 до 10000 синапсов и получать информацию от 1000 других нейронов. Хотя в своем большинстве синапсы образуются между аксонами одной клетки и дендритами другой, существуют и иные типы синаптических контактов: между аксоном и аксоном, между дендритом и дендритом и между аксоном и телом клетки. В области синапса аксон обычно расширяется, образуя на конце пресинаптическую

бляшку, которая является передающей информацию частью контакта. Концевая бляшка содержит мелкие сферические образования, называемые синаптическими пузырьками, каждый из которых содержит несколько тысяч молекул химического медиатора. По прибытии в пресинаптическое окончание нервного импульса некоторые из пузырьков выбрасывают свое содержимое в узкую щель, отделяющую бляшку от мембраны дендрита другой клетки, предназначенного для приема таких химических сигналов. Таким образом, информация передается от одного нейрона к другому с помощью некоторого посредника или медиатора. Импульсация нейрона отражает активацию воздействующими нейронами сотен синапсов. Некоторые синапсы являются возбуждающими, т.е. они способствуют генерированию импульсов, тогда как другие – тормозные – способны аннулировать действие сигналов, которые в их отсутствие могли бы возбудить постсинаптический нейрон.

Хотя нейроны и являются строительными блоками мозга, это не единственные клетки, которые в нем имеются. Так, кислород и питательные вещества поставляются плотной сетью кровеносных сосудов. Существует потребность и в соединительной ткани, особенно на поверхности мозга. Один из важных классов клеток центральной нервной системы, как ранее отмечалось, составляют глиальные клетки, или глия. Глия занимает в нервной системе практически всё пространство, которое не занято самими нейронами. Хотя функция глии пока не вполне изучена, по-видимому, она обеспечивает структурную и метаболическую опору для сети нейронов.

В аксонах, имеющих миелиновую оболочку, распространение нервного импульса происходит путем его перескакивания от перехвата к перехвату, где внеклеточная жидкость оказывается в непосредственном контакте с клеточной мембраной. Эволюционный смысл миелиновой оболочки, по-

видимому, состоит в экономии метаболической энергии нейрона. Как правило, миелинизированные нервные волокна проводят нервные импульсы быстрее, чем немиелинизированные.

Нейроны способны выполнять свою функцию только благодаря тому, что их наружная мембрана обладает особыми свойствами. Мембрана аксона по всей его длине специализирована для проведения электрического импульса. Мембрана аксонных окончаний способна выделять медиатор, а мембрана дендритов реагирует на медиатор. Кроме того, мембрана обеспечивает узнавание других клеток в процессе эмбрионального развития, так что каждая клетка отыскивает предназначенное ей место в сети, состоящей из  $10^{11}$  клеток. В связи с этим многие современные исследования сосредоточены на изучении всех тех свойств мембраны, которые ответственны за нервный импульс, синаптическую передачу, узнавание клеток и установление контактов между клетками.

Мембрана нейрона, как и наружная мембрана любой клетки, имеет в толщину около 5 нм и состоит из двух слоев липидных молекул, упорядоченных таким образом, что их гидрофильные концы обращены в сторону водной фазы, находящейся внутри и снаружи клетки, а гидрофобные концы повернуты в сторону от водной фазы и образуют внутреннюю часть мембраны. Липидная часть мембраны приблизительно одинакова у клеток всех типов. Что делает одну мембрану отличной от другой, так это специфические белки, которые связаны с мембраной тем или иным способом. Белки, которые фактически встроены в двойной липидный слой, называются внутренними белками. Другие белки, периферические мембранные белки, прикреплены к мембранной поверхности, но не являются неотъемлемой частью ее структуры. В связи с тем, что мембранные липиды – жидкости, даже внутренние белки часто могут свободно перемещаться с места на место путем диффузии. Однако в некоторых случаях

белки жестко закрепляются с помощью вспомогательных структур.

Мембранные белки всех клеток распадаются на пять классов: насосы, каналы, рецепторы, ферменты и структурные белки. Насосы расходуют метаболическую энергию для перемещения ионов и молекул против концентрационных градиентов и поддерживают необходимые концентрации этих молекул в клетке. Поскольку заряженные молекулы не могут пройти через сам двойной липидный слой, клетки приобрели в процессе эволюции белковые каналы, обеспечивающие избирательные пути для диффузии специфических ионов. Клеточные мембраны должны узнавать и прикреплять многие типы молекул. Эти функции выполняют рецепторные белки, которые представляют собой центры связывания, обладающие высокой специфичностью и сродством. Ферменты размещаются внутри мембраны или на ней, чем облегчается протекание химических реакций у мембранной поверхности. Наконец, структурные белки обеспечивают соединение клеток в органы и поддержание субклеточной структуры. Эти пять классов мембранных белков не обязательно взаимно исключают друг друга. Так, например, тот или иной белок может быть одновременно и рецептором, и ферментом, и насосом

Мембранные белки – это ключ к пониманию функций нейрона, а следовательно, и функций мозга. Поскольку они занимают такое центральное место в современных представлениях о нейроне, следует акцентировать внимание на описании ионного насоса, различных типов каналов и ряда других белков, которые в совокупности наделяют нейроны их уникальными свойствами. Общая идея состоит в том, чтобы суммировать важные характеристики мембранных белков и показать, как эти характеристики определяют нервный импульс и другие сложные особенности функций нейрона.

Подобно всем другим клеткам нейрон способен поддерживать постоянство своей внутренней среды, заметно отличающейся по составу от окружающей его жидкости. Особенно поразительны различия в концентрациях ионов натрия и калия. Наружная среда приблизительно в 10 раз богаче натрием, чем внутренняя, а внутренняя среда примерно в 10 раз богаче калием, чем наружная. Как калий, так и натрий способны проникать через поры в клеточной мембране, поэтому некоторый насос должен непрерывно производить обмен вошедших в клетку ионов натрия на ионы калия из наружной среды. Такое выкачивание натрия осуществляется внутренним мембранным белком, называемым Na-K-аде-нозинтрифосфатазным насосом, или, как его чаще называют, натриевым насосом.

Белковая молекула натриевого насоса (или комплекс белковых субъединиц) имеет молекулярный вес около 275 000 атомных единиц и размеры порядка  $6 \times 8 \text{ нм}^2$ , что несколько больше толщины клеточной мембраны. Каждый натриевый насос может использовать энергию, запасенную в форме фосфатной связи в аденозинтрифосфате (АТФ), для того чтобы обменять три иона натрия внутренней среды клетки на два иона калия наружной среды. Работая с максимальной скоростью, каждый насос способен транспортировать через мембрану около 200 ионов натрия и 130 ионов калия в секунду. Однако фактическая скорость регулируется в соответствии с потребностями клетки. У большинства нейронов имеется от 100 до 200 натриевых насосов на квадратный микрон мембранной поверхности, но в некоторых участках этой поверхности их плотность почти в 10 раз выше. Типичный мелкий нейрон имеет, по-видимому, порядка миллиона натриевых насосов, способных перемещать около 200 миллионов ионов натрия в секунду. Именно трансмембранные градиенты натрия и

калия обеспечивают возможность проведения по нейрону нервного импульса.

Мембранные белки, которые служат каналами, существенны для многих сторон деятельности нейрона и в особенности для генерирования нервного импульса и синаптической передачи. Чтобы представить значение каналов для электрической активности мозга, следует описать формирование и рассмотреть свойства упомянутых каналов.

Поскольку концентрации ионов натрия и калия по ту и другую сторону мембраны различаются, внутренность аксона имеет отрицательный потенциал примерно в 70 мВ по отношению к наружной среде. В середине XX в. английские исследователи А. Ходжкин, А. Хаксли и Б. Катц в своих классических работах по изучению передачи нервного импульса вдоль гигантского аксона кальмара показали, что распространение нервного импульса сопровождается резкими изменениями проницаемости мембраны аксона для ионов натрия и калия. Когда нервный импульс возникает в основании аксона (в большинстве случаев он генерируется клеточным телом в ответ на активацию дендритных синапсов), трансмембранная разность потенциалов в этом месте локально понижается. Непосредственно впереди области с измененным потенциалом (по направлению распространения нервного импульса) открываются мембранные каналы, пропускающие в клетку ионы натрия.

Этот процесс является самоусиливающимся: поток ионов натрия через мембрану способствует открыванию большего числа каналов, облегчает другим ионам возможность следовать за ними. Проникшие в клетку ионы натрия изменяют отрицательный внутренний потенциал мембраны на положительный. Вскоре после открывания натриевые каналы закрываются, но теперь открывается другая группа каналов, которая позволяет ионам калия выходить наружу. Этот поток восстанавливает потенциал внутри аксона до величины его

потенциала покоя, т.е. до 70 мВ. Резкий скачок потенциала сначала в положительную, а затем в отрицательную сторону, который выглядит на экране осциллографа как пик («спайк»), известен под названием *потенциала действия* и является электрическим выражением нервного импульса. Волна изменения потенциала стремительно проносится по аксону до самого его конца во многом подобно тому, как бежит пламя по бикфордову шнуру.

Это краткое описание нервного импульса иллюстрирует важность каналов для электрической активности нейронов и подчеркивает два фундаментальных свойства каналов: избирательность и наличие воротных механизмов. Каналы проницаемы избирательно, и степень избирательности варьирует в широких пределах. Так, каналы одного типа позволяют проходить ионам натрия, но сильно препятствуют прохождению ионов калия, тогда как каналы другого типа делают обратное. Однако избирательность редко бывает абсолютной. Канал одного типа, который практически не обладает избирательностью, позволяет проходить примерно 85 ионам натрия на каждые 100 ионов калия; другой канал, с большей избирательностью, пропускает только около 7 ионов натрия на каждые 100 ионов калия. Канал первого типа, известный как активируемый ацетилхолином, имеет пору диаметром около 0,8 нм, которая заполнена водой. У канала второго типа, известного как калиевый канал, пора значительно меньше и содержит меньше воды.

Ион натрия приблизительно на 30% меньше иона калия. Точная молекулярная структура, позволяющая более крупным ионам проходить через клеточную мембрану легче, чем более мелким, неизвестна. Однако общие принципы, лежащие в основе такой дискриминации, понятны. Они включают взаимодействия между ионами и участками канальной структуры, сочетающиеся со специфическим упорядочением молекул воды внутри поры.

Воротные механизмы, регулирующие открывание и закрывание мембранных каналов, представлены двумя основными типами. Канал одного типа, упоминавшийся выше при описании нервного импульса, открывается и закрывается в ответ на изменения потенциала клеточной мембраны, поэтому говорят, что он управляется электрически. Второй тип каналов управляется химически. Такие каналы реагируют лишь слабо, если вообще реагируют, на изменения потенциала, но открываются, когда особая молекула – медиатор – связывается с некоторой рецепторной областью на белке канала. Химически управляемые каналы обнаружены в рецептивной мембране синапсов: они ответственны за перевод химических сигналов, посылаемых окончаниями аксона в процессе синаптической передачи, в изменения ионной проницаемости. Химически управляемые каналы обычно именуют в соответствии с их специфическим медиатором. Так, например, говорят об АХ-активируемых каналах или о ГАМК-активируемых каналах (АХ – ацетилхолин, ГАМК – гамма-аминомасляная кислота). Электрически управляемые каналы принято называть по иону, наиболее легко проходящему через данный канал.

Функционируя, белки обычно изменяют свою форму. Такие изменения формы, называемые конформационными, особенно ярко выражены у сократимых белков, ответственных за движение клеток, но они не менее важны и для многих ферментов и других белков. Конформационные изменения канальных белков составляют основу воротных механизмов, поскольку они обеспечивают открывание и закрывание канала за счет малых перемещений частей молекулы, расположенных в критическом месте и позволяющих блокировать или освободить пору.

Когда электрически или химически управляемые каналы открываются и пропускают ионы, возникает электрический ток, который можно измерить. В

нескольких случаях удалось зарегистрировать ток, проходящий через одиночный канал, так что его открывание и закрывание можно было исследовать непосредственно. Обнаружилось, что время, на протяжении которого канал остается открытым, варьирует случайным образом, так как открывание и закрывание канала есть результат некоторых конформационных изменений белковой молекулы, встроенной в мембрану. Наличие случайности в воротных процессах происходит из случайных столкновений молекул воды и других молекул со структурными элементами канала.

Еще в 50-60-х гг. XX в. нейрон в том виде, как его обычно описывали в учебниках, казался очень простой структурой. Теперь благодаря таким эффективным методам исследования, как электронная микроскопия и внутриклеточная регистрация при помощи микроэлектродов, известно, что нейроны имеют исключительно сложную морфо-функциональную организацию и отличаются большим разнообразием.

Конечной целью комплекса наук (анатомии и физиологии ЦНС, физиологии ВНС и нейропсихологии) является объяснение того, как нейроны, действуя совместно, могут привести к реализации поведения, наблюдаемого у целого организма. Поэтому чрезвычайно важно прежде всего установить, из чего состоят, как устроены, что могут и чего не могут делать отдельные нейроны. Эта необходимость требует изучения анатомии и физиологии. Если объект исследования находится «на стыке наук», то исследование неминуемо сопряжено с трудностями. Грамотный психолог должен знать анатомию и физиологию и в то же время иметь прочные знания по психологии.

До середины XIX в. был широко распространен взгляд на нервную систему как на непрерывное сплетение трубочек (наподобие сосудистой системы), по которым течёт жидкость или электричество. Работа

анатомов – Гиса, Кёлликера, Рамон-и-Кахаля – позволила Вальдейеру выдвинуть «нейронную теорию». Вальдейер был убеждён, что нервная система состоит из множества отдельных клеток, называемых «нейронами», и что от одной клетки к другой проводится «нервная энергия». Еще в 1935 г. были такие учёные, которые не разделяли этого убеждения, однако с изобретением электронного микроскопа появилась возможность продемонстрировать наличие промежутков между отдельными клетками. В ходе этих и многих других исследований было однозначно выяснено, что нервная клетка, или нейрон, является основной структурно-функциональной единицей нервной системы.

Первые исследования по физиологии нейронов проводились в значительной мере на изолированных участках периферических нервов, которые сохраняют в течение некоторого времени нормальные функции, если поместить их в соответствующие условия. Вследствие этого многие из свойств, которые были выявлены и приписаны нейронам вообще, в действительности относились лишь к определенным частям некоторых, довольно нетипичных нейронов. На протяжении многих лет наиболее широко была распространена теория нервного проведения, утверждавшая, что электрический ток, называемый импульсом в одном нейроне, ответствен за разряд других нейронов, с которыми тот контактирует.

Эта теория, хотя она и была неправильной, вызвала к жизни многие ценные исследования на таких простых нервных цепях, как нервно-мышечное соединение и спинномозговые связи, ответственные за рефлекторные реакции. Но постепенно данных, противоречивших электрической теории нервного проведения, становилось всё больше, и их нельзя было не учитывать. Наконец, за последние 20-25 лет была создана более сложная и близкая к истине модель нейрона.

## КЛАССИФИКАЦИЯ НЕЙРОНОВ:

### Классификация нейронов по числу отростков

1. Униполярные нейроны имеют 1 отросток. По мнению большинства исследователей, такие нейроны не встречаются в нервной системе млекопитающих и человека.

2. Биполярные нейроны – имеют 2 отростка: аксон и дендрит. Разновидностью биполярных нейронов являются псевдоуниполярные нейроны спинномозговых ганглиев, где оба отростка (аксон и дендрит) отходят от единого выроста клеточного тела.

3. Мультиполярные нейроны – имеют один аксон и несколько дендритов. Их можно выделить в любом отделе нервной системы.

### Классификация нейронов по форме

Веретеновидные, грушевидные, пирамидные, полигональные. Такой подход лежит в основе изучения цитоархитектоники мозга.

### Классификация по выполняемой функции:

-Чувствительный (афферентный) – помогающий воспринимать внешние раздражители (стимулы).

-Ассоциативный (вставочный интернейрон).

-Двигательные (эфферентные) – вызывающие сокращения и движения. Именно эти нейроны получили наименование «мотонейроны», т.е. двигательные нейроны, сконцентрированные в двигательных ядрах передних рогов спинного мозга и стволовой части головного мозга.

### Биохимическая классификация

1. Холинергические (медиатор – АХ – ацетилхолин).

2. Катехоламинергические (А, НА, дофамин).

3. Аминокислотные (глицин, таурин).

По принципу положения их в сети нейронов: первичные, вторичные, третичные и т.д.

Исходя из такой классификации, выделяют и типы нервных сетей:

- иерархические (восходящие и нисходящие);

- локальные – передающие возбуждение на каком-либо одном уровне;
- дивергентные с одним входом (находящиеся в основном только в среднем мозге и в стволе мозга), осуществляющие связь сразу со всеми уровнями иерархической сети. Нейроны таких сетей называют «неспецифическими».

Именно к неспецифическим сетям относятся ретикулярные нейроны – многоугольные нейроны, образующие промежуточную зону серого вещества спинного мозга (включая боковые рога), ядра ретикулярной формации продолговатого и среднего мозга (включая вегетативные ядра соответствующих черепно-мозговых нервов), образования субталамической и гипоталамической областей промежуточного мозга.

Нейроны можно различать в зависимости от того, имеют ли они длинные (клетка Гольджи, тип 1) или короткие аксоны (клетка Гольджи, тип 2). В рамках этой классификации короткими считаются те аксоны, ветви которых остаются в непосредственной близости от тела клетки. Итак, клетки 1-го типа Гольджи (эфферентные) – нейроны с длинным аксоном, продолжающимся в белом веществе мозга. А клетки 2-го типа Гольджи (вставочные) – нейроны с коротким аксоном, разветвления которого выходят за пределы серого вещества мозга.

#### Клетки Гассера А, В и С-типов

Нейроны различаются также по скорости проведения импульсов по аксонам. Гассер разделил волокна на три основные группы: А, В и С. Волокна групп А и В миелинизированы. Различия между группами А и В несущественны; нейроны типа В обнаруживаются только в преганглионарной части вегетативной нервной системы. Диаметр волокон типа А варьирует от 4 до 20 мкм, а скорость, с которой импульсы проходят по ним, определяемая в м/сек, приблизительно равна величине их диаметра в

микронах, умноженной на 6. С-волокна значительно меньше по диаметру (0,3 до 1,3 мкм), а скорость проведения импульсов в них несколько меньше величины диаметра, умноженной на 2.

Гассер подразделял А-волокна по скорости проведения. Волокна с наибольшей скоростью проведения были названы «А-альфа», средней – «А-бета» и наименьшей – «А-гамма». Поскольку скорость проведения прямо пропорциональна диаметру, эти обозначения иногда используются для классификации типов миелинизированных волокон. В связи с этим Ллойд предложил классификацию, основанную непосредственно на диаметре волокон. К группе 1 относятся миелинизированные волокна диаметром 12-21 мкм, к группе 2 – 6-12 мкм, к группе 3 – 1-6 мкм. С-волокна клеток Гассера составляют группу 4.

Формы нервных клеток. Пирамидальные нейроны Беца.

Существует классификация нервных клеток, согласно которой в коре большого мозга нейроны делятся на три основных типа (по своей форме): пирамидные, звездчатые и веретеновидные; встречаются и переходные формы. Эти типы нервных клеток коры можно определить на препаратах, окрашенных методом Ниссля, не позволяющим, однако, выявить дендриты, аксоны и их разветвления. Для выявления этих деталей необходимо применять метод Гольджи.

Пирамидные нейроны в коре имеют различную величину. Они встречаются во всех слоях коры. Наиболее крупные пирамидные нейроны находятся в слое IV зрительной области коры и в слоях III и V других корковых зон. Особо крупные пирамидные нейроны – нейроны Беца (по имени В.А. Беца, впервые их описавшего) обнаружены в области коркового конца двигательного анализатора. В отдельных областях коры пирамидные нейроны особенно богато представлены в слое III; в местах деления этого слоя на три подслоя

наиболее крупные пирамидные нейроны находят в третьем подслое. Они, как правило, имеют верхушечный (аликальный) дендрит со значительным разветвлением, направленный к поверхности коры. В большинстве случаев верхушечные дендриты доходят до слоя I коры, где и разветвляются в горизонтальном направлении. От основания пирамидного нейрона в горизонтальном направлении отходят базальные и боковые дендриты, также постепенно дающие разветвления различной длины. Единственный длинный аксон, отходящий от пирамидного нейрона, направляется вниз в белое вещество и дает разветвленные по разным направлениям коллатерали. Иногда его ответвления образуют дугу и направляются к поверхности коры, давая по пути отростки, образующие межнейронные связи.

