

Глава 12

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система выполняет в организме функции перво-степенной важности. Во-первых, она обеспечивает точную регуляцию всех процессов внутри организма, их координацию и интеграцию, благодаря чему все органы и системы действуют согласованно, а организм представляет собой единое функциональное целое. Во-вторых, она обеспечивает связь организма с постоянно меняющейся внешней средой.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система позвоночных построена из огромного количества нейронов, вступающих в тесную связь друг с другом. Однако каждый нейрон относительно самостоятелен. Это связано с тем, что протоплазма одной клетки и ее отростков не проникает внутрь другой клетки. Аксон одной нервной клетки, как правило, только соприкасается с дендритами или телом другой. Место контакта двух нейронов называют синапсом. В центральной нервной системе имеется бесчисленное множество синапсов.

Пространства между нейронами заполнены многочисленными глиальными клетками (от греч. глия — клей), их в 8—9 раз больше, чем нейронов. Они выполняют функции защиты и опоры нейронов, обеспечивающих процессы приема, передачи и переработки информации в центральной нервной системе.

В функциональном отношении нейроны делят на три основных класса: чувствительные, или афферентные; двигательные, или эфферентные; вставочные, или промежуточные.

Афферентные нейроны проводят возбуждение от рецепторов в центральную нервную систему, их называют также рецепторными. Тела этих нейронов расположены вне центральной нервной системы и находятся в спинномозговых или черепномозговых ганглиях. Данные нейроны отличаются от других наличием двух длинных отростков: собственно аксона, передающего возбуждение от тела клетки в центры спинного мозга или мозгового ствола, и аксоноподобного дендрита, уходящего на периферию в виде афферентного волокна и ветвящегося там на чувствительные нервные окончания — *рецепторы*. К рецепторным нейронам относятся также некоторые нейроны в центральной нервной системе, которые получают возбуждение не непосредственно от рецепторов, а через другие, истинно рецепторные нейроны. К ним относят, например, нейроны зрительных бугров.

Рецепторные нейроны называют также *чувствительными* или *сенсорными*, так как они доставляют в центральную нервную систему импульсы, вызывающие различные ощущения.

Эфферентные, или эффекторные, нейроны передают возбуждение из центральной нервной системы к рабочим органам — *эффекторам*. От тел этих нейронов возбуждение идет на периферию по длинным аксонам. Те эфферентные нейроны, которые посылают импульсы к скелетным мышцам, называются двигательными нейронами или *мотонейронами*. Их тела лежат в вентральных рогах спинного мозга, в продолговатом и среднем мозге.

Многие эфферентные нейроны передают импульсы не прямо на периферию, а через другие, нижерасположенные нейроны. Например, эфферентные нейроны коры больших полушарий или красного ядра среднего мозга посылают импульсы к мотонейронам спинного мозга. Эфферентные нейроны вегетативной нервной системы находятся вне центральной нервной системы — в периферических ганглиях.

Вставочные (промежуточные, контактные нейроны, интернейроны) образуют самую многочисленную группу нейронов в центральной нервной системе. Они осуществляют связь ме-

жду рецепторными и эффекторными нейронами. По характеру вызываемого ими эффекта контактные нейроны делят на возбуждающие и тормозящие.

ФУНКЦИИ СИНАПСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Строение и классификация межнейронных синапсов. Межнейронным, или центральным, синапсом называют место контакта окончания аксона с телом или отростками другой нервной клетки. Если аксон оканчивается на теле (соне) другой нервной клетки, синапс будет *аксосоматическим*, на дендритах — *аксодендритическим*, на аксонах — *аксоаксональным*.

По функциональному признаку различают возбуждающие и тормозящие, или тормозные, синапсы. Возбуждающие и тормозящие синапсы обладают некоторыми структурными отличиями. Так, возбуждающие синапсы большей частью являются аксодендритическими, характеризуются относительно широкой синаптической щелью (примерно 300 Å), толстой, плотной постсинаптической мембраной. В синаптической щели могут быть специальные включения в виде пластинок внеклеточного вещества. Пузырьки медиатора относительно крупные, округлой формы. Тормозные синапсы имеют более узкую синаптическую щель (в 1,5—2 раза уже, чем возбуждающие); постсинаптическая мембрана более тонкая; в синаптической щели нет включений внеклеточного вещества; синаптические пузырьки овальной формы, по размеру меньше, ряд пузырьков уплощен.