#### Звездчатые и веретеновидные нейроны

Весьма многообразны звездчатые клетки коры больших полушарий, особенно у человека. Система звездчатых нейронов с богатейшими разветвлениями дендритов в фило- и онтогенезе прогрессивно возрастает и усложняется в корковых концах анализаторов. Нейроны этого типа составляют значительную часть всех клеточных элементов коры больших полушарий мозга человека. Весьма разнообразны и богаты разветвлениями их дендритные и аксонные окончания, особенно в верхних слоях коры, т.е. в филогенетически наиболее новых образованиях. Аксоны звездчатых нейронов, в отличие от аксонов пирамидных и веретеновидных клеток, как правило, не выходят за пределы коры больших полушарий, а зачастую и за пределы одного слоя. В коре больших полушарий наблюдаются значительные различия в сложности форм и многообразии дендритных и аксонных разветвлений звездчатых нейронов: особенно многообразны межнейронные связи.

Если пирамидные и звездчатые клетки встречаются почти во всех слоях коры больших

полушарий, то так называемые веретеновидные нейроны характерны в основном для VI-VII слоев коры. Однако веретеновидные нейроны нередко встречаются и в V слое. Наиболее характерной особенностью веретеновидных нейронов является наличие у них двух дендритов, направленных в противоположные стороны. Часто наряду с этими основными дендритами и их разветвлениями от тела веретеновидных клеток отходит еще боковой дендрит, идущий в горизонтальном направлении. Дендриты веретеновидных клеток обычно образуют немного разветвлений. Разветвления аксонов веретеновидных клеток также весьма незначительны по сравнению с разветвлениями звездчатых и пирамидных нейронов. Верхушечный дендрит веретеновидной клетки, поднимаясь вверх, может дойти до I слоя, однако в большинстве своем эти дендриты оканчиваются в слоях V, IV и III.

Анатомическое строение нервной клетки. В процессе эволюции количество нервных клеток у животного непрерывно возрастает. У многих беспозвоночных (низшие черви, насекомые) насчитывается не более нескольких десятков или сотен нейронов; в ЦНС человека их содержится свыше 10 млрд.

В нейроне различают: тело нервной клетки, ядро, ядрышко, протоплазматические отростки, или дендриты, и осево-цилиндрический отросток – аксон. Аксон продолжается у многих клеток в виде нервного волокна. Соотношения размеров ядра и окружающей его протоплазмы – перикариона, значительно варьируют у разных нервных клеток. Сохраняет своё значение предложенное ещё Ф.Нисселем деление нервных клеток на соматохромные и кариохромные. Первые характеризуется наличием хорошо выраженного слоя цитоплазмы, со всех сторон окружающего ядро, у вторых ободок цитоплазмы вокруг ядра развит слабо, иногда сильно истончаясь с одной его стороны.

Известный западный исследователь нервной клетки Бодиан определил аксон (он же нейрит) как специализированную часть клетки, проводящую возбуждение от дендритной зоны по направлению к синаптическим бляшкам (или терминальным пуговкам), которые образуют контакты со следующими элементами в нервной цепи. Обычно на месте отхождения аксонов от тела клетки находится чётко ограниченное возвышение мембраны, называемое аксонным холмиком. Исключительно редкими нейронами горизонтального молекулярного слоя коры мозга являются клетки Кахаля-Ретциуса, особенность которых состоит в том, что дендриты, направляющиеся к периферии, преобразовались в аксоны.

Ядро нейрона, цитоплазма, вещество Ниссля, нейрофибриллы, митохондрии и другие включения

Ядро нервной клетки отличается сравнительно большими размерами, круглой или овальной формой. Объемное соотношение между ядром и цитоплазмой клетки значительно варьирует в различных образованиях нервной системы. Мелкие клетки обычно имеют относительно более крупное ядро. Ядро нервной клетки содержит ядерный сок (кариоплазму), в котором различными гистологическими и гистохимическими методами выявляются гранулы, содержащие рибонуклеопротеид (хроматин). Оболочка ядра сравнительно плотна и под электронным микроскопом выявляется в виде двойной мембраны с нерегулярно расположенными порами.

В некоторых нервных клетках оболочка состоит из нескольких мембран, заметно варьирующих по диаметру. Внутри ядра, кроме гранул кариоплазмы, находится ядрышко, диаметр которого достигает 0,5-1 мкм. Ядрышко содержит рибонуклеиновую (РНК) и дезоксирибонуклеиновую (ДНК) кислоты. На электронно-микроскопических снимках вещество ядрышка имеет вид сложной ячеистой сети без какой-либо наружной мембраны. Некоторые исследователи

наблюдали тесную связь между веществом ядрышка и кариоплазмой. Показано также, что между кариоплазмой и цитоплазмой нервной клетки происходит обмен нуклеопротеидами. В ядрах двигательных клеток ДНК располагается в виде мелких зёрнышек, диффузно распределённых по всей массе кариоплазмы. Наряду с этим имеются от двух до десяти зёрнышек, дающих более интенсивную окраску на ДНК, и несколько перинуклеарных зёрнышек. В ядрах чувствительных нейронов спинномозговых узлов зерна хроматина расположены более рыхло и выделяются только 2-3 перинуклеарных зёрнышка. В ядрах центральных переключательных нейронов ДНК содержится в малых количествах.

Таким образом, ядро нервной клетки является центральным мембранным элементом нейрона, содержащим прозрачный ядерный сок (кариоплазму), в котором находятся рибонуклеопротейд и ядрышко, содержащее рибонуклеиновую и дезоксирибонуклеиновую кислоты.

Гистохимические и электронно-микроскопические исследования показали, что структура органоидов определяется их химическим составом и функциональным значением в комплексных обменных процессах.

Вещество Ниссля (тигроид) является специфическим органоидом нервной клетки. Тигроид на препаратах, окрашенных основными красителями (метиленовый синий, тионин, галлоцианин, кризильвиолетт, пиронин), наблюдается в виде хромофильной зернистости с определённой ориентацией. Тигроид обнаруживается прижизненно с помощью фазово-контрастной микроскопии. Распределение тигроида в нервной клетке имеет ряд характерных особенностей в различных отделах нервной системы. Большие различия по данному признаку имеются, например, между клетками корковых зон зрительного и двигательного

анализаторов. Л. Ольшевскому удалось на основе анализа топографии и содержания тигроида в нервной клетке выделить некоторые трудно дифференцируемые ядра ретикулярной формации. Как правило, в крупных нейронах тигроид содержится в больших количествах и более равномерно распределён внутри тела клетки, в отличие от нервной клетки меньших размеров. Глыбки тигроида проникают и в отходящие от клетки дендриты. Гистохимические исследования показали, что тигроид является нуклеопротеидом. Исследование тигроида способом замораживания и высушивания под вакуумом выявило, что глыбки распределяются в цитоплазме нервной клетки неравномерно. Исследования с рибонуклеазой обнаружили, что в состав нисселевской субстанции входит РНК. Обработка срезов этим ферментом делает глыбки невосприимчивыми к окраске основными красителями. Однако основа глыбок при этом сохраняется. В их состав входит по крайней мере два вида белков: один из них имеет щелочную реакцию и богат аргинином и гистидином, другой же обладает нейтральной или кислой реакцией и содержит ароматические аминокислоты.

В онтогенезе появление тигроида в дифференцированной форме совпадает по времени с включением нейрона в функциональную систему и поэтому происходит в различных отделах нервной системы в разные сроки.

Нейрофибриллы являются вторым важным компонентом цитоплазмы нервной клетки и хорошо выявляются различными методами: импрегнацией серебром, а также прижизненной окраской метиленовым синим. Они были обнаружены в нервной клетке не только позвоночных, но и беспозвоночных. Под микроскопом они представляют собой тонкую сеть, в петлях которой лежат зёрна тигроида. При рассмотрении в электронный микроскоп в теле нервной клетки, как правило, можно выявить микротрубочки (диаметром 20-30 нм), нейрофиламенты (10 нм) и

микрофиламенты (5 нм). В основе химической структуры нейрофибрилл лежат белки. Наличие микротрубочек и нейрофиламентов в аксонах и дендритах позволило предположить, что они участвуют в транспортировке различных веществ, что находит подтверждение в ряде биохимических исследований. Микрофиламенты изобилуют в растущих нервных отростках, их много также в нейроглии. Полагают, что микрофиламенты принимают участие в управлении движением клеточной мембраны и подлежащей цитоплазмы. Некоторые авторы считают также, что нейрофибриллы являются основным субстратом для проведения нервных возбуждений с участием в этом процессе мембранных поверхностей тела клетки и её отростков, другие же относят нейрофибриллы к опорному аппарату. Специфичность нейрофибрилл для нервной клетки подвергается некоторыми исследователями сомнению, поскольку подобные нити обнаружены на электроннограммах клеток самых разнообразных тканей.

Митохондрии нервной клетки имеют зернистую, палочковидную или нитевидную форму. Их количество варьирует в теле нервной клетки в очень больших пределах. Особенно много их на месте выхода аксона из нервной клетки (аксонный конус или холмик) и в области синапсов. Гистохимические исследования показали, что в митохондриях нервной клетки имеются рибонуклеопротеиды, содержание которых меняется в зависимости от состояния клетки. В них установлена локализация различных ферментных систем, в частности, окислительных ферментов – сукцинатдегидрогеназа и цитохромоксидазы, активность которых возрастает во время возбуждения нервной клетки и падает при её утомлении. Наряду с этими ферментами в митохондриях нервной клетки обнаруживаются также некоторые неспецифические ферменты, например, кислая фосфатаза. Под электронным микроскопом внутренняя структура

представляется весьма сложной. Каждая митохондрия имеет наружную двойную мембрану, от которой в просвет митохондрии отходит ряд гребешков, делящих её полость на отсеки. В последних работах показано, что эти гребешки (кристы) являются местом локализации названных выше ферментных систем. Митохондрии нервной клетки резко меняют свою форму в зависимости от того, локализованы ли они в теле или в её отростках. В теле клетки кристы митохондрии имеют перпендикулярное или косое расположение относительно длинной их оси; в дендритах же кристы располагаются параллельно длинной оси митохондрии. В аксонах митохондрии достигают необычайной длины (до 10 микрон ) и иногда имеют сложную ветвистую форму.

Включения. В нервной клетке часто обнаруживаются пигментные гранулы. Тёмно-коричневые или чёрные гранулы меланина постоянно встречаются в нервной клетке некоторых отделов ЦНС (средний мозг – чёрная субстанция, продолговатый мозг – locus coeruleus, дорсальное ядро блуждающего нерва, а также межпозвоночные и симпатические узлы). Значение этих пигментных образований пока неясно. В нервной клетке часто встречаются также желтые гранулы липофусцина, являющегося продуктом нормальной жизнедеятельности нервной клетки. Количество липофусцина увеличивается с возрастом. Накопление жира в нервной клетке может являться результатом как нормального, так и патологического обмена. Гликоген обнаруживается во многих нервных клетках. Показано, что в цитоплазме ряда крупных нейронов, в особенности двигательных, содержится гликоген, количество которого меняется в зависимости от функционального состояния нервной клетки. По некоторым данным, гликоген связан с тигроидом. Гликоген обнаружен также в нервных окончаниях в области синапсов.

Железосодержащие гранулы выявлены в нервной клетке чёрной субстанции, бледного шара и некоторых других образований ЦНС. С возрастом количество железосодержащих гранул возрастает. При прижизненном воздействии на нервные клетки основных или кислых красителей происходит, как и в других клетках организма, их отложение в виде гранул в области аппарата Гольджи, что можно рассматривать как защитное приспособление нервной клетки.

Размножение клеток. С синтезом веществ протоплазмы и ростом теснейшим образом связано размножение клеток, осуществляющееся путём деления. Основная и универсальная форма деления клеток – митоз (непрямое деление, или кариокинез).

При митозе происходит сложная реорганизация ядра и цитоплазмы, которая в наиболее полной форме приводит к образованию двух дочерних клеток, подобных исходной материнской. В процессе митотического деления различают 4 основные стадии: профазу, метафазу (стадия материнской звезды), анафазу (стадия дочерних звёзд) и телофазу. К началу деления животные клетки обычно округляются; центриоли начинают отдаляться друг от друга; цитоплазма между ними приобретает фибриллярное строение; вокруг центриолей путём образования радиально расположенных нитчатых структур образуется лучистое сияние – астросфера. Вскоре центриоли оказываются у двух противоположных полюсов клетки, а фибриллярно структурированная цитоплазма вытягивается между ними в ахроматиновое веретено – расходящиеся микротрубочки клетки. Сущность митоза состоит в преобразовании ядерного аппарата. При переходе интеркинетического ядра в стадию профазы в нём вместо глыбок хроматинового материала становятся видимыми микроскопические нитчатые образования – хромосомы. Во многих случаях на этой стадии по длине хромосом обнаруживаются варикозные, интенсивно окрашивающиеся утолщения –

хромомеры, имеющие в каждой хромосоме определённую форму и расположение.

В течение профазы происходит укорочение хромосом до  $1/10$ - $1/20$  первоначальной длины при одновременном их утолщении – спирализация хромосом – результат спирального скручивания входящих в состав хромосом тончайших нитей – хромонем. После спирализации хромомерная структура становится незаметной, и хромосомы превращаются в равномерно окрашивающиеся тела, состоящие из двух продольно сложенных, но не всегда различимых половин – хроматид. В это же время исчезает оболочка ядра и растворяется ядрышко. На стадии метафазы хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя фигуру материнской звезды или экваториальную пластинку; на этой стадии особенно легко определяются число и форма хромосом. Установлено, что во всех делящихся соматических клетках данного животного организма или спорофита у растений с чередованием поколений, как правило, имеется двойной – диплоидный набор различных по форме и величине хромосом, в зрелых половых клетках хромосом – одинарный (гаплоидный набор или геном). Диплоидный набор хромосом является результатом соединения при оплодотворении хромосомных комплексов женской и мужской половых клеток. Таким образом, в диплоидном наборе каждый сорт хромосом представлен двумя гомологичными хромосомами материнского и отцовского происхождения. У разных видов количество хромосом сильно варьирует. Минимальное количество хромосом у аскариды – 1 пара; у ракообразных имеется 200 хромосом. В тканях человека насчитывается, по данным одних авторов, 23, других – 24 пары хромосом.

Важнейшей структурной частью каждой хромосомы является маленький слабо окрашивающийся участок – центромера, или кинетическое тельце. При расщеплении хромосомы на 2 хроматиды этот участок

также раздваивается. При достижении хромосомами экваториальной плоскости веретена центромера оказывается местом прикрепления нитей, идущих от полюса веретена, – хромосомных нитей. При этом к центромере одной хроматиды прикрепляется хромосомная нить от одного полюса, а к центромере другой хроматиды той же хромосомы – нить от противоположного полюса. Хромосомные нити располагаются на периферии веретена, остальные же его нити идут от полюса к полюсу клетки, не прерываясь. В стадии анафазы хроматиды каждой хромосомы начинают расходиться к своим полюсам; образуются две группы направляющихся к полюсам хромосом – дочерние звёзды. На последней стадии – телофазе – происходит реконструкция интеркинетического ядра. Хромосомы в результате деспирализации вновь удлиняются и утончаются, становясь плохо различимыми. Определённые участки хромосом остаются в интеркинетическом ядре спирализованными и удерживают большие количества ДНК – они имеют вид глыбок гетерохроматина. Кариосомы представляют собой крупные скопления гетерохроматина. Деспирализирующиеся участки хромосом – эухроматиновые участки – бледно окрашиваются и становятся плохо различимыми. В телофазе восстанавливается ядерная оболочка и ядрышко. Способ возникновения этих структур неясен; предполагают, что в формировании ядрышек участвуют особые, так называемые ядрышковые, хромосомы. Веретено и астросфера претерпевают обратное развитие. По экватору клетки образуется кольцевая перетяжка, приводящая к отделению дочерних клеток друг от друга (плазматомия).

В процессе митоза митохондрии и аппарат Гольджи более или менее равномерно распределяются между дочерними клетками. Если аппарат Гольджи имеет компактную форму, то в начале деления он

предварительно распадается на отдельные (диктиосимы), из которых в дочерних клетках вновь реконструируется исходная структура аппарата (диктиокинез).

В период митоза у дифференцированных клеток выполнение специализированных функций, например, выработка секрета, обычно прерывается. Могут на это время исчезать, а затем восстанавливаться некоторые специальные структуры и включения, например, реснички в мерцательных клетках, гранулы секрета в железистых.

В клетках высших растений митоз протекает без участия центросом и без образования астросфер (анастральный тип); различные отклонения от описанной схемы могут наблюдаться у простейших (например, у инфузорий при делении микронуклеуса ахроматиновое веретено располагается внутри ядерной оболочки), однако сущность митотического деления – это совершенно точное распределение хромосомного материала между дочерними ядрами путём продольного расщепления хромосом и последующего расхождения их половин к разным полюсам материнской клетки – во всех случаях одинаков. Значение митоза и смысл его общебиологического распространения могут быть поняты в настоящее время только на основе хромосомной теории наследственности, согласно которой хромосомы являются носителями факторов наследственности – генов, каждый из которых принимает специфическое участие в изменении веществ в клетке. Для нормального развития и функционирования организма необходим полный набор генов, а следовательно и полный набор хромосом, так как каждая хромосома содержит лишь определённую часть генов данного организма. Гены расположены в линейном порядке вдоль оси хромосомы; гомологичные хромосомы имеют ассортимент генов одинокого назначения. Ряд фактов заставляет предположить, что специфичность каждого гена определяется

специфичностью входящих в состав хромосомы молекул ДНК (и их частей), связанных с основным белком. Молекулы ДНК состоят из двух спирально закрученных нитей (Уотсон и Крик); каждая нить представляет собой высокополимерное соединение, построенное из множества элементарных частиц ДНК – нуклеотидов; имеется 4 вида нуклеотидов, которые различаются структурой своих азотистых оснований; специфичность молекулы ДНК обусловлена своеобразием в чередовании различных нуклеотидов.

Размножение клеток предполагает умножение генного материала и равное распределение его между дочерними клетками. Первая осуществляется путем построения – редупликации новых аналогичных генных макромолекул. Редупликация, по-видимому, происходит в конце интеркинеза. Точное распределение генов между клетками достигается митозом благодаря продольному расщеплению каждой хромосомы на две одинаковые дочерние хроматиды.

Особой формой митоза является деление, связанное с образованием половых клеток – мейоз. У всех многоклеточных животных, ряда простейших и у низших растений мейоз непосредственно предшествует образованию половых клеток. У остальных организмов он может осуществляться на других фазах жизненного цикла. Мейоз состоит из 2-х последовательно протекающих делений, в результате которых из диплоидных ооцитов и сперматоцитов 1-ого порядка образуются яйцевые клетки и сперматозоиды с гаплоидным набором хромосом. Достигается это тем, что в профазе первого мейотического деления происходит сближение – конъюгация гомологичных хромосом, а затем в анафазе первого мейотического деления к каждому полюсу отходят по одной целой дублированной хромосоме от каждой гомологичной пары. В анафазе 2-ого мейотического деления к полюсам расходятся хроматиды от каждой дублированной хромосомы. Таким образом, переход

диплоидного набора хромосом к гаплоидному осуществляется уже при первом мейотическом делении (в некоторых случаях расхождение гомологичных хромосом происходит при 2-м мейотическом делении).

При оплодотворении восстанавливается диплоидный набор хромосом. Значение мейоза не ограничивается предотвращением удвоения хромосом в каждом следующем поколении. При конъюгации хромосом во время первого мейотического деления гомологичные хромосомы обмениваются отдельными своими участками. Это приводит к рекомбинации части отцовских и материнских генов в хромосоме и таким образом повышает наследственную изменчивость в следующих поколениях.

В тканевых клетках митоз может не завершаться плазматомией; это приводит к образованию двуядерных клеток. Иногда в клетке умножение набора хромосом осуществляется *без увеличения числа ядер* – эндомицитоз.