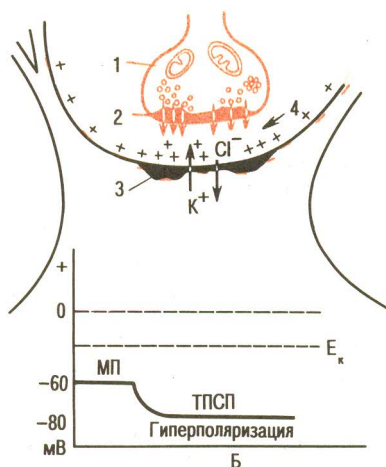
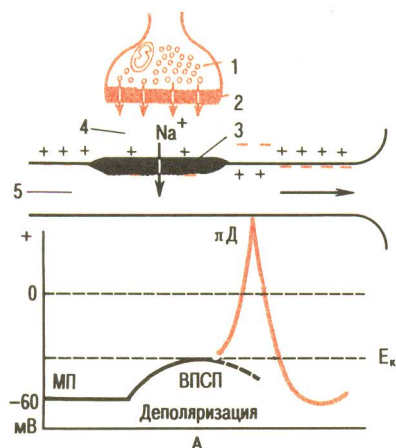
Природа медиаторов возбуждающего и тормозного синапсов также различна. Химическим посредником передачи возбуждения в возбуждающих синапсах служит ацетилхолин. После высвобождения из пресинаптических окончаний он быстро разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой. Холинэргические синапсы

очень распространены в центральной нервной системе: они имеются в спинном мозге, ретикулярной формации среднего мозга, мозжечке, базальных ганглиях, коре больших полушарий.

Глутаминовая кислота (глутамат) — один из распространенных в центральной нервной системе медиаторов возбуждения. Сходный эффект оказывает и аспарагиновая кислота (аспартат). Эти нейтральные аминокислоты — глутамат и аспартат — исчезают из синаптической щели вследствие захвата их нервными и глиальными клетками.

К медиаторам, выделяющимся в тормозных синапсах, относятся кислые аминокислоты — γ-аминомасляная кислота (ГАМК) и глицин. ГАМК обнаружена в нейронах спинного и головного мозга. Ее тормозящее действие было доказано на клетках коры больших полушарий, нейронах ствола мозга, двигательных нейронах спинного мозга. ГАМК — медиатор как постсинаптического, так и пресинаптического торможения (см. ниже). Медиаторная функция глицина ограничивается спинным мозгом. В участках спинного мозга, где располагаются тормозные нейроны Реншоу, глицина значительно больше, чем в других соседних местах. ГАМК и глицин после высвобождения пресинаптическими окончаниями удаляются из синаптической щели так же, как глутамат и аспартат, путем захвата нервными и глиальными клетками.

К медиаторам, которые оказывают как возбуждающее, так и тормозящее действие на нейроны центральной нервной системы, относят катехоламины и серотонин. Катехоламины — три родственных в химическом отношении вещества: дофамин, норадреналин и адреналин, производные аминокислоты тирозина, — относятся к моноаминам. Серотонин — также моноамин, образуется из аминокислоты триптофана. У млекопитающих серотонинергические



72 Схема функции синапса:

А — возбуждающего; *Б* — тормозящего; 1 — пузырьки медиатора; 2 — пресинаптическая мембрана; 3 — постсинаптическая мембрана; 4 — синаптическая щель; E_k — критический уровень деполаризации; МП — мембранный потенциал; ВПСП — возбуждающий и ТПСП — тормозной постсинаптические потенциалы; ПД — потенциал действия

нейроны расположены главным образом в стволе мозга. Серотонин играет важную роль в нисходящем контроле активности спинного мозга и гипоталамическом контроле температуры тела.

Механизм передачи возбуждения в синапсах центральной нервной системы. Под влиянием нервных импульсов, приходящих к окончанию аксона, из синаптических пузырьков выделяется медиатор в виде многомолекулярных порций, названных квантами, в каждом из которых находится несколько тысяч молекул. Каждый синаптический пузырек содержит квант медиатора. Для высвобождения медиатора необходимы ионы кальция. Нервные импульсы, подходящие к пресинаптической мембране, активируют ее кальциевые каналы, и ионы кальция поступают внутрь пресинаптического окончания. Только при наличии ионов кальция пузырек медиатора, подойдя к внутренней поверхности мем-

браны пресинаптического окончания, сливается с пресинаптической мембраной, в результате чего медиатор выходит в синаптическую щель. Этот процесс называют *экзоцитозом*. После спадения пузырька окружающая его мембрана включается в пресинаптическую мембрану, увеличивая ее поверхность. В дальнейшем вследствие *эндоцитоза* небольшие участки пресинаптической мембраны впячиваются внутрь, вновь образуя пузырьки, которые снова способны включать медиатор.