При эндомицитозе не происходит реорганизации цитоплазмы, сохраняется ядерная оболочка и ядрышко; размеры ядра увеличиваются. Эндомицитоз наблюдается в различных тканевых клетках животных и растений. Большое распространение он имеет у простейших, где приводит, в частности, к образованию крупных макронуклеусов инфузорий, заключающих в себе большое число хромосомных наборов.

Ядра с *увеличенным числом хромосомных наборов* называются полиплоидными; имеющие четыре набора вместо двух называются тетраплоидными, восемь – октаплоидными и т.д. Полиплоидность может быть получена не только путем эндомицитоза, но и в результате повреждения механизма митоза при ряде воздействий на делящиеся клетки (например, при отравлении колхицином, аценафтенон, триафлавином и др.). Полиплоидность связана с увеличением размеров клеток – при полиплоидности всех тканевых клеток обычно увеличиваются и размеры организма.

В некоторых тканевых клетках (например, у насекомых) происходит умножение хромосом в каждой хромосоме без увеличения числа хромосом и без характерной для митоза реорганизации ядра и цитоплазмы – политения. При этом хромосомы становятся крупнее и по размеру могут превышать в сотни раз обычные хромосомы (например, во многих соматических клетках двукрылых). Политения также сопровождается увеличением размеров клетки. При политении и полиплоидии в ядрах соответственно возрастает количество ДНК. Эндомитоз и политения в специализированных или дифференцирующихся клетках приводят к увеличению ядерного материала без нарушения их специфических функций и структур.

В клетках различных нормальных (скелетные мышцы, фиброциты, эпителий мочевого пузыря и т.д.) и патологических (злокачественные опухоли) тканей можно наблюдать деление *ядер* путем амитоза. Нередко амитозы наступают после повреждения тканей разными агентами. При амитозе ни в ядре, ни в цитоплазме не обнаруживаются какие-либо существенные перестройки. Амитоз обычно начинается с перешнуровывания ядрышек, затем перетяжкой или путем образования перегородки ядро разделяется на две половинки. Иногда ядро сразу делится на несколько частей (фрагментация). В некоторых случаях деление происходит неравномерно, и от ядра отпочковываются небольшие части кариоплазмы. Обычно амитоз не сопровождается плазматомией и приводит лишь к увеличению числа ядер в клетке. Вопросы полноценности амитоза как способа деления ядер, состояния хромосомного аппарата при амитозе и возможности смены амитоза митозом' до настоящего времени не решены.

Материнский и отцовский организмы одинаково влияют на наследственность потомков, *несмотря на то, что в оплодотворенном яйце – зиготе цитоплазма почти полностью материнского происхождения.* Это

обстоятельство свидетельствует о том, что основными носителями наследственности служат хромосомы ядра, которые содержатся в яйцевой клетке и сперматозоиде в равном количестве (не считая половых хромосом). Наряду со многими другими фактами этот вывод подтверждается прямыми опытами, в которых зигота, содержащая цитоплазму яйца одного вида и ядро сперматозоида другого, развивалась в организм, обладавший только признаками отца (опыты на шелковичных червях Б.Л. Астаурова).

Имеются, однако, данные, свидетельствующие о том, что некоторые факторы наследственности находятся и в цитоплазме. На это указывают, в частности, те случаи, когда признак передается матерью, но не передается отцом. Явления цитоплазматической наследственности обнаружены в значительном количестве у высших и низших растений, в меньшем – у животных (например, пестролистность у некоторых декоративных растений, вязкость цитоплазмы, устойчивость к ядам, температурный оптимум и др. свойства у кипрея, чувствительность к  $\text{CO}_2$  у дрозофилы и т.д.). Факторы наследственности должны быть способны к самовоспроизведению.

В цитоплазме животных клеток среди микроскопически видимых структур к редупликации путем деления способны митохондрии, аппарат Гольджи и центриоли, у растительных клеток – митохондрии и пластиды. Однако не исключена также возможность образования этих структур в цитоплазме заново, что было неоднократно показано в отношении центриолей. Вопрос о том, какие компоненты цитоплазмы могут быть носителями факторов наследственности, остается открытым; лишь в некоторых случаях эту роль с большой долей вероятности удастся приписать хлоропластам.

Одной из важнейших, но не решенных проблем цитологии является выяснение того, каким путем хромосомы оказывают специфическое влияние на

обмен веществ клетки и тем самым определяют их наследственно обусловленные свойства. Для решения этого вопроса и определения участия ядра в осуществлении клеточных функций большое значение имеют наблюдения над клетками, искусственно лишенными ядра, а также опыты по введению в клетку с удаленным ядром ядра, взятого от клетки другого вида (Хеммерлинг).

#### **Тема 4. Анатомия спинного мозга**

Спинной мозг лежит в позвоночном канале и представляет собой тяж длиной 41 - 45 см (у взрослого), несколько сплюснутый спереди назад. Вверху он непосредственно переходит в головной мозг, а внизу заканчивается заострением – мозговым конусом – на уровне II поясничного позвонка. От мозгового конуса вниз отходит терминальная нить, представляющая собой атрофированную нижнюю часть спинного мозга. Вначале, на II месяце внутриутробной жизни, спинной мозг занимает весь позвоночный канал, а затем вследствие более быстрого роста позвоночника отстает в росте и перемещается вверх. Спинной мозг имеет два утолщения: шейное и поясничное, соответствующие местам выхода из него нервов, идущих к верхней и нижней конечностям. Передней срединной щелью и задней срединной бороздкой спинной мозг делится на две симметричные половины, каждая в свою очередь имеет по две слабовыраженные продольные борозды, из которых выходят передние и задние корешки – спинномозговые нервы. Эти борозды разделяют каждую половину на три продольных тяжа – канатика: передний, боковой и задний. В поясничном отделе корешки идут параллельно концевой нити и образуют пучок, носящий название конского хвоста.

Внутреннее строение спинного мозга. Спинной мозг состоит из серого и белого вещества. Серое вещество заложено внутри и со всех сторон окружено белым. В

каждой из половин спинного мозга оно образует два неправильной формы вертикальных тяжа с передними и задними выступами – столбами, соединенных перемычкой – центральным промежуточным веществом, в середине которого заложен центральный канал, проходящий вдоль спинного мозга и содержащий спинномозговую жидкость. В грудном и верхнем поясничном отделах имеются также боковые выступы серого вещества.

Таким образом, в спинном мозге различают три парных столба серого вещества: передний, боковой и задний, которые на поперечном разрезе спинного мозга носят название переднего, бокового и заднего рогов. Передний рог имеет округлую или четырехугольную форму и содержит клетки, дающие начало передним (двигательным) корешкам спинного мозга. Задний рог уже и длиннее и включает клетки, к которым подходят чувствительные волокна задних корешков. Боковой рог образует небольшой треугольной формы выступ, состоящий из клеток, относящихся к вегетативной части нервной системы.

Белое вещество спинного мозга составляет передний, боковой и задний канатики и образовано преимущественно продольно идущими нервными волокнами, объединенными в пучки – проводящие пути. Среди них выделяют три основных вида:

- волокна, соединяющие участки спинного мозга на различных уровнях;
- двигательные (нисходящие) волокна, идущие из головного мозга в спинной на соединение с клетками, дающими начало передним двигательным корешкам;
- чувствительные (восходящие) волокна, которые частично являются продолжением волокон задних корешков, частично отростками клеток спинного мозга и восходят кверху к головному мозгу.

От спинного мозга, образуясь из передних и задних корешков, отходит 31 пара смешанных спинномозговых нервов: 8 пар шейных, 12 пар грудных, 5 пар поясничных,

5 пар крестцовых и 1 пара копчиковых. Участок спинного мозга, соответствующий отхождению пары спинномозговых нервов, называют сегментом спинного мозга. В спинном мозге выделяют 31 сегмент.

### **Тема 5. Спинномозговые нервы**

Спинной мозг лежит в позвоночном канале и представляет собой тяж длиной 41 – 45 см (у взрослого), несколько сплюснутый спереди назад. Вверху он непосредственно переходит в головной мозг, а внизу заканчивается заострением – мозговым конусом – на уровне II поясничного позвонка. От мозгового конуса вниз отходит терминальная нить, представляющая собой атрофированную нижнюю часть спинного мозга. Вначале, на II месяце внутриутробной жизни, спинной мозг занимает весь позвоночный канал, а затем вследствие более быстрого роста позвоночника отстает в росте и перемещается вверх.

Спинной мозг имеет два утолщения: шейное и поясничное, соответствующие местам выхода из него нервов, идущих к верхней и нижней конечностям. Передней срединной щелью и задней срединной бороздкой спинной мозг делится на две симметричные половины, каждая в свою очередь имеет по две слабовыраженные продольные борозды, из которых выходят передние и задние корешки – спинномозговые нервы. Эти борозды разделяют каждую половину на три продольных тяжа – канатика: передний, боковой и задний. В поясничном отделе корешки идут параллельно концевой нити и образуют пучок, носящий название конского хвоста.

Внутреннее строение спинного мозга. Спинной мозг состоит из серого и белого вещества. Серое вещество заложено внутри и со всех сторон окружено белым. В каждой из половин спинного мозга оно образует два неправильной формы вертикальных тяжа с передними и задними выступами – столбами, соединенных перемычкой – центральным промежуточным веществом,

в середине которого заложен центральный канал, проходящий вдоль спинного мозга и содержащий спинномозговую жидкость. В грудном и верхнем поясничном отделах имеются также боковые выступы серого вещества. Таким образом, в спинном мозге различают три парных столба серого вещества: передний, боковой и задний, которые на поперечном разрезе спинного мозга носят название переднего, бокового и заднего рогов. Передний рог имеет округлую или четырехугольную форму и содержит клетки, дающие начало передним (двигательным) корешкам спинного мозга. Задний рог уже и длиннее и включает клетки, к которым подходят чувствительные волокна задних корешков. Боковой рог образует небольшой треугольной формы выступ, состоящий из клеток, относящихся к вегетативной части нервной системы.

Белое вещество спинного мозга составляет передний, боковой и задний канатики и образовано преимущественно продольно идущими нервными волокнами, объединенными в пучки – проводящие пути. Среди них выделяют три основных вида:

1. волокна, соединяющие участки спинного мозга на различных уровнях;
2. двигательные (нисходящие) волокна, идущие из головного мозга в спинной на соединение с клетками, дающими начало передним двигательным корешкам;
3. чувствительные (восходящие) волокна, которые частично являются продолжением волокон задних корешков, частично отростками клеток спинного мозга и восходят кверху к головному мозгу.

От спинного мозга, образуясь из передних и задних корешков, отходит 31 пара смешанных спинномозговых нервов: 8 пар шейных, 12 пар грудных, 5 пар поясничных, 5 пар крестцовых и 1 пара копчиковых. Участок спинного мозга, соответствующий отхождению пары спинномозговых нервов, называют сегментом спинного мозга. В спинном мозге выделяют 31 сегмент.

*Физиология спинного мозга.*

Спинному мозгу присущи две функции: **рефлекторная** и **проводниковая**. Как рефлекторный центр спинной мозг способен осуществлять сложные двигательные и вегетативные рефлексы. **Афферентными** - чувствительными - путями он связан с рецепторами, а **эфферентными** - со скелетной мускулатурой и всеми внутренними органами.

Длинными восходящими и нисходящими путями спинной мозг соединяет двусторонней связью периферию с головным мозгом. Афферентные импульсы по проводящим путям спинного мозга проводятся в головной мозг, неся ему информацию об изменениях во внешней и внутренней среде организма. По нисходящим путям импульсы от головного мозга передаются к эфферентным нейронам спинного мозга и вызывают или регулируют их деятельность.

**Рефлекторная функция.** Нервные центры спинного мозга являются сегментарными, или рабочими, центрами. Их нейроны непосредственно связаны с рецепторами и рабочими органами. Кроме спинного, мозга, такие центры имеются в продолговатом и среднем мозге. Надсегментарные центры, например промежуточного мозга, коры больших полушарий, непосредственной связи с периферией не имеют. Они управляют ею посредством сегментарных центров. Двигательные нейроны спинного мозга иннервируют все мышцы туловища, конечностей, шеи, а также дыхательные мышцы - диафрагму и межреберные мышцы.

Помимо двигательных центров скелетной мускулатуры, в спинном мозге находится ряд симпатических и парасимпатических вегетативных центров.

В боковых рогах грудного и верхних сегментах поясничного отделов спинного мозга расположены спинальные центры симпатической нервной системы, иннервирующие сердце, сосуды, потовые железы, пищеварительный тракт, скелетные мышцы, т.е. все

органы и ткани организма. Именно здесь лежат нейроны, непосредственно связанные с периферическими симпатическими ганглиями.

В верхнем грудном сегменте, находится симпатический центр расширения зрачка, в пяти верхних грудных сегментах - симпатические сердечные центры. В крестцовом отделе спинного мозга заложены парасимпатические центры, иннервирующие органы малого таза (рефлекторные центры мочеиспускания, дефекации, эрекции, эякуляции).

Спинной мозг имеет сегментарное строение. Сегментом называют такой отрезок, который дает начало двум парам корешков. Если у лягушки перерезать на одной стороне задние корешки, а на другой передние, то, лапки на стороне, где перерезаны задние корешки, лишаются чувствительности, а на противоположной стороне, где перерезаны передние корешки, окажутся парализованными. Следовательно, задние корешки спинного мозга являются чувствительными, а передние - двигательными.

В опытах с перерезкой отдельных корешков было установлено, что каждый сегмент спинного мозга иннервирует три поперечных отрезка, или метамера, тела: свой собственный, один выше и один ниже. Следовательно, каждый метамер тела получает чувствительные волокна от трех корешков и, для того чтобы лишить чувствительности участок тела, необходимо перерезать три корешка (фактор надежности). Скелетные мышцы также получают двигательную иннервацию от трех соседних сегментов спинного мозга.

Каждый спинальный рефлекс имеет свое рецептивное поле и свою локализацию (место нахождения), свой уровень. Так, например, центр коленного рефлекса находится во II - IV поясничном сегменте; ахиллова - в V поясничном и I - II крестцовых сегментах; подошвенного - в I - II крестцовом, центр брюшных мышц - в VIII - XII грудных сегментах.

Важнейшим жизненно важным центром спинного мозга является двигательный центр диафрагмы, расположенный в III - IV шейных сегментах. Повреждение его ведет к смерти вследствие остановки дыхания.

Для изучения рефлекторной функции спинного мозга готовят спинальное животное - лягушку, кошку или собаку, делая поперечную перерезку спинного мозга ниже продолговатого. Спинальное животное в ответ на раздражение осуществляет оборонительную реакцию - сгибание или разгибание конечности, чесательный рефлекс - ритмическое сгибание конечностей, проприоцептивные рефлекс. Если спинальную собаку поднять за переднюю часть туловища и слегка надавить ей на подошву задней лапки, то возникает шагательный рефлекс - ритмическое, поочередное сгибание и разгибание лап.

**Проводниковая функция спинного мозга.** Спинной мозг выполняет проводниковую функцию за счет восходящих и нисходящих путей, проходящих в белом веществе спинного мозга. Эти пути связывают отдельные сегменты спинного мозга друг с другом, а также с головным мозгом.

**Спинальный шок.** Перерезка или травма спинного мозга вызывает явление, получившее название - спинального шока (шок в переводе с английского означает удар). Спинальный шок выражается в резком падении возбудимости и угнетении деятельности всех рефлекторных центров спинного мозга, расположенных ниже места перерезки. Во время спинального шока раздражители, обычно вызывающие рефлекс, оказываются недействительными. Укол лапы не вызывает сгибательного рефлекса. В то же время деятельность центров, расположенных выше перерезки, сохраняется. Обезьяна, которой перерезка спинного мозга была сделана в области верхних грудных сегментов, после того как пройдет наркоз, передними лапами берет банан, чистит его, подносит ко рту и

съемает. После перерезки исчезают не только скелетно-моторные рефлексы, но и вегетативные. Снижается кровяное давление, отсутствуют сосудистые рефлексы, акты дефекации и мочеиспускания.

Продолжительность шока различна у животных, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы. У лягушки шок продолжается 3 - 5 мин, у собаки - 7 - 10 дней, у обезьяны - больше 1 месяца, у человека - 4 - 5 мес. Шок у человека нередко наблюдается как последствие бытовых или военных травм. Когда шок проходит, рефлексы восстанавливаются.

Причиной спинального шока является выключение вышерасположенных отделов головного мозга, оказывающих на спинной мозг активирующее влияние, в котором большая роль принадлежит ретикулярной формации ствола мозга.

## Тема 6. Вегетативная нервная система

Нервная система регулирует деятельность всех органов и систем, обуславливая их функциональное единство, и обеспечивает связь организма как целого с внешней средой.

Структурной единицей нервной системы является нервная клетка с отростками - **нейрон**. Вся нервная система представляет собой совокупность нейронов, которые контактируют друг с другом при помощи специальных аппаратов - **синапсов**. По структуре и функции различают три типа нейронов:

- **рецепторные**, или чувствительные;
- **вставочные**, замыкательные (кондукторные);
- **эффекторные**, двигательные нейроны, от которых импульс направляется к рабочим органам (мышцам, железам).

*Нервная система* условно подразделяется на два больших отдела - **соматическую**, или анимальную, нервную систему и **вегетативную**, или автономную, нервную систему. Соматическая нервная система осуществляет преимущественно функции связи

организма с внешней средой, обеспечивая чувствительность и движение вызывая сокращение скелетной мускулатуры. Так как функции движения и чувствования свойственны животным и отличают их от растений, эта часть нервной системы получила название анимальной (животной). Вегетативная нервная система оказывает влияние на процессы так называемой растительной жизни, общие для животных и растений (обмен веществ, дыхание, выделение и др.), отчего и происходит ее название (вегетативная - растительная). Обе системы тесно связаны между собой, однако вегетативная нервная система обладает некоторой долей самостоятельности и не зависит от нашей воли, вследствие чего ее также называют автономной нервной системой. Ее делят на две части **симпатическую** и **парасимпатическую**.

В нервной системе выделяют **центральную** часть - головной и спинной мозг и представленную отходящими от головного и спинного мозга нервами, периферическую нервную систему. На разрезе мозга видно, что он состоит из серого и белого вещества.

**Серое вещество** образуется скоплениями нервных клеток (с начальными отделами отходящих от их тел отростков). Отдельные ограниченные скопления серого вещества носят названия **ядер**.

**Белое вещество** образуют нервные волокна, покрытые миелиновой оболочкой (отростки нервных клеток, образующих серое вещество). Нервные волокна в головном и спинном мозге образуют **проводящие пути**.

Периферические нервы в зависимости от того, из каких волокон (чувствительных либо двигательных) они состоят, подразделяются на **чувствительные, двигательные** и **смешанные**. Тела нейронов, отростки которых составляют чувствительные нервы, лежат в нервных узлах вне мозга. Тела двигательных нейронов лежат в передних рогах спинного мозга или двигательных ядрах головного мозга.

И.П. Павлов показал, что центральная нервная система может оказывать три рода воздействий на органы:

- **пусковое**, вызывающее либо прекращающее функцию органа (сокращение мышцы, секрецию железы);
- **сосудодвигательное**, изменяющее ширину просвета сосудов и тем самым регулирующее приток к органу крови;
- **трофическое**, повышающее или понижающее обмен веществ и, следовательно потребление питательных веществ и кислорода. Благодаря этому постоянно согласуется функциональное состояние органа и его потребность в питательных веществах и кислороде. Когда к работающей скелетной мышце по двигательным волокнам направляются импульсы, вызывающие ее сокращение, то одновременно по вегетативным нервным волокнам поступают импульсы, расширяющие сосуды и усиливающие обмен веществ. Тем самым обеспечивается энергетическая возможность выполнения мышечной работы.

Центральная нервная система воспринимает **афферентную** (чувствительную) информацию, возникающую при раздражении специфических рецепторов и в ответ на это формирует соответствующие эфферентные импульсы, вызывающие изменения в деятельности определенных органов и систем организма.

**Рефлекс** - основная форма нервной деятельности. Ответная реакция организма на раздражение из внешней или внутренней среды, осуществляющаяся при участии центральной нервной системы, называется **рефлексом**. Путь, по которому проходит нервный импульс от рецептора до эффектора (действующий орган), называется **рефлекторной дугой**.

В рефлекторной дуге различают пять звеньев:

- рецептор;
- чувствительное волокно, проводящее возбуждение к центрам;
- нервный центр, где происходит переключение возбуждения с чувствительных клеток на двигательные;

- двигательное волокно, несущее нервные импульсы на периферию;
- действующий орган - мышца или железа.

Любое раздражение - механическое, световое, звуковое, химическое, температурное, воспринимаемое рецептором, трансформируется (преобразуется) или, как теперь принято говорить, кодируется рецептором в нервный импульс и в таком виде по чувствительным волокнам направляется в центральную нервную систему. При помощи рецепторов организм получает информацию обо всех изменениях, происходящих во внешней среде и внутри организма. В центральной нервной системе эта информация перерабатывается, отбирается и передается на двигательные нервные клетки, которые посылают нервные импульсы к рабочим органам - мышцам, железам и вызывают тот или иной приспособительный акт - движение или секрецию.

Рефлекс как приспособительная реакция организма обеспечивает тонкое, точное и совершенное уравнивание организма с окружающей средой, а также контроль и регуляцию функций внутри организма. В этом его биологическое значение. Рефлекс является функциональной единицей нервной деятельности.

Вся нервная деятельность, как бы она не была сложна, складывается из рефлексов различной степени сложности, т.е. она является отраженной, вызванной внешним поводом, внешним толчком.

Из клинической практики: в клинике С.П. Боткина наблюдали больного, у которого из всех рецепторов тела функционировали один глаз и одно ухо. Как только больному закрывали глаз и затыкали ухо, он засыпал.

В опытах В.С. Галкина собаки, у которых путем операции одновременно были выключены зрительные слуховые и обонятельные рецепторы, спали по 20-23 ч в сутки. Пробуждались они только под влиянием внутренних потребностей или энергичного воздействия на кожные рецепторы. Следовательно, центральная нервная система работает по принципу рефлекса,

отражения, по принципу стимул - реакция. Рефлекторный принцип нервной деятельности был открыт великим французским философом, физиком и математиком Рене Декартом более 300 лет назад.

Развитие рефлекторная теория получила в фундаментальных трудах русских ученых И.М. Сеченова и И.П. Павлова.

Время, прошедшее от момента нанесения раздражения до ответа на него, называется временем рефлекса. Оно складывается из времени, необходимого для возбуждения рецепторов, проведения возбуждения по чувствительным волокнам, по центральной нервной системе, по двигательным волокнам, и, наконец, латентного (скрытого) периода возбуждения рабочего органа. Большая часть времени уходит на проведение возбуждения через нервные центры - **центральное время рефлекса**.

Время рефлекса зависит от силы раздражения и от возбудимости центральной нервной системы. При сильном раздражении оно короче, при снижении возбудимости, вызванном, например, утомлением, время рефлекса увеличивается, при повышении возбудимости значительно уменьшается.

Каждый рефлекс можно вызвать только с определенного рецептивного поля. Например, рефлекс сосания возникает при раздражении губ ребенка; рефлекс сужения зрачка - при ярком свете (освещении сетчатки глаза) и т.д.

Каждый рефлекс имеет свою **локализацию** (место расположения) в центральной нервной системе, т.е. тот ее участок, который необходим для его осуществления. Например, центр расширения зрачка - в верхнем грудном сегменте спинного мозга. При разрушении соответствующего отдела рефлекс отсутствует.

Только при целостности центральной нервной системы сохраняется все совершенство нервной деятельности. Нервным центром называется совокупность нервных клеток, расположенных в

различных отделах центральной нервной системы, необходимая для осуществления рефлекса и достаточная для его регуляции.

Торможение. Казалось бы, что возбуждение, возникшее в центральной нервной системе, может беспрепятственно распространяться во всех направлениях и охватывать все нервные центры. В действительности, этого не происходит. В центральной нервной системе, кроме процесса возбуждения, одновременно возникает процесс торможения, выключающий те нервные центры, которые могли бы мешать или препятствовать осуществлению какого-либо вида деятельности организма, например сгибанию ноги.

Возбуждением называют нервный процесс, который либо вызывает деятельность органа, либо усиливает существующую.

Под торможением понимают такой нервный процесс, который ослабляет либо прекращает деятельность или препятствует ее возникновению. Взаимодействие этих двух активных процессов лежит в основе нервной деятельности.

Процесс торможения в центральной нервной системе был открыт в 1862 г. И. М. Сеченовым. В опытах на лягушках он делал поперечные разрезы головного мозга на различных уровнях и раздражал нервные центры, накладывая на разрез кристаллик поваренной соли. При этом обнаруживалось, что при раздражении промежуточного мозга наступает угнетение или полное торможение спинномозговых рефлексов: лапка лягушки, погруженная в слабый раствор серной кислоты, не отдергивалась.

Значительно позже английский физиолог Шеррингтон открыл, что процессы возбуждения и торможения участвуют в любом рефлекторном акте. При сокращении группы мышц тормозятся центры мышц-антагонистов. При сгибании руки или ноги центры мышц-разгибателей затормаживаются. Рефлекторный акт возможен только при сопряженном, так называемом

реципроктном торможении мышц-антагонистов. При ходьбе сгибание ноги сопровождается расслаблением разгибателей и, наоборот, при разгибании тормозятся мышцы-сгибатели. Если бы этого не происходило, то возникла бы механическая борьба мышц, судороги, а не приспособительные двигательные акты.

При раздражении чувствительного нерва, вызывающего сгибательный рефлекс, импульсы направляются к центрам мышц-сгибателей и через тормозные клетки Реншоу - к центрам мышц-разгибателей. В первых вызывают процесс возбуждения, а во вторых - торможения. В ответ возникает координированный, согласованный рефлекторный акт - сгибательный рефлекс.

Доминанта. В центральной нервной системе под влиянием тех или иных причин может возникнуть очаг повышенной возбудимости, который обладает свойством притягивать к себе возбуждения с других рефлекторных дуг и тем самым усиливать свою активность и тормозить другие нервные центры. Это явление носит название доминанты.

Доминанта относится к числу основных закономерностей в деятельности центральной нервной системы. Она может возникнуть под влиянием различных причин: голода, жажды, инстинкта самосохранения, размножения. Состояние пищевой доминанты хорошо сформулировано в русской пословице: "Голодной куме все хлеб на уме". У человека причиной доминанты может быть увлеченность работой, любовь, родительский инстинкт. Если студент занят подготовкой к экзамену или читает увлекательную книгу, то посторонние шумы не мешают ему, а даже углубляют его сосредоточенность, внимание. Весьма важным фактором координации рефлексов является наличие в центральной нервной системе известной функциональной субординации, т. е. определенного соподчинения между ее отделами, возникающего в процессе длительной эволюции. Нервные центры и рецепторы головы как "авангардной" части тела,

прокладывающей путь организму в окружающей среде, развиваются быстрее. Высшие отделы центральной нервной системы приобретают способность изменять активность и направление деятельности нижележащих отделов.

Важно отметить: чем выше уровень животного, тем сильнее власть самых высших отделов центральной нервной системы, "тем в большей степени высший отдел является распорядителем и распределителем деятельности организма" (И. П. Павлов).

У человека таким "распорядителем и распределителем" является кора больших полушарий головного мозга. Нет функций в организме, которые бы не поддавались решающему регулирующему влиянию коры.

## **Тема 7. Развитие головного мозга**

**Головной мозг** является высшим центром регуляции всех жизненных функций организма. Состоит из ствола мозга и плащевой части.

Краниальный отдел нервной трубки в эмбриогенезе человека подразделяется на три мозговых пузыря (передний, средний и ромбовидный). В дальнейшем за счет складок и изгибов формируются пять отделов мозга: конечный и промежуточный мозг, средний сохраняется неделимым, ромбовидный подразделяется на продолговатый и задний мозг. Конечный мозг вначале непарный в дальнейшем формирует два полушария большого мозга. Производные среднего и ромбовидного мозговых пузырей образуют ствол мозга и являются древними образованиями, в которых сохраняется принцип сегментарности.

Последний исчезает в производных **промежуточного и конечного мозга**, как образования филогенетически более молодых, в которых концентрируются интегративные функции.

**Стволовыми клетками** для развития нервной ткани и нейроглии головного мозга служат матричные клетки, расположенные в эпендимном слое желудочков мозга.

Матричные клетки интенсивно делятся митозом, мигрируют за пределы эпендимного слоя, дифференцируются на нейробласты и глиобласты (спонгиобласты), дающие позднее соответственно нейроны и клетки глии. Часть клеток остается на месте и формирует эпендимную выстилку желудочков мозга.

**Пролиферация и дифференцировка матричных клеток** в разных отделах головного мозга происходят гетерохронно. При формировании коры важную роль в миграции нейробластов играют радиальные глиоциты (мюллеровы волокна). Тела клеток располагаются в эпендимном слое, а отростки простираются до наружной поверхности нейроэпителиальной выстилки нервной трубки. Именно по отросткам радиальных глиоцитов происходит направленная миграция нервных клеток из глубоких в поверхностные слои формирующихся корковых структур мозга. Из мезенхимы развиваются сосуды, а из стволовых кроветворных клеток — клетки микроглии.

Кора — продукт длительного эволюционного развития, в процессе которого сначала появляется древняя кора, возникающая в связи с развитием обонятельного анализатора у рыб. С выходом животных из воды на сушу начинает интенсивно развиваться т. н. плащевидная, полностью обособленная от подкорки часть коры, которая состоит из старой и новой коры. Становление этих структур в процессе приспособления к сложным и разнообразным условиям наземного существования связано с совершенствованием и взаимодействием различных воспринимающих и двигательных систем.

У земноводных кора представлена древней и зачатком старой коры, у пресмыкающихся хорошо развиты древняя и старая кора и появляется зачаток новой коры. Наибольшего развития новая кора достигает у млекопитающих, а среди них у приматов (обезьяны и человек), хоботных (слоны) и китообразных (дельфины, киты). В связи с неравномерностью роста отдельных

структур новой коры её поверхность становится складчатой, покрываясь бороздами и извилинами. Совершенствование коры конечного мозга у млекопитающих неразрывно связано с эволюцией всех отделов центральной нервной системы. Этот процесс сопровождается интенсивным ростом прямых и обратных связей, соединяющих корковые и подкорковые структуры. Таким образом, на более высоких этапах эволюции функции подкорковых образований начинают контролироваться корковыми структурами. Данное явление получило название кортиколизации функций. В результате кортиколизации ствол мозга образует с корковыми структурами единый комплекс, а повреждение коры на высших этапах эволюции приводит к нарушению жизненно важных функций организма. Наибольшие изменения и увеличение в процессе эволюции новой коры претерпевают ассоциативные зоны, в то время как первичные, сенсорные поля уменьшаются по относительной величине. Разрастание новой коры приводит к вытеснению старой и древней на нижнюю и срединную поверхности мозга.

Корковая пластинка появляется в процессе внутриутробного развития человека сравнительно рано — на 2-м месяце. Раньше всего выделяются нижние слои коры (VI—VII), затем — более высоко расположенные (V, IV, III и II). К 6 месяцам у эмбриона уже имеются все цитоархитектонические поля коры, свойственные взрослому человеку. После рождения в росте коры можно выделить три переломных этапа: на 2—3-м месяце жизни, в 2,5—3 года и в 7 лет. К последнему сроку цитоархитектоника коры полностью сформирована, хотя тела нейронов продолжают увеличиваться до 18 лет. Корковые зоны анализаторов завершают своё развитие раньше, и степень их увеличения меньше, чем у вторичных и третичных зон. Отмечается большое разнообразие в сроках созревания корковых структур у разных индивидуумов, что совпадает с разнообразием сроков созревания функциональных особенностей коры.

Таким образом, индивидуальное (филогенез) и историческое (филогенез) развитие коры характеризуется сходными закономерностями.

### **Тема 8. Анатомия головного мозга**

Из пятого мозгового пузыря развивается продолговатый мозг. Границей между спинным и продолговатым мозгом является место выхода корешков первых шейных спинномозговых нервов.

Вверху он переходит в мозговой мост, боковые его отделы продолжаются в нижние ножки мозжечка. На передней (вентральной) поверхности его видны два продольных возвышения - пирамиды и лежащие кнаружи от них оливы. На задней поверхности по бокам от задней срединной борозды тянутся тонкий и клиновидный канатики, продолжающиеся сюда из спинного мозга и заканчивающиеся на клетках одноименных ядер, образующих на поверхности тонкий и клиновидный бугорки. Внутри олив лежат скопления серого вещества - ядра олив.

В продолговатом мозге находятся ядра IX-XII пар черепных (черепномозговых) нервов, которые выходят на нижней его поверхности позади оливы и между оливой и пирамидой. Сетчатая (ретикулярная) формация продолговатого мозга состоит из переплетения нервных волокон и лежащих между ними нервных клеток, образующих ядра ретикулярной формации.

Белое вещество образуют длинные системы волокон, проходящие здесь из спинного мозга или направляющиеся в спинной мозг, и короткие, связывающие ядра стволовой части головного мозга. Между ядрами олив располагается перекрест нервных волокон, берущих начало от клеток тонкого и клиновидного ядер.

Из третьего мозгового пузыря развивается **средний мозг**, к которому относятся ножки мозга, расположение, вентрально (кпереди) и пластинка крыши, или четверохолмие. Полостью среднего мозга является

**мозговой водопровод** (сильвиев водопровод). Пластинка крыши состоит из двух верхних, и двух нижних холмиков (бугорков), в которых заложены ядра серого вещества. Верхние холмики связаны со зрительным путем, нижние - со слуховым.

От них берет начало двигательный путь, идущий к клеткам передних рогов спинного мозга. На вертикальном разрезе среднего мозга хорошо видны три его отдела: **крыша, покрывка и основание**, или собственно ножки мозга. Между покрывкой и основанием находится **черное вещество**. В покрывке лежат два крупных ядра - красные ядра и ядра ретикулярной формации. Мозговой водопровод окружен центральным серым веществом, в котором лежат ядра III и IV пар черепных нервов.

Основание ножек мозга образовано волокнами пирамидных путей и путей, соединяющих кору больших полушарий с ядрами моста и мозжечком. В покрывке лежат системы восходящих путей, образующих пучок, называемый **медиальной (чувствительной) петлей**. Волокна медиальной петли начинаются в продолговатом мозге от клеток ядер тонкого и клиновидного канатиков и заканчиваются в ядрах зрительного бугра.

**Латеральная (слуховая) петля** состоит из волокон слухового пути, идущих из области моста к нижним холмикам четверохолмия и медиальным коленчатым телам промежуточного мозга.

**Функциональные особенности коры** обуславливаются упомянутым выше распределением нервных клеток и их связей по слоям и колонкам. На корковые нейроны возможна конвергенция (схождение) импульсов от различных органов чувств. Согласно современным представлениям, подобная конвергенция разнородных возбуждений — нейрофизиологический механизм интегративной деятельности головного мозга, т. е. анализа и синтеза ответной деятельности организма. Существенное значение имеет и то, что нейроны сведены в комплексы, по-видимому, реализующие результаты

конвергенции возбуждений на отдельные нейроны. Одна из основных морфо-функциональных единиц коры — комплекс, называемый колонкой клеток, который проходит через все корковые слои и состоит из клеток, расположенных на одном перпендикуляре к поверхности коры. Клетки в колонке тесно связаны между собой и получают общую афферентную веточку из подкорки. Каждая колонка клеток отвечает за восприятие преимущественно одного вида чувствительности. Например, если в корковом конце кожного анализатора одна из колонок реагирует на прикосновение к коже, то другая — на движение конечности в суставе. В зрительном функциях восприятия зрительных образов также распределены по колонкам. Например, одна из колонок воспринимает движение предмета в горизонтальной плоскости, соседняя — в вертикальной и т. п.

Второй комплекс клеток новой коры — слой — ориентирован в горизонтальной плоскости. Полагают, что мелкоклеточные слои II и IV состоят в основном из воспринимающих элементов и являются «входами» в кору. Крупноклеточный слой V — выход из коры в подкорку, а средnekлеточный слой III — ассоциативный, связывающий между собой различные корковые зоны.

Локализация функций в коре характеризуется динамичностью в силу того, что, с одной стороны, имеются строго локализованные и пространственно отграниченные зоны коры, связанные с восприятием информации от определенного органа чувств, а с другой — кора является единым аппаратом, в котором отдельные структуры тесно связаны и в случае необходимости могут взаимозаменяться (т. н. пластичность корковых функций). Кроме того, в каждый данный момент корковые структуры (нейроны, поля, области) могут образовывать согласованно действующие комплексы, состав которых изменяется в зависимости от специфических и неспецифических стимулов, определяющих распределение торможения и

возбуждения в коре. Наконец, существует тесная взаимозависимость между функциональным состоянием корковых зон и деятельностью подкорковых структур. Территории коры резко различаются по своим функциям. Большая часть древней коры входит в систему обонятельного анализатора. Старая и межуточная кора, будучи тесно связанными с древней корой как системами связей, так и эволюционно, не имеют прямого отношения к обонянию. Они входят в состав системы, ведающей регуляцией вегетативных реакций и эмоциональных состояний организма. Новая кора — совокупность конечных звеньев различных воспринимающих (сенсорных) систем.

Принято выделять в зоне того или иного анализатора проекционные, или первичные, и вторичные, поля, а также третичные поля, или ассоциативные зоны. Первичные поля получают информацию, опосредованную через наименьшее количество переключений в подкорке (в зрительном бугре, или таламусе, промежуточного мозга). На этих полях как бы спроецирована поверхность периферических рецепторов. В свете современных данных, проекционные зоны нельзя рассматривать как устройства, воспринимающие раздражения «точку в точку». В этих зонах происходит восприятие определенных параметров объектов, т. е. создаются (интегрируются) образы, поскольку данные участки мозга отвечают на определенные изменения объектов, на их форму, ориентацию, скорость движения и т. п.

Кроме того, локализация функций в первичных зонах многократно дублируется по механизму, напоминающему голографию, когда каждый самый маленький участок запоминающего устройства содержит сведения о всём объекте. Поэтому достаточно сохранности небольшого участка первичного сенсорного поля, чтобы способность к восприятию почти полностью сохранилась. Вторичные поля получают проекции от органов чувств через дополнительные переключения в

подкорке, что позволяет производить более сложный анализ того или иного образа. Наконец, третичные поля, или ассоциативные зоны, получают информацию от неспецифических подкорковых ядер, в которых суммируется информация от нескольких органов чувств, что позволяет анализировать и интегрировать тот или иной объект в ещё более абстрагированной и обобщённой форме. Эти области называются также зонами перекрытия анализаторов. Эти межанализаторные структуры определяют сложные формы мозговой деятельности, включающие и профессиональные навыки (нижнетеменная область), и мышление, планирование и целенаправленность действий (лобная область), и письменную и устную речь (нижняя лобная подобласть, височная, височно-теменно-затылочная и нижнетеменная области). Основные представители первичных зон в затылочной области — поле 17, где спроецирована сетчатка, в височной — поле 41, где спроецирован Корнелов орган, в прецентральной области — поле 4, где осуществляется проекция проприорецепторов в соответствии с расположением мускулатуры, в постцентральной — поля 3 и 1, где спроецированы экстерорецепторы в соответствии с их распределением в коже. Вторичные зоны представлены полями 8 и 6 (двигательный анализатор), 5 и 7 (кожный анализатор), 18 и 19 (зрительный анализатор), 22 (слуховой анализатор). Третичные зоны представлены обширными участками лобной области (поля 9, 10, 45, 44 и 46), нижнетеменной (поля 40 и 39), височно-теменно-затылочной (поле 37).

Корковые структуры играют первостепенную роль в обучении животных и человека. Однако образование некоторых простых условных рефлексов, главным образом с внутренних органов, может быть обеспечено подкорковыми механизмами. Эти рефлексы могут образовываться и на низших уровнях развития, когда ещё нет коры. Сложные условные рефлексы, лежащие в основе целостных актов поведения, требуют сохранности

корковых структур и участия не только первичных зон корковых концов анализаторов, но и ассоциативных — третичных зон. Корковые структуры имеют прямое отношение и к механизмам памяти. Электрораздражение отдельных областей коры (например, височной) вызывает у людей сложные картины воспоминаний.

Характерная особенность деятельности коры — её спонтанная электрическая активность, регистрируемая в виде электроэнцефалограммы (ЭЭГ). В целом кора и её нейроны обладают ритмической активностью, которая отражает происходящие в них биохимические и биофизические процессы. Эта активность имеет разнообразную амплитуду и частоту (от 1 до 60 *гц*) и изменяется под влиянием различных факторов.

Ритмическая активность коры нерегулярна, однако можно по частоте потенциалов выделить несколько разных типов её (альфа-, бета-, дельта- и тета-ритмы). ЭЭГ претерпевает характерные изменения при многих физиологических и патологических состояниях (различных фазах сна, при опухолях, судорожных припадках и т. и.). Ритм, т. е. частота, и амплитуда биоэлектрических потенциалов) коры задаются подкорковыми структурами, которые синхронизируют работу групп корковых нейронов, что и создаёт условия для их согласованных разрядов. Этот ритм связан с апикальными (верхушечными) дендритами пирамидных клеток. На ритмическую деятельность коры накладываются влияния, идущие от органов чувств. Так, вспышка света, щелчок или прикосновение к коже вызывают в соответствующих зонах т. н. первичный ответ, состоящий из ряда позитивных волн (отклонение электронного луча на экране осциллографа вниз) и негативной волны (отклонение луча вверх). Эти волны отражают деятельность структур данного участка коры и меняются в её различных слоях.

## Тема 9. Ствол мозга и мозжечок

**Мост.** Мост снизу граничит с продолговатым мозгом, сверху переходит в ножки мозга, боковые его отделы образуют средние ножки мозжечка.

В передней (вентральной) части моста располагаются скопления серого вещества - собственные ядра моста, в задней (дорсальной) его части лежат ядра верхней оливы, ретикулярной формации и ядра V - VIII пар черепных нервов. Эти нервы выходят на основании мозга сбоку от моста и позади него на границе с мозжечком и продолговатым мозгом. Белое вещество моста в его передней части (основании) представлено поперечно идущими волокнами, направляющимися в средние ножки мозжечка. Они пронизываются мощными продольными пучками волокон пирамидных путей, образующих затем пирамиды продолговатого мозга и направляющихся в спинной мозг. В задней части (покрышке) проходят восходящие и нисходящие системы волокон.

**Мозжечок.** Мозжечок расположен дорсально от моста и продолговатого мозга. В нем выделяют два полушария и среднюю часть - червь. Поверхность мозжечка покрыта слоем серого вещества (кора мозжечка) и образует узкие извилины, разделенные бороздами. С их помощью поверхность мозжечка делится на дольки. Центральная часть мозжечка состоит из белого вещества, в котором заложены скопления серого вещества - ядра мозжечка. Самое большое из них - зубчатое ядро. Мозжечок связан с мозговым стволом тремя парами ножек: верхние соединяют его со средним мозгом, средние - с мостом и нижние - с продолговатым мозгом. В них проходят пучки волокон, соединяющих мозжечок с различными частями головного и спинного мозга.

Перешеек ромбовидного мозга в процессе развития составляет границу между задним и средним мозгом. Из него развиваются верхние ножки мозжечка, расположенный между ними верхний (передний)

мозговой парус и треугольники петли, лежащие снаружии от верхних ножек мозжечка.

Четвертый желудочек в процессе развития представляет собой остаток полости ромбовидного мозгового пузыря и является, таким образом, полостью продолговатого и заднего мозга. Внизу желудочек сообщается с центральным каналом спинного мозга, вверху переходит в мозговой водопровод среднего мозга, а в области крыши он связан тремя отверстиями с субарахноидальным (подпаутинным) пространством головного мозга. Передняя (вентральная) стенка его - дно IV желудочка - называется ромбовидной ямкой, нижняя часть которой образована продолговатым мозгом, а верхняя - мостом и перешейком. Задняя (дорсальная) - крыша IV желудочка - образована верхним и нижним мозговыми парусами и дополняется сзади пластинкой мягкой оболочки мозга, выстланной эпендимой. В этом участке находится большое количество кровеносных сосудов и образуются сосудистые сплетения IV желудочка. Место схождения верхнего и нижнего парусов вдается в мозжечок и образует шатер. Ромбовидная ямка имеет жизненно важное значение, так как в этой области заложено большинство ядер черепных нервов (V - XII пары).

### **Тема 10. Промежуточный мозг**

Промежуточный мозг располагается под мозолистым телом и сводом, срастаясь по бокам с полушариями большого мозга. К нему относятся: таламус (зрительные бугры), эпителиамус (надбугорная область), метаталамус (забугорная область) и гипоталамус (подбугорная область). Полостью промежуточного мозга является III желудочек.

**Таламус** представляет собой парные скопления серого вещества, покрытые слоем белого вещества, имеющие яйцевидную форму. Передний отдел его примыкает к межжелудочковому отверстию, задний, расширенный, - к четверохолмию. Латеральная

поверхность таламуса срастается с полушариями и граничит с хвостатым ядром и внутренней капсулой. Медиальные поверхности образуют стенки III желудочка. Нижняя продолжается в гипоталамус. В таламусе различают три основные группы ядер: передние, латеральные и медиальные. В латеральных ядрах происходит переключение всех чувствительных путей, направляющихся к коре больших полушарий. В эпителиуме лежит верхний придаток мозга - эпифиз, или шишковидное тело, подвешенное на двух поводках в углублении между верхними холмиками пластинки крыши. Метаталамус представлен медиальными и латеральными коленчатыми телами, соединенными пучками волокон (ручки холмиков) с верхними (латеральные) и нижними (медиальные) холмиками пластинки крыши. В них лежат ядра, являющиеся рефлекторными центрами зрения и слуха.

**Гипоталамус** располагается вентральнее зрительного бугра и включает в себя собственно подбугорную область и ряд образований, расположенных на основании мозга. Сюда относятся; конечная пластинка, зрительный перекрест, серый бугор, воронка с отходящим от нее нижним придатком мозга - гипофизом и сосцевидные тела. В гипоталамической области расположены ядра (надзрительное, околожелудочковое и др.), содержащие крупные нервные клетки, способные выделять секрет (нейросекрет), поступающий по их аксонам в заднюю долю гипофиза, а затем в кровь. В заднем отделе гипоталамуса лежат ядра, образованные мелкими нервными клетками, которые связаны с передней долей гипофиза особой системой кровеносных сосудов.

**Третий желудочек** расположен по средней линии и представляет собой узкую вертикальную щель. Боковые стенки его образованы зрительными буграми и подбугорной областью, передняя - столбами свода и передней спайкой, нижняя - образованиями гипоталамуса и задняя - ножками мозга и надбугорной областью.

Верхняя стенка - крыша III желудочка, - самая тонкая и состоит из мягкой (сосудистой) оболочки мозга, выстланной со стороны полости желудочка эпителиальной пластинкой (эпендимой). Отсюда в полость желудочка вдавливаются большое количество кровеносных сосудов: и образуется сосудистое сплетение. Спереди III желудочек сообщается с боковыми желудочками (I и II) межжелудочковыми отверстиями, а сзади переходит в мозговой водопровод.

## **Тема 11. Конечный мозг. Кора больших полушарий**

**Конечный мозг** развивается из переднего мозгового пузыря, состоит из сильно развитых парных частей - правого и левого полушария и соединяющей их срединной части.

Полушария разделены продольной щелью, в глубине которой лежит пластинка белого вещества, состоящая из волокон, соединяющих два полушария, - мозолистое тело. Под мозолистым телом находится свод, представляющий собой два изогнутых волокнистых тяжа, которые в средней части соединены между собой, а спереди и сзади расходятся, образуя столбы и ножки свода. Спереди от столбов свода находится передняя спайка. Между передней частью мозолистого тела и сводом натянута тонкая вертикальная пластинка мозговой ткани - прозрачная перегородка.

Полушарие образовано серым и белым веществом. В нем различают самую большую часть, покрытую бороздами и извилинами, - плащ, образованный лежащим по поверхности серым веществом - корой полушарий; обонятельный мозг и скопления серого вещества внутри полушарий - базальные ядра. Два последних отдела составляют наиболее старую в эволюционном развитии часть полушария. Полостями конечного мозга являются боковые желудочки.

В каждом полушарии различают **три поверхности**: верхнебоковую (верхнелатеральную) выпуклую

соответственно своду черепа, срединную (медиальную) - плоскую, обращенную к такой же поверхности другого полушария, и нижнюю - неправильной формы. Поверхность полушария имеет сложный рисунок, благодаря идущим в различных направлениях бороздам и валикам между ними - извилинам. Величина и форма борозд и извилин подвержены значительным индивидуальным колебаниям. Однако существует несколько постоянных борозд, которые ясно выражены у всех и раньше других появляются в процессе развития зародыша.

Ими пользуются для разделения полушарий на большие участки, называемые долями. Каждое полушарие делят на пять долей: лобную, теменную, затылочную, височную и скрытую долю, или островок, расположенный в глубине боковой борозды. Границей между лобной и теменной долями является центральная борозда, между теменной и затылочной - теменно-затылочная. Височная доля отделена от остальных боковой бороздой. На верхнелатеральной поверхности полушария в лобной доле различают предцентральную борозду, отделяющую предцентральную извилину, и две лобные борозды: верхнюю и нижнюю, делящие остальную часть лобной доли на верхнюю, среднюю и нижнюю лобные извилины.

В теменной доле проходит постцентральная борозда, отделяющая постцентральную извилину, и внутритеменная, делящая остальную часть теменной доли на верхнюю и нижнюю теменные доли. В нижней доле выделяют надкраевую и угловую извилины. В височной доле две параллельно идущие борозды - верхняя и нижняя височные - делят ее на верхнюю, среднюю и нижнюю височные извилины. В области затылочной доли наблюдаются поперечные затылочные борозды и извилины. На медиальной поверхности хорошо видны борозда мозолистого тела и поясная, между которыми находится поясная извилина.

Над ней, окружая центральную борозду, лежит парацентральная доля. Между теменной и затылочной долями проходит теменно-затылочная борозда, а позади нее - шпорная борозда. Участок между ними называется клином, а лежащий впереди - прекиннем. В месте перехода на нижнюю (базальную) поверхность полушария лежит медиальная затылочно-височная, или язычная, извилина. На нижней поверхности, отделяя полушарие от ствола мозга, проходит глубокая борозда гиппокампа (борозда морского конька), снаружи от которой находится парагиппокампальная извилина. Латеральнее она отделена коллатеральной бороздой от боковой затылочно-височной извилины. Островок, расположенный в глубине латеральной (боковой) борозды, также покрыт бороздами и извилинами.

**Кора полушарий большого мозга** представляет собой слой серого вещества толщиной до 4 мм. Она образована слоями нервных клеток и волокон расположенных в определенном порядке.

Наиболее типично устроенные участки филогенетически более новой коры состоят из шести слоев клеток, старая и древняя кора имеет меньшее количество слоев и устроена проще. Разные участки коры имеют разное клеточное и волокнистое строение. В связи с этим существует учение о клеточном строении коры (цитоархитектоника) и волокнистом строении (миелоархитектоника) коры полушарий большого мозга.

**Обонятельный мозг** у человека представлен рудиментарными образованиями, хорошо выраженными у животных, и составляет наиболее старые участки коры полушарий.

**Базальные ядра** представляют собой скопления серого вещества внутри полушарий. К ним относится полосатое тело, состоящее из хвостатого и чечевицеобразного ядер, соединенных между собой. Чечевицеобразное ядро делится на две части: скорлупу, расположенную снаружи, и бледный шар, лежащий

внутри. Они являются подкорковыми двигательными центрами.

Кнаружи от чечевицеобразного ядра расположена тонкая пластинка серого вещества - ограда, в переднем отделе височной доли лежит миндалевидное тело. Между базальными ядрами и зрительным бугром находятся прослойки белого вещества, внутренняя, наружная и самая наружная капсулы. Через внутреннюю капсулу проходят проводящие пути.

**Боковые желудочки** (правый и левый) являются полостями конечного мозга, залегают ниже уровня мозолистого тела в обоих полушариях и сообщаются через межжелудочковые отверстия с III желудочком. Они имеют неправильную форму и состоят из переднего, заднего и нижнего рогов и соединяющей их центральной части. Передний рог лежит в лобной доле, он кзади продолжается в центральную часть, которая соответствует теменной доле. Сзади центральная часть переходит в задний и нижний рога, расположенные в затылочной и височной долях. В нижнем роге расположен валик - гиппокамп (морской конек). С медиальной стороны в центральную часть боковых желудочков впячивается сосудистое сплетение, продолжающееся в нижний рог. Стенки боковых желудочков образованы белым веществом полушарий и хвостатыми ядрами. К центральной части снизу примыкает таламус.

Белое вещество полушарий занимает пространство между корой и базальными ядрами. Оно состоит из большого количества нервных волокон, идущих в разных направлениях. Выделяют три системы волокон полушарий: ассоциативные (сочетательные), соединяющие части одного и того же полушария; комиссуральные (спаечные), соединяющие части правого и левого полушарий, к которым относятся в полушариях мозолистое тело, передняя спайка и спайка свода, и проекционные волокна, или проводящие пути,

соединяющие полушария с лежащими ниже отделами головного мозга и спинным мозгом.

## **Тема 12. Черепные нервы**

**Черепные нервы** (*nervi craniales*; синоним черепно-мозговые нервы) — нервы, отходящие от головного мозга или входящие в него. Различают 12 пар черепные нервы, которые иннервируют кожу, мышцы, железы (слезные и слюнные) и другие органы головы и шеи, а также ряд органов грудной и брюшной полости. Обозначают черепные нервы римскими цифрами по парам с I по XII соответственно их расположению на основании мозга по порядку спереди назад от лобной доли до заднего отдела продолговатого мозга.

В отличие от спинномозговых нервов черепные нервы не имеют правильного сегментарного расположения и неодинаковы в анатомо-функциональном отношении. По своему происхождению и составу нервных волокон их подразделяют на несколько групп. Первую группу составляют нервы специальных органов чувств, которые состоят только из афферентных (чувствительных) волокон. К этой группе относятся I пара — обонятельные нервы, II пара — зрительный нерв и VIII пара — преддверно-улитковый нерв. Вторая группа включает двигательные нервы, которые развиваются из головных миотомов и иннервируют мышцы глазного яблока: глазодвигательный нерв (III пара), блоковый нерв (IV пара) и отводящий нерв (VI пара). Третья группа объединяет смешанные по составу нервы, связанные в своем развитии с жаберными дугами зародыша. В нее входят тройничный нерв (V пара), лицевой нерв (VII пара), языкоглоточный нерв (IX пара), блуждающий нерв (X пара) и добавочный нерв (XI пара). Четвертая группа представлена подъязычным нервом (XII пара), который состоит из двигательных волокон; по происхождению это спинномозговой нерв, утративший чувствительный корешок и переместившийся в полость черепа. Смешанные черепные нервы (третья группа) имеют

ганглии, аналогичные спинномозговым ганглиям, но у них отсутствуют передние и задние корешки. Их двигательные и чувствительные волокна при выходе из головного мозга или объединяются в общий ствол нерва, или располагаются рядом. Некоторые черепные нервы (III, VII, IX и X пары) при выходе из мозга содержат парасимпатические волокна, идущие к соответствующим вегетативным ганглиям (см. Вегетативная нервная система). Многие черепные нервы связаны между собой соединительными ветвями, в которых могут проходить чувствительные, двигательные и вегетативные волокна.

Обонятельные и зрительные нервы (I и II пары) не имеют собственных ганглиев и ядер. Ядра остальных нервов располагаются на протяжении ствола головного мозга и заходят в спинной мозг. Различают двигательные, или начальные, ядра (*nuclei originis*), из которых выходят двигательные волокна; чувствительные, или концевые, ядра (*nuclei terminationis*), где оканчиваются чувствительные волокна; вегетативные (автономные) ядра, в которых берут начало преганглионарные парасимпатические волокна.

I пара — обонятельные нервы (*nn. olfactorii*). Они начинаются от слизистой оболочки обонятельной области полости носа, проходят через решетчатую пластинку в полость черепа и подходят к обонятельной луковице, где оканчивается 1-й нейрон обонятельного пути и берет начало центральный обонятельный путь.

II пара — зрительный нерв (*n. opticus*), который содержит около 1 млн. тонких нервных волокон, являющихся аксонами мультиполярных нейронов сетчатки глаза (3-й нейрон зрительного пути). Нерв имеет наружное и внутреннее влагалища, служащие продолжением оболочек головного мозга. Через зрительный канал нерв проникает в полость черепа. Кпереди от турецкого седла оба нерва образуют зрительный перекрест (*chiasma opticum*), где волокна из медиальных (назальных) половин сетчаток переходят на противоположную сторону. После перекреста образуется

зрительный тракт (*tractus opticus*), который огибает ножку мозга и отдает свои волокна подкорковым зрительным центрам.

III пара — глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*)  
Он берет начало от двигательных ядер, расположенных в покрышке среднего мозга на уровне верхних холмиков. Нерв выходит в межножковой ямке из медиальной поверхности ножки мозга, входит в боковую стенку пещеристого синуса и через верхнюю глазничную щель попадает в глазницу. Здесь он делится на верхнюю и нижнюю ветви. Верхняя ветвь входит в мышцу, поднимающую верхнее веко, и в верхнюю прямую мышцу глазного яблока, а нижняя ветвь иннервирует нижнюю и медиальную прямые и нижнюю косую мышцы. Глазодвигательный нерв содержит парасимпатические волокна, которые начинаются в его добавочном ядре и по соединительной ветви проходят в ресничный ганглий. От клеток этого ганглия получают иннервацию сфинктер зрачка и ресничная мышца глаза.

IV пара — блоковый нерв (*n. trochlearis*), самый тонкий из черепных нерв. Он начинается от ядра, лежащего в покрышке среднего мозга на уровне нижних холмиков, выходит на задней поверхности мозгового ствола, огибает ножку мозга, идет в стенке пещеристого синуса и через верхнюю глазничную щель проникает в глазницу, иннервирует верхнюю косую мышцу глазного яблока.

V пара — тройничный нерв (*n. trigeminus*), который является главным чувствительным нервом головы. Область иннервации кожи головы тройничным нервом ограничена теменно-ушно-подбородочной линией. Тройничный нерв иннервирует также глазное яблоко и конъюнктиву, твердую мозговую оболочку, слизистую оболочку полости носа и рта, большей части языка, зубы и десны. Его двигательные волокна идут к жевательным мышцам и мышцам дна ротовой полости. Тройничный нерв выходит из мозга на границе между мостом и средней мозжечковой ножкой. Он имеет более

толстый чувствительный и более тонкий двигательный корешки. Волокна чувствительного корешка являются отростками нейронов тройничного ганглия (*ganglion trigeminale*), который лежит в углублении височной пирамиды вблизи ее верхушки в особой полости, образованной расщеплением твердой мозговой оболочки. Эти волокна оканчиваются в мостовом ядре тройничного нерва, расположенном в верхнем отделе ромбовидной ямки, и в ядре спинномозгового пути, которое из моста продолжается в продолговатый мозг и далее в шейные сегменты спинного мозга. Волокна, приносящие проприоцептивные раздражения из жевательных мышц, являются отростками клеток ядра среднемозгового пути тройничного нерва, лежащего в покрывке среднего мозга. Волокна двигательного корешка начинаются от двигательного ядра тройничного нерва, расположенного в мосту.

От тройничного ганглия отходят три главные ветви нерва — глазной, верхнечелюстной и нижнечелюстной нервы. Глазной нерв (*n. ophthalmicus*) чисто чувствительный. Он делится, в свою очередь, на три ветви — слезный, лобный и носоресничный нервы, которые проходят через верхнюю глазничную щель. Слезный нерв (*n. lacrimalis*) иннервирует кожу латерального угла глаза и конъюнктиву, отдает секреторные веточки к слезной железе. Лобный нерв (*n. frontalis*) разветвляется в коже лба, верхнего века и снабжает слизистую оболочку лобной пазухи. Носоресничный нерв (*n. nasociliaris*) отдает длинные ресничные нервы глазному яблоку. От него в полость носа идут передний и задний решетчатые нервы, иннервирующие слизистую оболочку полости носа, решетчатой и клиновидной пазух, а также кожу спинки носа. Его конечная ветвь — подблоковый нерв разветвляется в коже медиального угла глаза и иннервирует слезный мешок.

Верхнечелюстной нерв (*n. maxillaris*) также является чувствительным, он проходит через круглое отверстие в крыловидно-небную ямку, откуда продолжается в

глазницу и, пройдя подглазничный канал, выходит под названием подглазничного нерва (*n. infraorbitalis*) на переднюю поверхность лица; иннервирует кожу щеки, нижнего века, верхней губы, крыла и преддверия носа. От верхнечелюстного и подглазничного нервов отходят верхние альвеолярные нервы (*nn. alveolares sup.*) к зубам верхней челюсти и деснам. Скуловой нерв (*n. zygomaticus*) иннервирует кожу латеральной части лица. Крыловидно-небные нервы идут от верхнечелюстного нерва к крыловидно-небному ганглию. Входящие в их состав чувствительные волокна проходят от крыловидно-небного ганглия по задним носовым нервам к слизистой оболочке полости носа, по небным нервам к слизистой оболочке неба, по глоточной ветви к слизистой оболочке носоглотки. Нервы, отходящие от крыловидно-небного ганглия, содержат симпатические и парасимпатические волокна. В числе последних имеются волокна, иннервирующие слезную железу; они идут по ветви, соединяющей скуловой и слезный нервы.

Нижнечелюстной нерв (*n. mandibularis*) является смешанным. В его состав входят волокна двигательного корешка тройничного нерва. Нижнечелюстной нерв проходит через овальное отверстие и отдаст ветви ко всем жевательным мышцам. К чувствительным ветвям его относятся: щечный нерв (*n. buccalis*), который снабжает слизистую оболочку щеки и щечную поверхность десен нижних премоляров и 1-го моляра; ушно-височный нерв (*n. auriculotemporalis*), иннервирующий кожу височной области и часть ушной раковины; язычный нерв (*n. lingualis*), снабжающий слизистую оболочку кончика и спинки языка. Смешанный состав имеет нижний альвеолярный нерв (*n. alveolaris inf.*), который проходит в канале нижней челюсти, отдавая ветви зубам и деснам; его конечной ветвью является подбородочный нерв (*n. mentalis*), разветвляющийся в коже подбородка, коже и слизистой оболочке нижней губы. До вхождения нижнего альвеолярного нерва в канал нижней челюсти от него ответвляется челюстно-подъязычный нерв, несущий

двигательные волокна к мышцам диафрагмы рта. Ветви нижнечелюстного нерва связаны с вегетативными ганглиями, ушно-височный нерв — с ушным ганглием, из которого получает парасимпатическую иннервацию околоушная железа, а язычный нерв — с поднижнечелюстным ганглием, дающим иннервацию поднижнечелюстной и подъязычной железам.

VI пара — отводящий нерв (*n. abducens*). Он имеет двигательное ядро в верхнем отделе ромбовидной ямки, выходит из мозга между краем моста и пирамидой продолговатого мозга, проходит через пещеристый синус к верхней глазничной щели, иннервирует наружную прямую мышцу глаза.

VII пара — лицевой нерв (*n. facialis*). Он образован главным образом двигательными волокнами, берущими начало от ядра, которое расположено в верхнем отделе ромбовидной ямки. В состав лицевого нерва входит промежуточный нерв (*n. intermedius*), который содержит чувствительные вкусовые и парасимпатические волокна. Первые являются отростками нейронов ганглия коленца и оканчиваются в ядре одиночного пути вместе со вкусовыми волокнами языкоглоточного и блуждающего нервов. Вторые берут начало в слезном и верхнем слюноотделительном ядрах, лежащих рядом с двигательным ядром лицевого нерва. Лицевой нерв выходит из мозга в мостомозжечковом углу и вступает во внутренний слуховой проход, откуда переходит в лицевой канал височной кости. Здесь располагаются барабанная струна (*chorda tympani*), ганглий коленца и начинается большой каменистый нерв, по которому парасимпатические волокна проходят к крыловидно-небному ганглию. Барабанная струна проходит через барабанную полость и присоединяется к язычному нерву, содержит вкусовые волокна от двух передних третей языка и парасимпатические волокна, достигающие поднижнечелюстного ганглия. Лицевой нерв выходит из височной кости через шилососцевидное отверстие и входит в околоушную железу, образуя в ней сплетение. От

этого сплетения ветви лицевого нерва веерообразно расходятся по лицу, иннервируя все мимические мышцы, а также заднее брюшко двубрюшной мышцы и шилоподъязычную мышцу. Шейная ветвь лицевого нерва разветвляется в подкожной мышце шеи. Ветви лицевого нерва образуют соединения, ветвями тройничного, языкоглоточного, блуждающего нервов и шейного сплетения.

VIII пара преддверно-улитковый нерв (n. vestibulocochlearis), который проводит раздражения от рецепторов внутреннего уха к собственным ядрам, расположенным в латеральной части ромбовидной ямки. Нерв состоит из преддверного и улиткового корешков. Преддверный корешок образован отростками нейронов преддверного ганглия (ganglion vestibulare), расположенного во внутреннем слуховом проходе. Улитковый корешок состоит из отростков клеток спирального ганглия (ganglion spirale), находящегося в улитке. Преддверно-улитковый нерв выходит из внутреннего слухового прохода и вступает в головной мозг в области мостомозжечкового угла.

IX пара — языкоглоточный нерв (n. glossopharyngeus). Он проводит двигательные волокна к сжимателям глотки и шилоглоточной мышце, чувствительные волокна от слизистой оболочки глотки, миндалин, барабанной полости и слуховой трубы, вкусовые волокна от желобовидных сосочков языка и преганглионарные парасимпатические волокна к ушному ганглию для околоушной железы. Ядра нерва располагаются в нижнем отделе ромбовидной ямки, в треугольнике блуждающего нерва. Здесь лежат двигательное двойное ядро, общее с блуждающим нервом, и ядро одиночного пути, общее с лицевым и блуждающим нервами. Парасимпатические волокна берут начало в нижнем слюноотделительном ядре. Языкоглоточный нерв выходит из продолговатого мозга позади оливы и покидает полость черепа через яремное отверстие. Он образует верхний и нижний

чувствительные ганглии. По выходе из черепа языкоглоточный нерв проходит между шилоглоточной и шилоязычными мышцами к основанию языка. От его нижнего ганглия отходит барабанный нерв (*n. tympanicus*), образующий сплетение в барабанной полости. Барабанный нерв содержит парасимпатические волокна, которые продолжаются по малому каменистому нерву до ушного ганглия. Далее языкоглоточный нерв отдает глоточные, миндаликовые и язычные ветви. Последние иннервируют слизистую оболочку корня языка. Каротидная ветвь языкоглоточного нерва проводит афферентные волокна от каротидного синуса и гломуса. IX пара и ее ветви образуют соединения с ушно-височным, лицевым, блуждающим нервами, внутренним сонным сплетением.

X пара — блуждающий нерв (*n. vagus*), имеющий самую обширную область иннервации. Он является главным парасимпатическим нервом внутренних органов, а также проводит большую часть афферентных волокон из органов, в которых разветвляется. В области головы и шеи блуждающий нерв отдает ветвь твердой мозговой оболочке, обеспечивает чувствительную и двигательную иннервацию неба и глотки (вместе с тройничным и языкоглоточным нервами), полностью иннервирует гортань, участвует во вкусовой иннервации корня языка. Блуждающему нерву принадлежит двойное ядро, ядро одиночного пути и дорсальное (парасимпатическое) ядро в продолговатом мозге. Нерв выходит несколькими корешками позади оливы вместе с языкоглоточным нервом и проходит через яремное отверстие, где находятся его верхний и нижний ганглии. На шее блуждающий нерв идет в составе сосудисто-нервного пучка (см. Шея). Ушная ветвь этого нерва иннервирует кожу наружного слухового прохода и примыкающий участок ушной раковины. От шейной части блуждающего нерва отходят глоточные ветви, верхняя и нижняя шейные сердечные ветви и верхний гортанный нерв. В грудной полости от блуждающего нерва берет начало возвратный

гортанный нерв (n. laryngeus recurrens), который поднимается на шею и продолжается в нижний гортанный нерв, иннервирующий вместе с верхним гортанным нервом слизистую оболочку и мышцы гортани.

XI пара — добавочный нерв (n. accessorius), который начинается от двигательного ядра, расположенного в нижней части продолговатого мозга и первом-четвертом шейных сегментах спинного мозга. Соответственно он имеет черепные и спинномозговые корешки, которые объединяются в ствол нерва. Последний проходит через яремное отверстие и делится на внутреннюю и наружную ветви. Внутренняя ветвь присоединяется к блуждающему нерву, она содержит волокна, участвующие в двигательной иннервации глотки и гортани. Наружная ветвь снабжает грудино-ключично-сосцевидную и трапецевидную мышцы; она часто соединяется с шейным сплетением.

XII пара — подъязычный нерв (n. hypoglossus), являющийся двигательным нервом языка. Его ядро лежит в нижнемедиальном участке ромбовидной ямки. Корешки подъязычного нерва выходят из продолговатого мозга между пирамидой и оливой. Из полости черепа нерв проходит через подъязычный канал затылочной кости, располагается на шее позади заднего брюшка двубрюшной и шилоподъязычной мышц, пересекает снаружи наружную сонную артерию и входит в мускулатуру языка, где разделяется на свои конечные ветви. Подъязычный нерв отдает соединительную ветвь к шейному сплетению, которая принимает участие в формировании шейной петли (ansa cervicalis).

### **Тема 13. Проводящие пути центральной нервной системы**

Системы нервных волокон, проводящих импульсы от кожи и слизистых оболочек, внутренних органов и органов движения к различным отделам спинного и головного мозга, в частности к коре полушарий большого мозга, называются восходящими, или чувствительными,

афферентными, проводящими путями. Системы нервных волокон, передающих импульсы от коры или нижележащих ядер головного мозга через спинной мозг к рабочему органу (мышце, железе и др.), называются двигательными, или нисходящими, эфферентными, проводящими путями.

Проводящие пути образованы цепями нейронов, причем чувствительные пути обычно состоят из трех нейронов, а двигательные - из двух. Первый нейрон всех чувствительных путей располагается всегда вне мозга, находясь в спинномозговых узлах или чувствительных узлах черепных нервов. Последний нейрон двигательных путей всегда представлен клетками передних рогов серого вещества спинного мозга или клетками двигательных ядер черепных нервов.

**Чувствительные пути.** Спинной мозг проводит четыре вида чувствительности: тактильную (чувство прикосновения и давления), температурную, болевую и проприоцептивную (от рецепторов мышц и сухожилий, так называемое суставно-мышечное чувство, чувство положения и движения тела и конечностей).

Основная масса восходящих путей проводит проприоцептивную чувствительность. Это говорит о важности контроля движений, так называемой обратной связи, для двигательной функции организма. Путь болевой и температурной чувствительности - латеральный спиноталамический путь. Первым нейроном этого пути являются клетки спинномозговых узлов. Периферические отростки их входят в состав спинномозговых нервов. Центральные отростки образуют задние корешки и идут в спинной мозг, оканчиваясь на клетках задних рогов (2-й нейрон).

Отростки вторых нейронов через комиссуру спинного мозга переходят на противоположную сторону (образуют перекрест) и поднимаются в составе бокового канатика спинного мозга в продолговатый мозг. Там они примыкают к медиальной чувствительной петле и идут через продолговатый мозг, мост и ножки мозга к

латеральному ядру таламуса, где переключаются на 3-й нейрон. Отростки клеток ядер таламуса образуют таламокортикальный пучок, проходящий через заднюю ножку внутренней капсулы к коре постцентральной извилины (область чувствительного анализатора). В результате того что волокна по пути перекрещиваются, импульсы от левой половины туловища и конечностей передаются в правое полушарие, а от правой половины - в левое.

Передний спиноталамический путь состоит из волокон, проводящих тактильную чувствительность, он проходит в переднем канатике спинного мозга.

Пути мышечно-суставной (проприоцептивной) чувствительности направляются к коре полушарий большого мозга и в мозжечок, который участвует в координации движений. К мозжечку идут два спинномозжечковых пути - передний и задний. Задний спинномозжечковый путь (Флексига) начинается от клетки спинномозгового узла (1-й нейрон). Периферический отросток входит в состав спинномозгового нерва и заканчивается рецептором в мышце, капсуле суставов или связках.

Центральный отросток в составе заднего корешка входит в спинной мозг и заканчивается в клетках ядра, расположенного у основания заднего рога (2-й нейрон). Отростки вторых нейронов поднимаются в дорсальной части бокового канатика этой же стороны и через нижние ножки мозжечка идут к клеткам коры червя мозжечка. Волокна переднего спинномозжечкового пути (Говерса) образуют перекрест дважды; в спинном мозге и в области верхнего паруса, а затем через верхние ножки мозжечка достигают клеток коры червя мозжечка.

Проприоцептивный путь к коре больших полушарий представлен двумя пучками: нежным (тонким) и клиновидным. Нежный пучок (Голля) проводит импульсы от проприорецепторов нижних конечностей и нижней половины тела и лежит медиально в заднем канатике. Клиновидный пучок (Бурдаха) примыкает к

нему снаружи и несет импульсы от верхней половины туловища и от верхних конечностей. Второй нейрон этого пути лежит в одноименных ядрах продолговатого мозга. Их отростки образуют перекрест в продолговатом мозге и соединяются в пучок, называемый медиальной чувствительной петлей. Она доходит до латерального ядра таламуса (3-й нейрон). Отростки третьих нейронов через внутреннюю капсулу направляются в чувствительную и частично двигательную зоны коры.

**Двигательные пути** представлены двумя группами.

1. Пирамидные (кортико-спинальный и кортико-ядерный, или кортико-бульбарный) пути, проводящие импульсы от коры к двигательным клеткам спинного и продолговатого мозга, являющиеся путями произвольных движений.

2. Экстрапирамидные, рефлекторные двигательные пути, входящие в состав экстрапирамидной системы.

Пирамидный, или кортико-спинальный путь начинается от больших пирамидных клеток (Беца) коры верхних 2/3 предцентральной извилины и околоцентральной доли, проходит через внутреннюю капсулу основание ножек мозга, основание моста, пирамиды продолговатого мозга. На границе со спинным мозгом он разделяется на боковой и передний пирамидные пучки. Боковой (большой) образует перекрест и спускается в боковом канатике спинного мозга, заканчиваясь на клетках переднего рога. Передний не перекрещивается и идет в переднем канатике. Образуя посегментный перекрест, его волокна также заканчиваются на клетках переднего рога. Отростки клеток переднего рога образуют передний корешок, двигательную порцию спинномозгового нерва и заканчиваются в мышце двигательным окончанием.

Кортико-ядерный путь начинается в нижней трети предцентральной извилины, идет через коллено (изгиб) внутренней капсулы и заканчивается на клетках двигательных ядер черепных нервов противоположной

стороны. Отростки клеток двигательных ядер образуют двигательную порцию соответствующего нерва.

К рефлекторным двигательным путям (экстрапирамидным) относятся красное ядро спинномозговой (руброспинальный) путь - от клеток красного ядра среднего мозга, тенториальный путь - от ядер холмиков пластинки крыши среднего мозга (четверохолмия), связанный со слуховыми и зрительными восприятиями, и вестибуло-спинальный - от вестибулярных ядер из ромбовидной ямки, связанный с поддержанием равновесия тела.

#### **Тема 14. Анатомия и основы физиологии системы анализаторов**

**Анализаторы** (биологические), сложные анатомо-физиологические системы, обеспечивающие восприятие и анализ всех раздражителей, действующих на животных и человека.

Биологическая роль анализаторов заключается в обеспечении целесообразной реакции организма на изменение условий, что способствует наиболее совершенному приспособлению его к окружающему миру и сохранению относительного постоянства внутренней среды организма.

Понятие об анализаторе введено в физиологию русским физиологом И. П. Павловым в 1909. Метод условных дал возможность объективного изучения аналитической деятельности животных и человека. Учение об анализаторе послужило естественнонаучной основой диалектико-материалистического представления об ощущении, которое, по выражению В. И. Ленина, «...есть действительно непосредственная связь сознания с внешним миром, есть превращение энергии внешнего раздражения в факт сознания».

Каждый анализатор состоит из периферического воспринимающего прибора – рецептора, проводниковой части анализатора, передающей информацию, и высшего центра анализатора — группы нейронов в коре головного

мозга. К воспринимающим приборам анализатора. относятся все органы чувств (зрения, слуха, вкуса и др.) и специальные рецепторные образования в органах, тканях, суставах, сосудах и мышцах. Для рецепторных приборов, благодаря особенностям их строения, характерна приспособленность к восприятию определённых видов раздражения и высокая чувствительность к ним. Проводниковая часть анализатора состоит из периферического нерва и нервных клеток («вставочных» нейронов. Эти клетки расположены в центральной нервной системе (за исключением первых двух нейронов зрительного, обонятельного и слухового анализатора, расположенных на периферии, в соответствующих органах чувств). Анализ действующих на организм раздражителей начинается на периферии: каждый рецептор реагирует на определённый вид энергии, анализ продолжается во вставочных нейронах; так, на уровне нейронов зрительного анализатора, расположенных в промежуточном, возможно различение местоположения предмета, его цвета. Но только в высших центрах — в коре больших полушарий головного мозга — осуществляется тонкий, дифференцированный анализ сложных, меняющихся раздражителей внешней среды. Анализаторы играют важную роль в регуляции и саморегуляции деятельности органов, физиологических систем и целостного организма. Анализаторная функция мозга животных и человека находится в тесном взаимодействии с его синтетической функцией и характеризуется высокой чувствительностью, тонкой дифференцировкой восприятий и широкой адаптацией к меняющимся по силе и качеству раздражениям. Аналитико-синтетическая деятельность больших полушарий мозга служит основой высшей нервной деятельности.

Изучение деятельности анализаторов имеет большое теоретическое и практическое значение для физиологии, философии, психологии, медицины, а также для технического прогресса, в плане которого изучением

анализаторов занимается инженерная психология. Как расположить приборы на пульте управления, какого цвета, формы, размера, частоты, силы должны быть сигналы, чтобы они скорее и точнее воспринимались человеком (лётчиком, космонавтом, диспетчером, оператором и др.), какова предельная способность восприятия в разных условиях, как меняется эта способность при изменении условий или состояния человека — эти проблемы тесно связаны с изучением анализаторов. Так, учёт возможностей разных анализаторов при разработке тех или иных измерительных или сигнальных устройств позволил определить условия наилучшего их наблюдения, в том числе оптимальные размеры и форму шкал, экранов и пр., их расположения на панели и т. д.

*Зрительный анализатор.* Зрение имеет для человека первостепенное значение. Зрительный анализатор позволяет получить представление о предмете, его цвете, форме, величине, о том, находится ли предмет в движении или покое, о расстоянии его от нас, потенциальной опасности, которую он несет.

Зрительное восприятие начинается с фотохимического процесса. Под влиянием света вещества, находящиеся между наружным слоем сетчатки и сосудистой оболочкой, разлагаются, возбуждая окончания нервных элементов глаза. При этом в соответствующей зоне головного мозга возникает зрительный образ. Кора мозга синтезирует детали зрительного акта и определяет наше отношение к зрительному образу.

Зрительный анализатор человека воспринимает электромагнитное излучение с длиной волн в диапазоне от 0,38 мкм до 0,76 мкм.

Непосредственно наш глаз реагирует на яркость, которая представляет отношение силы света (измеряемой в канделах – кд), излучаемой данной поверхностью, к площади этой поверхности. Яркость, таким образом, измеряется в кд/м<sup>2</sup>. При очень больших яркостях (более

30000 кд/м<sup>2</sup>) возникает эффект ослепления. Гигиенически приемлема яркость до 5000 кд/м<sup>2</sup>.

Важнейшими характеристиками зрительного анализатора являются световая, контрастная и цветовая чувствительности.

Световая чувствительность. Световая чувствительность различна для различных областей видимого спектра и принимается за единицу при длине волны равной 0,555 мкм. Диапазон чувствительности по яркости весьма велик. Так, нижний порог чувствительности соответствует всего нескольким квантам света, а верхний, при котором создается эффект ослепленности.

Контрастная чувствительность определяет степень воспринимаемого различия между двумя яркостями, разделенными в пространстве или времени, т.е. позволяет ответить на вопрос, насколько объект должен отличаться по яркости от фона, чтобы его было видно. Контрастная чувствительность зависит от яркости фона, площади сигнала, его длительности.

Цветовая чувствительность. Глаз различает семь основных цветов и более сотни их оттенков. Оптический анализатор включает два типа рецепторов: колбочки и палочки. Первые являются аппаратами хроматического (цветового) зрения, вторые – ахроматического (черно-белого). При равенстве энергии воздействующих волн различия их длин ощущается как различия в цвете источников света или поверхностей предметов, которые его отражают. Зрительный анализатор обладает определенной спектральной чувствительностью, которая характеризуется относительной видимостью монохроматического излучения, большая видимость днем соответствует желто-оранжевой части спектра, а ночью или в сумерках - зелено-голубой.

При длине волны 0,555 мкм достигается, таким образом, максимум чувствительности зрительного анализатора. Эта особенность зрения учитывается при проектировании средств обеспечения безопасности или

предметов, которые должны легко обнаруживаться (например, одежда дорожных рабочих, костюм космонавта, «черный ящик» самолета).

**Острота зрения.** При оценке восприятия пространственных характеристик основным понятием является острота зрения, которая характеризуется минимальным углом, под которым две точки видны как раздельные. Острота зрения зависит от освещенности, контрастности, формы объекта и других факторов. С увеличением освещенности, острота зрения возрастает. При уменьшении контрастности острота зрения снижается. Острота зрения зависит также от места проекции изображения на сетчатке глаза.

**Инерция зрения.** Ощущение, вызванное световым сигналом, в течение определенного времени сохраняется, несмотря на исчезновение сигнала или изменение его характеристик, в течение 0,1 - 0,2 с. Известно, что при действии прерывистого светового раздражителя возникает ощущение мельканий. Из-за инерционных свойств зрения эти мелькания при определенной частоте сливаются в ровный немигающий свет. Частота, при которой мелькания исчезают, называется критической частотой слияния мельканий. В том случае, когда мелькания света используются в качестве сигнала, оптимальной частотой является частота в пределах 3-10 Гц. Инерция зрения, кроме того, обуславливает стробоскопический эффект. Он заключается в следующем: если время, разделяющее дискретные акты наблюдения, меньше времени сохранения зрительного образа (0,1 – 0,2с), то наблюдение субъективно ощущается как непрерывное. При этом возникает, например, иллюзия движения при прерывистом наблюдении отдельных объектов или иллюзия неподвижности (замедление движения), возникающая, когда движущийся предмет периодически занимает прежнее положение. В частности, при освещении пульсирующим светом вращающиеся части оборудования казаться неподвижными и представлять опасность для человека.

Поле зрения. При восприятии объектов в двухмерном и трехмерном пространстве различают поле зрения и глубинное зрение. Бинокулярное поле зрения охватывает в горизонтальном направлении 120-160°; вертикали вверх - 55-60°; и вниз - 65-72°. При восприятии цвета размеры поля зрения снижаются. Зона оптимальной видимости ограничена полем: вверх - 25°; вниз - 35°, вправо-влево по 32°. Глубинное зрение связано с восприятием пространства. Так ошибка оценки абсолютной удаленности на расстоянии до 30м составляет в среднем 12% общего расстояния.

*Слуховой анализатор.* Значительная часть информации об окружающей среде, в том числе о различных опасностях, поступает к человеку в виде звуковых сигналов. Как известно, звук – это колебания упругой среды, звуковая волна распространяется в воздухе, в воде, в твердых телах и является носителем энергии.

Пороги чувствительности. Нижний порог (порог слышимости) зависит от частоты ощущаемых звуков. На так называемой эталонной частоте 1000 Гц порог слышимости составляет около 20 мкПа при частоте 1 кГц. Верхним порогом является порог болевого ощущения, который составляет около 105 Па. Соотношение интенсивности и частоты определяет ощущение громкости звука. Человек оценивает как одинаково громкие звуки, имеющие различную частоту и интенсивность, что иллюстрируется кривыми равной громкости, приведенными на рис.4. По оси абсцисс отложены значения частот  $f$  в герцах (Гц), по оси ординат – уровни звукового давления в децибелах. Дифференциальный порог.

Абсолютный дифференциальный порог (порог различения частот) равен примерно 2-3 Гц. Относительный дифференциальный порог является почти постоянным и равен 0,002. Максимальная чувствительность слухового анализатора лежит в диапазоне частот 3-5 кГц.

**Кожная чувствительность.** Кожная чувствительность как средство защиты имеет огромное значение, она обычно разделяется на три вида: Ощущение прикосновения и давления (тактильная чувствительность);

ощущение тепла и холода; ощущение боли.

*Тактильный анализатор.* Тактильный анализатор воспринимает ощущения, возникающие при действии на кожную поверхность различных механических стимулов (прикосновение, давление). Абсолютный порог тактильной чувствительности определяется по тому минимальному давлению предмета на кожную поверхность, которое производит едва заметное ощущение прикосновения.

Пороги ощущения приблизительно составляют: для кончиков пальцев руки 3 г/мм<sup>2</sup>, на тыльной стороне пальца - 5 г/мм<sup>2</sup>, на тыльной стороне кисти - 12 г/мм<sup>2</sup>, на животе - 26 г/мм<sup>2</sup> и на пятке - 250 г/мм<sup>2</sup>. Порог различения в среднем равен примерно 0,07 от исходной величины давления.

Тактильный анализатор обладает высокой способностью к пространственной локализации. Временный порог тактильной чувствительности менее 0,1 с. Характерной особенностью тактильного анализатора является быстрое развитие адаптации, т.е. исчезновение чувства прикосновения или давления. Время адаптации зависит от силы раздражителя для различных участков тела изменяется в пределах от 2 до 20 с.

*Температурная чувствительность.* Температурная чувствительность свойственна всем организмам, обладающим постоянной температурой тела. Температура кожи несколько ниже температуры тела и различна для отдельных участков на лбу, например, 34-35° С; на стопах ног 25 - 27°С. Средняя температура свободных от одежды участков кожи равна 30 – 32°.

В коже человека обнаружено два рода рецепторов. Одни реагируют только на холод, другие - только на тепло. Пространственные пороги зависят от

стимулирующих факторов при контактном воздействии, например, ощущение возникает уже на площади в 1 мм<sup>2</sup>, лучевом - начиная с 700 мм<sup>2</sup>. Латентный, т.е. скрытый период температурного ощущения (инерция ощущения) равен примерно 250 мс. Абсолютный порог температурной области чувствительности определяется по минимальному ощущаемому изменению температуры участков кожи относительно логического нуля, т.е. собственной температуры данной области кожи. Для тепловых рецепторов он равен примерно 0,2°C, для холодных 0,4°C. Порог различения, или дифференциальный порог составляет примерно 1°C.

*Болевая чувствительность.* Боль часто является единственным сигналом, предупреждающим о внешней опасности или неблагополучии в состоянии какого-либо органа человека. Обычно случайное прикосновение к острым, горячим или холодным предметам, способным разрушить кожный покров сопровождается непроизвольным рефлекторным движением - «от опасности». Благодаря такой защите, являющейся предохранительной реакцией на получаемое извне раздражение, человек во многих случаях своевременно оценивает грозящую ему опасность ожога, ранения и т.д. и принимает соответствующие меры безопасности.

Ранее считалось, что не существует специальных рецепторов болевой чувствительности, поскольку в любом анализаторе возникают болевые ощущения, если величина раздражителя превысит верхний абсолютный порог. Однако впоследствии были обнаружены свободные нервные окончания в эпителиальном слое кожи, которые оказались специализированными болевыми рецепторами. Между тактильными и болевыми рецепторами существуют противоречивые отношения. Проявляются они в том, что наименьшая плотность болевых рецепторов приходится на те участки кожи, которые наиболее богаты тактильными рецепторами, и наоборот. Противоречие обусловлено различием функций рецепторов в жизни организма. Болевые ощущения вызывают

оборонительные рефлексы, в частности, рефлекс удаления от раздражителя. Тактильная чувствительность связана с ориентировочными рефлексами.

Биологический смысл боли в том, что она, являясь сигналом опасности, мобилизует организм на борьбу за самосохранение. Под влиянием болевого сигнала перестраивается работа всех систем организма и повышается его реактивность.

Порог болевой чувствительности кожи живота 20 г/мм<sup>2</sup>, кончиков пальцев - 300 г/мм<sup>2</sup>, латентный период ощущения боли - около 370 мс. Критическая частота слияния дискретных болевых раздражителей 3 Гц. В области боли наблюдается почти прямая зависимость между ощущением и раздражителем.

Следует иметь в виду, что защитная роль боли кончается после того, как она отмечена сознанием. В дальнейшем, например, при тяжелой множественной травме боль лишь осложняет деятельность организма по самовосстановлению повреждения, а в некоторых случаях является опасной в отношении так называемого «болевого шока».

*Обоняние.* Запахи воспринимаются человеком при помощи специальных рецепторов (клеток, находящихся в слизистой оболочке носовых раковин). У человека около 60 миллионов обонятельных клеток, размещенных в слизистой оболочке средней части носовых раковин поверхности всего на пяти квадратных сантиметрах. Однако в связи с тем, что обонятельные клетки покрыты огромным количеством ресничек, площадь их соприкосновения с пахнущими веществами составляет 5 - 7 квадратных метров.

Ощущение запаха возникает, когда частицы вещества попадают на слизистую оболочку обонятельной области и возбуждают обонятельные клетки. Отростки этих клеток, образующие обонятельный нерв, передают возбуждение в центральную нервную систему. Защита от проникновения в организм пахнущих веществ, опасных для жизни и здоровья (эфир, хлороформ, нашатырный

спирт и др.), осуществляется рефлекторным замедлением дыхания и его кратковременной остановкой. Характерно, что многие безвредные для организма запахи рефлекторной остановки дыхания не вызывают. Обоняние является исключительно тонким чувством. По данным физиологических исследований человек ощущает запах некоторых веществ (сероводород, мускус и другие), содержащихся в воздухе, даже тогда, когда химический и спектральный анализы их не обнаруживают.

Особенности обонятельного анализатора, включая его высокую чувствительность к некоторым пахнущим веществам, содержащимся в воздухе, могут служить сигналом, предупреждающим об опасности проникновения различных веществ в производственные помещения, например, в связи с неожиданным нарушением герметичности оборудования, различных газопроводов и т.д. Практически особенности обонятельного анализатора уже используются, например, для предупреждения об опасности отравления и взрыва природного газа, применяемого в качестве топлива на производстве и в быту. С этой целью газ без запаха, но обладающий потенциальной опасностью отравления или взрыва, одорируют (т.е. придают запах) особо пахнущими безвредными веществами. В данном случае восприятие запаха сигнализирует об опасности и необходимости принятия соответствующих мер безопасности.

В перспективе одорация может применяться и для насыщения воздуха производственных помещений тонкими ароматами, например, леса, полей и т.п. Это поможет создать на производстве «эмоциональный климат», способствующий наивысшей производительности труда.

Абсолютный порог обоняния у человека измеряется долями миллиграмма вещества на литр воздуха. Но дифференциальный порог высок, в среднем 38%. Общепризнанной классификации обонятельных ощущений в настоящее время нет.

*Вкус.* В физиологии и психологии распространена четырехкомпонентная теория вкуса, согласно которой существует четыре вида элементарных вкусовых ощущений: сладкого, горького, кислого и соленого. Все остальные вкусовые ощущения представляют их комбинации. Абсолютные пороги вкусового анализатора, выраженные в величинах концентраций раствора, примерно в 10000 раз выше, чем обонятельного. Вкусовые и обонятельные ощущения отражают не только свойства веществ, но и состояние самого организма. Различительная чувствительность вкусового анализатора довольно груба, в среднем она составляет 20%. Под влиянием практической деятельности и специальных знаний чувствительность вкусового и обонятельного анализатора может быть существенно развита. Обоняние и вкус вместе составляют так называемую органолептическую чувствительность.

*Вибрационная чувствительность.* Вибрация высокой интенсивности при продолжительном воздействии приводит к серьезным изменениям деятельности всех систем организма и при определенных условиях может вызвать тяжелое заболевание. При небольшой интенсивности и длительности воздействия вибрация может быть полезна, уменьшает утомляемость, повышает обмен веществ, увеличивает мышечную силу. Специальные анализаторы, воспринимающие вибрацию, неизвестны. Существует несколько гипотез о природе вибрационной чувствительности. Диапазон ощущений вибрации высок от 1 до 10000 Гц. Наиболее высока чувствительность к частоте 200-250 Гц. При их увеличении и уменьшении вибрационная чувствительность снижается. Пороги вибрационной чувствительности различны для различных участков тела. Наибольшей чувствительностью обладают дистальные (удаленные) участки тела человека (например, кисти рук).

*Органическая чувствительность.* Мозг человека получает информацию не только от окружающей среды, но и от самого организма. Чувствительные нервные

аппараты имеются во всех внутренних органах. Во внутренних органах под влиянием внешних условий возникают определенные ощущения, которые порождают сигналы. Эти сигналы являются необходимым условием регуляции деятельности внутренних органов. Пороги органической чувствительности изучены недостаточно.

Перечисленные анализаторы функционируют в сложном взаимодействии. Ядром всего механизма взаимодействия анализаторов является рефлекторный путь: постоянные и временные нервные связи между их мозговыми концами. В процессе развития человека на основе взаимодействия анализаторов формируются функциональные системы, являющиеся механизмом перцептивных (воспринимающих) действий.

Структура этих систем определяется условиями деятельности и жизни человека. Если человек попадает в необычные для него условия, то возможно возникновение конфликта между сложившимися функциональными системами и новыми требованиями. Чтобы предотвратить подобные нарушения, необходимо перестроить сложившиеся функциональные системы. Процесс такой перестройки у разных людей может протекать несколько по-разному в зависимости от особенностей их нервной системы.

## ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЕ БИЛЕТЫ ПО АНАТОМИИ ЦНС:

### **Билет 1**

Конечный мозг: развитие, топография серого и белого вещества.

Седалищный нерв: формирование, области иннервации

### **Билет 2**

Полушария головного мозга: доли, топография, борозды и извилины; мозолистое тело.

Крестцовое сплетение: формирование, топография, области иннервации

### **Билет 3**

Кора головного мозга: строение, локализация корковых центров анализаторов, их функциональное значение.

Поясничное сплетение: формирование, топография, области иннервации

### **Билет 4**

Базальные ядра конечного мозга, их топография, строение, функциональное значение.

Иннервация мышц и кожи верхней конечности

### **Билет 5**

Промежуточный мозг: части, строение, топография серого и белого вещества, функциональное значение.

Плечевое сплетение: формирование, топография, области иннервации

### **Билет 6**

Средний мозг: строение, топография серого и белого вещества, функциональное значение.

Плечевое сплетение: формирование, топография, области иннервации

### **Билет 7**

Мост: строение, топография серого и белого вещества, функциональное значение.

Продолговатый мозг: строение, топография серого и белого вещества, функциональное значение.

Шейное сплетение: формирование, топография, области иннервации

**Билет 8**

Мозжечок: топография серого и белого вещества, строение, связь с другими отделами мозга, функции.  
Проводящие пути спинного и головного мозга: виды, нейронный состав, локализация.

**Билет 9**

Проводящие пути кожной чувствительности: нейронный состав, топография в разных отделах спинного и головного мозга.

Проводящие пути проприоцептивной чувствительности коркового направления: места переключения нейронов, топография в разных отделах спинного и головного мозга.

**Билет 10**

Проводящие пути проприоцептивной чувствительности мозжечкового направления: нейронный состав, топография в разных отделах спинного и головного мозга.

Двигательные (пирамидные) проводящие пути: места начала и окончания, топография в разных отделах головного и спинного мозга.

**Билет 11**

Экстрапирамидная система: строение, функциональное значение.

Ретикулярная формация головного мозга: локализация, функциональное значение.

**Билет 12**

Лимбическая система: строение, функциональное значение.

Периферическая нервная система: развитие, отделы, основные анатомические образования и их функциональное значение.

**Билет 13**

Спинномозговой нерв: формирование, состав нервных волокон, ветви, области иннервации.

История изучения нервной системы.

**Билет 14**

Интегрирующая роль центральной нервной системы в работе различных анализаторов.

Симпатическая часть вегетативной нервной системы: строение, центры, иннервация органов.

**Билет 15**

Орган зрения: общий план строения, топография, развитие, связь с головным мозгом.

Симпатический ствол: топография, отделы, строение.

**Билет 16**

Парасимпатическая часть вегетативной нервной системы: отделы, центры, нервы, иннервация органов

Сплетения брюшной полости и полости таза: топография, нейронный состав, иннервация органов

**Билет 17**

Нервная система: развитие, отделы, функции.

Проводящий путь слухового анализатора, его нейронный состав.

**Билет 18**

Вспомогательный аппарат глаза: органы, строение, функциональное значение.

Сетчатка, ее строение; проводящий путь зрительного анализатора, его нейронный состав.

**Билет 19**

Глазное яблоко: строение, оболочки и их функциональное значение, светопроводящие среды глаза.

Орган слуха: общий план строения. Среднее ухо. Стенки и содержимое барабанной полости; слуховая труба

**Билет 20**

Виды нейронов.

Орган обоняния: строение, проводящие пути обонятельного анализатора.

**Билет 21**

Орган слуха: внутреннее ухо; строение костного и перепончатого лабиринтов.

Анатомия органов чувств

**Билет 22**

Спинной мозг: развитие, топография, строение, нейронный состав рефлекторной дуги.

Орган равновесия: общий план строения. Проводящий путь вестибулярного анализатора.

**Билет 23**

Анатомия вегетативной нервной системы

Сегмент спинного мозга, топография серого и белого вещества; ядра серого вещества, их функциональное назначение.

**Билет 24**

Блуждающий нерв: топография, ядра, состав нервных волокон, области иннервации

Локализация проводящих путей в белом веществе спинного мозга и их функциональное значение.

**Билет 25**

Вегетативная нервная система: функциональное значение, развитие

Оболочки головного и спинного мозга.

**Билет 26**

Языкоглоточный нерв: топография, ядра, состав нервных волокон, области иннервации

Головной мозг: развитие, отделы, их топография и основные функции.

**Билет 27**

Лицевой нерв: топография, ядра, состав нервных волокон, области иннервации.

Тройничный нерв: топография, ядра, состав нервных волокон, области иннервации

**Билет 27**

Топография серого и белого вещества.

Двигательные черепные нервы (III, IV, VI, XI, XII): топография, ядра, состав нервных волокон, области иннервации

**Билет 29**

Желудочки головного мозга, их топография. Сосудистые сплетения желудочков мозга. Продукция и пути оттока спинномозговой жидкости.

***Билет 30***

Иннервация мышц и кожи нижней конечности  
Гематоэнцефалический барьер.

**Тесты по  
анатомии центральной нервной системы**

**Тема 1. Введению в анатомию и физиологию нервной системы**

**1. В центральную нервную систему входят:**

- 1.1 Головной мозг.
- 1.2 Головной и спинной мозг.
- 1.3 Головной мозг, спинной мозг, отходящие от спинного мозга нервы. +

**2. Серое вещество спинного и головного мозга представлено:**

- 2.1 Псевдоуниполярными нейронами.
- 2.2 Биполярными нейронами. +
- 2.3 Мультиполярными нейронами.
- 2.4 Униполярными нейронами.

**3. Латинский термин «superficialis» означает:**

- 3.1 Верхний.
- 3.2 Нижний.
- 3.3 Поверхностный. +
- 3.4 Правый.

**4. Сагиттальная плоскость делит тело человека на:**

- 4.1 Правую и левую половины. +
- 4.2 Верхнюю и нижнюю части.
- 4.3 Переднюю и заднюю части.
- 4.4 Грудь и живот.

**5. Метод изучения анатомии человека путём распила замороженных трупов разработал и применил:**

- 5.1 Леонардо да Винчи.
- 5.2 Клавдий Гален.
- 5.3 Андрей Везалий.
- 5.4 Н.И. Пирогов. +

**6. К основным особенностям мимических мышц относится:**

- 6.1 Малый размер.
- 6.2 Круговое расположение волокон. +
- 6.3 Прикрепление к костям одним концом.
- 6.4 Множественность источников кровоснабжения.

**7. Скат образуют:**

- 7.1 Лобная и решетчатая кости.
- 7.2 Височная и скуловая кости.
- 7.3 Затылочная и клиновидная кости. +
- 7.4 Верхняя челюсть и скуловая кости.

**8. Две классификации деления нервной системы:**

- 8.1 Топографический и функциональный принципы. +
- 8.2 Соматический и вегетативный принципы.

***Тема 2. Развитие нервной системы***

**1. Полное созревание скелета завершается:**

- 1.1 На 7-8 году жизни.
- 1.2 На 21-24 году жизни. +
- 1.3 На 33-35 году жизни.
- 1.4 После 50 лет.

**2. Приспособиться к новым условиям жизни новорожденному помогают:**

- 2.1 Условные рефлексy.
- 2.2 Безусловные рефлексy. +
- 2.3 Слуховые анализаторы.

**3. В онтогенезе нервная система развивается из:**

- 3.1 Эктодермы. +
- 3.2 Эндодермы.

**4. Какого периода развития не существует**

- 4.1 Паранатальный.
- 4.2 Натальный. +
- 4.3 Пренатальный.
- 4.4 Постнатальный.

**5. Влияет ли окружающая внешняя среда на развитие нервной системы:**

- 5.1 Нет.
- 5.2 Да. +

**6. Гетерохронность это:**

- 6.1 Созревание различных структур нервной системы в разные временные периоды. +
- 6.2 Различность структур самой нервной ткани.

**7. Элементы рефлекторной дуги возникают:**

- 7.1 На 3 месяце беременности.

7.2 На 2 месяце беременности. +

7.3 На 4 месяце беременности.

**8. Желудочки головного мозга:**

8.1 Новообразованные функциональные структуры.

8.2 Остаточные полости мозговых пузырей. +

**Тема 3. Нейрон. Нервная ткань.**

**1. Функциональной единицей коры головного мозга является:**

1.1 Аксон.

1.2 Нейрон. +

1.3 Дендрит.

**2. Для построения долгоживущих систем организм использует:**

2.1 Долгоживущие материалы.

2.2. Короткоживущие материалы. +

**3. Функциями мембраны являются:**

3.1 Интеграция и коммуникация. +

3.2 Аккумуляция и коммуникация.

**4. Перенос информации от одной нервной клетки к другой осуществляется:**

4.1 Химическими явлениями.

4.2 Химическими и электрическими явлениями. +

**5. Нейроны являются:**

5.1 Поляризованными клетками. +

5.2 Неполяризованными клетками.

**6. Глия в передаче информации:**

6.1 Участвует.

6.2 Не участвует. +

**7. Синапсы это:**

7.1 Объединение нейронов коры.

7.2 Специализированные межклеточные контакты. +

**8. Рефлекторная дуга:**

8.1 Осуществляет рефлекс. +

8.2 Осуществляет взаимодействие различных участков коры головного мозга.

#### **Тема 4. Анатомия спинного мозга**

##### **1. Симпатические ядра спинного мозга залегают в:**

- 1.1 В боковых рогах. +
- 1.2 В передних рогах.
- 1.3 В задних рогах.
- 1.4 В передних канатиках.

##### **2. Паутинная оболочка спинного мозга расположена:**

- 2.1 Между твёрдой оболочкой и надкостницей позвонков.
- 2.2 Между твёрдой с сосудистой оболочками. +
- 2.3 Между сосудистой оболочкой и спинным мозгом.
- 2.4 Входит в состав сосудистой оболочки.

##### **3. Шейный отдел спинного мозга имеет:**

- 3.1 6 сегментов.
- 3.2 7 сегментов. +
- 3.3 10 сегментов.
- 3.4 8 сегментов.

##### **4. Задние корешки спинного мозга являются:**

- 4.1 Двигательными.
- 4.2 Чувствительными. +
- 4.3 Симпатическими.
- 4.4 Парасимпатическими. +

##### **5. Спинной мозг заканчивается на уровне:**

- 5.1 11-12 грудных позвонков.
- 5.2 1-2 поясничных позвонков.
- 5.3 3-4 поясничных позвонков.
- 5.4 1-2 крестцовых позвонков. +

##### **6. Отверстия в поперечных отростках имеются:**

- 6.1 У поясничных позвонков.
- 6.2 У крестцовых позвонков.
- 6.3 У шейных позвонков. +
- 6.4 У грудных позвонков

##### **7. Спинной мозг является продолжением заднего мозга:**

- 7.1 Да. +
- 7.2 Нет.

##### **8. Спинной мозг на уровне 2 копчикового позвонка:**

- 8.1 Срастается с надкостницей. +

8.2 Не срастается с надкостницей.

***Тема 5. Спинномозговые нервы.***

**1. Спинномозговые нервы являются передатчиками нервного импульса только в направлении от коры к периферии:**

1.1 Да.

1.2 Нет. +

**2. Вегетативная нервная система является автономной системой:**

2.1 Нет.

2.2 Да. +

**3. Соматическая нервная система обеспечивает контроль:**

3.1 За работой поперечно-полосатых мышц. +

3.2 За работой гладкой мускулатуры.

**4. Соматические нейроны находятся в :**

4.1 Задних рогах спинного мозга.

4.2 Передних рогах спинного мозга. +

**5. Вегетативная нервная система иннервирует:**

5.1 Гладкую мускулатуру. +

5.2. Поперечно-полосатую мускулатуру.

**6. К волокнам типа В относятся:**

6.1 Немиелинизированные волокна.

6.2 Миелинизированные волокна. +

**7. Скорость распространения импульса выше в:**

7.1 Немиелинизированном волокне.

7.2 Миелинизированном волокне. +

**8. Спинномозговых нервов:**

8.1 32 пары.

8.2 31 пара. +

8.3 30 пар.

***Тема 6. Вегетативная нервная система***

**1. Существуют ли проекции симпатической и вегетативной нервных систем друг в друге:**

1.1 Да. +

1.2 Нет.

**2. Вегетативная нервная система иннервирует:**

2.1 Железы внутренней секреции. +

2.2 Железы внешней секреции. +

**3. Вегетативная нервная система управляет обменом веществ и связанными с ним функциями дыхания:**

3.1 Нет.

3.2 Да. +

**4. Сколько отделов вегетативной нервной системы существует:**

4.1 Сегментарный.

4.2 Надсегментарный и сегментарный. +

**5. Симпатические сегментарные спинномозговые центры расположены:**

5.1 В боковых рогах грудного и поясничного отделов. +

5.2 В боковых рогах шейного и грудного отделов.

**6. Парасимпатические нервные центры находятся в:**

6.1 Поясничном отделе спинного мозга.

6.2 Крестцовом отделе спинного мозга. +

**7. Постганглионарные волокна парасимпатического отдела:**

7.1 Короткие. +

7.2 Длинные.

**8. Отросток вставочного вегетативного нейрона выходит через:**

8.1 Задний корешок.

8.2 Передний корешок. +

***Тема 7. Развитие головного мозга***

**1. Какой отдел головного мозга созревает позднее всего:**

1.1 Теменной.

1.2 Лобный. +

1.3 Затылочный.

**2. Роднички черепа полностью зарастают:**

2.1 К 1-му месяцу жизни.

2.2 К 6-му месяцу.

2.3 К 12-му месяцу. +

2.5 К третьему году.

**3. Центральная нервная система закладывается на:**

- 3.1 Пятой недели эмбриональной жизни. +
- 3.2 Четвертой недели эмбриональной жизни.

**4. Головной мозг развивается из:**

- 4.1 Меньшего переднего конца нервной трубки. +
- 4.2 Большого заднего конца нервной трубки.

**5. Сколько мозговых пузырей образовывается:**

- 5.1 Два.
- 5.2 Три. +
- 5.3 Четыре.

**6. Передний пузырь делится на:**

- 6.1 Конечный и промежуточный. +
- 6.2 Конечный и продолговатый.

**7. Ромбовидный пузырь делится на:**

- 7.1 Задний и продолговатый. +
- 7.2 Задний и промежуточный.

**8. У новорожденных головной мозг весит:**

- 8.1 Одну десятую веса тела.
- 8.2 Одну восьмую веса тела. +

***Тема 8. Анатомия головного мозга***

**1. Сколько слоев коры головного мозга:**

- 1.1 Четыре.
- 1.2 Восемь.
- 1.3 Шесть. +

**2. Сколько в головном мозге эндокринных желез:**

- 2.1 Две. +
- 2.2 Нет ни одной.
- 2.3 Одна.

**3. В кровоснабжении головного мозга участвуют:**

- 3.1 Позвоночные артерии. +
- 3.2 Наружные сонные артерии.
- 3.3 Верхние межрёберные артерии.
- 3.4 Баталлов проток.

**4. К костям лицевого черепа относится:**

- 4.1 Нёбная кость.
- 4.2 Лобная кость. +
- 4.3 Теменная кость.

4.4 Клиновидная кость.

**5. Глабелла находится:**

5.1 На затылочной кости.

5.2 На теменной кости.

5.3 На скуловой кости.

5.4 На лобной кости. +

**6. Передняя черепная ямка образована:**

6.1 Височными костями

6.2 Теменной и затылочной костями.

6.3 Сошником и нёбными костями.

6.4 Лобной и клиновидной костями. +

**7. Лобная пазуха открывается:**

7.1 В верхний носовой ход.

7.2 В средний носовой ход. +

7.3 В пазуху клиновидной кости.

7.3 У основания носовой перегородки.

**8. Ядра мозга это:**

**8.1 Скопление серого вещества в белом веществе. +**

**8.2 Скопление белого вещества в сером веществе.**

## *Тема 9. Ствол мозга и мозжечок*

**1. Мост мозга расположен:**

1.1 Кпереди от продолговатого мозга. +

1.2 Сверху продолговатого мозга.

**2. Центр координации находится:**

2.1 Височная доля.

2.2 Мозжечок. +

2.3 Гипоталамус.

**3. Ядрами мозжечка являются:**

3.1 Двойное ядро.

3.2 Ядро блуждающего нерва.

3.3 Пробковидное. +

3.4 Ядро Якубовича.

3.5 Зубчатое. +

**4. Сколько пар ножек имеет мозжечок:**

4.1 Две пары.

4.2 Три пары. +

**5. Серое вещество мозжечка расположено:**

5.1 По периферии.

5.2. Внутри.

5.3 По периферии и внутри. +

**6. Кора головного мозга соединяется с мозжечком посредством ядер моста:**

6.1 Да. +

6.2 Нет.

**7. Мозжечок участвует в регуляции функций:**

7.1 Нет.

7.2 Да. +

**8. Самым крупным ядром мозжечка является зубчатое ядро:**

8.1 Да. +

8.2 Нет.

### ***Тема 10. Промежуточный мозг***

**1.Полостью ромбовидного мозга является:**

1.1 Третий желудочек.

1.2 Четвёртый желудочек.

1.3 Сильвиев водопровод.

1.4 Второй желудочек. +

**2. Полостью среднего мозга является:**

2.1 Четвертый желудочек. +

2.2 Третий желудочек.

2.3 Боковые желудочки.

2.4 Сильвиев водопровод.

**3. Серое вещество среднего мозга представлено:**

3.1 Красным ядром. +

3.2 Ядром тройничного нерва.

3.3 Медиальной петлём.

3.4 Латеральной петлём.

**4. Верхние (передние) бугорки четверохолмия связаны с:**

4.1 Обонятельной функцией.

4.2 Зрительной функцией. +

4.3 Функцией осязания.

4.4 Функцией слуха.

**5. Чёрное вещество среднего мозга является частью:**

- 5.1 Пирамидной системы.
- 5.2 Лимбической системы. +
- 5.3 Экстрапирамидной системы.
- 5.4 Гипоталамо-гипофизарной системы.
- 6. Таламус является высшим подкорковым:**
  - 6.1 Двигательным центром.
  - 6.2 Чувствительным центром. +
  - 6.3 Симпатическим центром.
  - 6.4 Парасимпатическим центром.
- 7. Латеральное коленчатое тело является структурой:**
  - 7.1 Обонятельной сенсорной системы.
  - 7.2 Вкусовой сенсорной системы.
  - 7.3 Зрительной сенсорной системы. +
  - 7.4 Слуховой сенсорной системы.
- 8. Полость промежуточного мозга это:**
  - 8.1 Четвёртый желудочек.
  - 8.2 Третий желудочек. +
  - 8.3 Сильвиев водопровод.
  - 8.4 Боковые желудочки.

***Тема 11. Конечный мозг. Кора больших полушарий***

- 1. Какое действие оказывает кора головного мозга на подкорковые структуры:**
  - 1.1 Тормозящее.+
  - 1.2 Активирующее.
  - 1.3 Никакого не оказывает.
- 2. К базальным ядрам больших полушарий относится:**
  - 2.1 Красное ядро.+
  - 2.2 Хвостатое ядро. +
  - 2.3 Олива.
  - 2.4 Ядра крыши.
- 3. Ассоциативные пути полушарий соединяют:**
  - 3.1 Участки коры в пределах одного полушария.
  - 3.2 Участки коры правого и левого полушарий. +
  - 3.3 Кору полушарий с другими отделами мозга.
  - 3.4 Кору больших полушарий с мозжечком.
- 4. Центральная (Ролландова) борозда разделяет:**

- 4.1 Лобную и теменную доли.
- 4.2 Лобную и затылочную доли. +
- 4.3 Теменную и затылочную доли.
- 4.4 Затылочную и височную доли.
- 5. В новой коре больших полушарий выделяют:**
  - 5.1 3 слоя клеток.
  - 5.2 6 слоёв клеток. +
  - 5.3 8 слоёв клеток.
  - 5.4 10 слоёв клеток.
- 6. Обонятельный мозг делится на:**
  - 6.1 Два отдела – периферический и центральный. +
  - 6.2 Три отдела – периферический, срединный и центральный.
- 7. Боковые желудочки являются полостями полушарий большого мозга:**
  - 7.1 Нет.
  - 7.2 Да. +
- 8. Кора головного мозга:**
  - 8.1 Осуществляет нервную деятельность. +
  - 8.2 Не осуществляет нервную деятельность.

## ***Тема 12. Черепные нервы***

- 1. Сколько пар черепных нервов:**
  - 1.1 Десять.
  - 1.2 Двенадцать. +
  - 1.3 Четырнадцать.
- 2. Какая пара не отходит от основания головного мозга:**
  - 2.1 Четвертая. +
  - 2.2 Пятая.
  - 2.3. Седьмая.
- 3. Порядок нумерации отражает последовательность выхода нервов:**
  - 3.1 Нет.
  - 3.2 Да. +
- 4. Черепные нервы являются:**
  - 4.1 Смешанными, двигательными, чувствительными. +
  - 4.2 Смешанными.

**5. Лицевой нерв содержит:**

5.1 Парасимпатические волокна. +

5.2 Симпатические волокна.

**6. Ядро подъязычного нерва лежит:**

6.1 В промежуточном мозге.

6.2 В продолговатом мозге. +

**7. Блуждающий нерв делится:**

7.1 На шейную, грудную и брюшную части. +

7.2 На шейную и грудную части.

7.4 На грудную и брюшную части.

**8. Тройничный нерв является:**

8.1 Двигательным нервом.

8.2 Смешанным нервом. +

***Тема 13. Проводящие пути ЦНС***

**1. Проводящие пути ЦНС это:**

1.1 Совокупность волокон. +

1.2 Совокупность нейронных сетей.

**2. Основой торможения является:**

2.1 Концентрация торможения.

2.2 Сравнение.

2.3 Выбор.

2.4 Иррадиация торможения. +

**3. Проводящие пути делятся на:**

3.1 Три группы. +

3.2 Две группы.

3.3 Не делятся совсем.

**4. Спиноталамический путь относится к:**

4.1 Экстрерорецептивным путям. +

4.2 Проприорецептивным путям.

**5. Пирамидный путь относится к:**

5.1 Восходящим путям.

5.2 Нисходящим. +

5.3 Ассоциативным.

5.4 Каллозальным.

**6. Нервные волокна краснойдерно-спинномозгового пути:**

6.1 Не перекрещиваются.

6.2 Перекрещиваются. +

**7. Ассоциационные пути:**

7.1 Соединяют собой правое и левое полушария.

7.2 Расположены в пределах одного полушария. +

**8. Тонкий и клиновидный пучки к коре головного мозга передают:**

8.1 Энтерорецептивную чувствительность.

8.2 Проприорецептивную чувствительность. +

***Тема 14. Анатомия и основы физиологии системы анализаторов***

**1. Основа ощущений:**

1.1 Рецептор. +

1.2 Нейрон.

1.3 Нервный центр.

**2. Глазное яблоко имеет оболочки:**

2.1 Фиброзную. +

2.2 Мягкую.

2.3 Поддерживающую.

2.4 Твёрдую.

**3. Передняя камера глаза находится:**

3.1 Между хрусталиком и стекловидным телом.

3.2 Между роговицей и хрусталиком.

3.3 Между роговицей и радужкой. +

3.4 Между роговицей и стекловидным телом.

**4. В области слепого пятна сетчатки:**

4.1 Отсутствуют рецепторы. +

4.2 Рецепторы крайне редки.

4.3 Имеются только палочки.

4.4 Имеются только колбочки.

**5. Палочки и колбочки расположены:**

5.1 Во внутреннем слое сетчатки.

5.2 В средних слоях сетчатки.

5.3 Равномерно распределены по её толщине.

5.4 В наружном слое сетчатки. +

**6. В состав среднего уха входят:**

6.1 Барабанная полость. +

6.2 Мочка уха.

6.3 Полукружные каналы.

6.4 Костный лабиринт.

**7. Слуховая (Евстахиева) труба соединяет:**

7.1 Полость наружного слухового прохода с полостью носа.

7.2 Полость среднего уха с носоглоткой. +

7.3 Полости полукружных каналов с барабанной полостью.

7.4 Полость улитки с ячейками сосцевидного отростка.

**8. Наиболее многочисленны сосочки языка:**

8.1 Грибовидные.

8.2 Желобоватые.

8.3 Листовидные. +

8.4 Нитевидные.

**9. В полости носа выделяют:**

9.1 Пещеристую часть.

9.2 Раковинную часть. +

9.3 Обонятельную часть. +

9.4 Чихательную часть.

**Рекомендуемая литература.**

Воронова, Н.В. Анатомия центральной нервной системы : учеб. пособие для вузов / Н.В. Воронова, Н.М. Климова, А.М. Менджерицкий. – М. : Аспект Пресс, 2006 – 128 с.

Данилова Н.Н. Д 17 Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова. - Ростов н/Д: «Феникс», 2005. — 478 с.

Курепина, М.М. Анатомия человека: учеб. для вузов / М.М. Курепина, А.П. Ожигова, А.А. Никитина. – М. : Владос, 2005 – 383 с.

Человек: анатомия, физиология, психология. Энциклопедический иллюстрированный словарь / Под ред. А. С. Батуева, Е. П. Ильина, Л. В. Соколовой. — СПб.: Питер, 2011. — 672 с.

Учебно-методическое пособие / Герасимова Е.В., Хазипов Р.Н., Ситдикова Г.Ф. – Казань: Казанский университет, 2012. – 43 с.

**Основы анатомии и физиологии центральной нервной системы.  
Учебно-методическое пособие.**

**Научное издание**

*Булгакова Ольга Сергеевна*

**Учебно-методическое пособие**

**ОСНОВЫ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ  
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

Редактор издательства Булгаков А.Б.

Корректор Кузьмичева И.В.

Компьютерная верстка Кузьмичева И.В.

Сдано в набор 06.09.2025. Пописано к печати 10.09. 2025.

Формат 60х90/16. Бумага офсетная. Печать цифровая.

Усл. печ. листов 8,7, авт. л. 8,4.

Тираж 100 экземпляров.

Заказ №183.

Издательство ООО «НПЦ ПСН»

192019, НАБ. Обводного канала, 28, лит.А.

Тел.: +7 (904) 601 70 95

**NP-NPC-PCN2008@yandex.ru**

---

Типография ООО «АЙСИНГ»

Информационно-издательский центр «ФАРМ-индекс»

199106, Санкт-Петербург, Средний пр., 99/18 лит.А

тел/факс (812) 327-05-12, Интернет: [www.icing.ru](http://www.icing.ru)

Тираж 100 экз. Заказ №...