Кванты медиатора диффундируют через пресинаптическую мембрану в синаптическую щель, а затем к постсинаптической мембране и прикрепляются к определенным ее участкам, называемым рецепторными. Здесь медиатор взаимодействует с ее структурными компонентами — белково-липоидными комплексами. В результате происходит кратковременное увеличение диаметра пор в мембране (в 3—4 раза), что приводит к сильному повышению проницаемости постсинаптической мембраны для ионов натрия, которые устремляются из синаптической щели через постсинаптическую мембрану. Наступает деполаризация постсинаптической мембраны и возникает возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП), и, когда

он достигает критического уровня, образуется потенциал действия. Выделившийся ацетилхолин очень быстро распадается под действием фермента ацетилхолинэстеразы на холин и уксусную кислоту (рис. 72).

Кроме описанных синапсов с химическим механизмом передачи (*химические синапсы*), имеются и так называемые *электрические синапсы*, ширина синаптической щели в которых значительно меньше, чем в химических, и поэтому возникший в пресинаптической мембране потенциал действия пассивно (электротонически) распространяется на постсинаптическую мембрану. Электрические синапсы называют также *электротоническими*. Они служат только возбуждающими, тормозными быть не могут. Электрические синапсы чаще встречаются у низших животных, хотя они найдены и в центральной нервной системе млекопитающих, включая приматов. В процессе эмбрионального развития их число уменьшается. В мозге высших животных электрические синапсы немногочисленны, но они широко представлены в сердечной мышце, гладкой мускулатуре внутренних органов, железах.

В некоторых межнейронных синапсах параллельно действуют химический и электрический механизмы передачи возбуждения. Это связано с тем, что щель между пре- и постсинаптической мембранами имеет разную ширину и в одном участке потенциал действия проходит щель электротонически, не встречая большого сопротивления, а в другом требуется посредник — медиатор. Такие синапсы называют *смешанными*.

УЧЕНИЕ О РЕФЛЕКСЕ

Основной формой деятельности центральной нервной системы является рефлекс. Рефлексом называют реакцию организма на раздражение рецепторов, осуществляемую при

участии центральной нервной системы.

Основоположником представлений о простейших рефлекторных актах является французский философ и естествоиспытатель Рене Декарт (1595—1650). Он описал такие автоматические действия, как отдергивание руки при прикосновении к огню, мигание при раздражении роговицы и т. д. В XVIII в. учение о рефлексе получило дальнейшее развитие в работах чешского анатома и физиолога Георга Прохаска, который и ввел в науку этот термин. Слово «рефлекс» в переводе с латинского значит «отражение», то есть подразумевалось, что всякое действие организма — это отражение какого-либо воздействия на него и для каждого действия имеется своя причина (материалистический принцип). Но концепция о рефлексе долгое время не выходила за рамки объяснения бессознательных, автоматических актов, связанных с функцией низших отделов центральной нервной системы.

Представление о рефлексе как о явлении, охватывающем и деятельность коры больших полушарий, впервые выдвинул русский ученый-материалист И. М. Сеченов в своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга» (1863), обосновавший положение о том, что «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы». И. П. Павлов, развивая и продолжая идеи И. М. Сеченова, создал учение об условных рефлексах и применил метод условных рефлексов для исследования функций коры больших полушарий.

Рефлекторная дуга. Возбуждение проходит по определенному пути — рефлекторной дуге. Всякий рефлекс начинается с раздражения чувствительных нервных окончаний — рецепторов. Существует множество тонко специализированных рецепторов, преобразующих энергию различных раздражителей (температурных, механических, химических и т. д.) в энергию возбуждения. Возникшее при этом изменение электрических потенциалов (нервный импульс) передается от рецептора по центростремительному нерву в клетку афферентного нейрона. Затем в центральной нервной системе через ряд вставочных нейронов нервный импульс доходит до центробежного нейрона и по его аксону (центробежному нерву) приносится к эффектору (мышце или железе). Возбужденная мышца сокращается, железа вы-

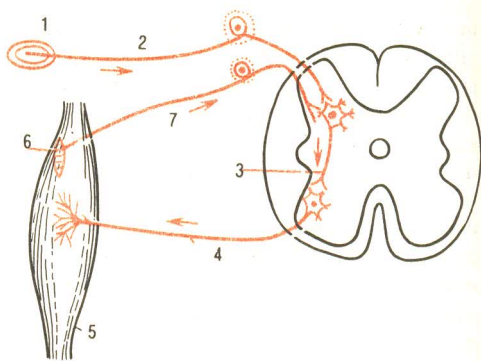
деляет секрет. Таким образом, дуга простого рефлекса состоит из следующих компонентов: 1) рецепторов; 2) чувствительного, или афферентного, нейрона (рецепторы являются окончаниями одного из его отростков); 3) промежуточного нейрона; 4) эфферентного нейрона; 5) эффектора. Для осуществления рефлекса необходима целостность всех компонентов рефлекторной дуги.

В зависимости от количества нейронов рефлекторные дуги могут быть простыми и сложными. Простейшая рефлекторная дуга состоит всего из двух нейронов — рецепторного и эфферентного, между которыми расположен один синапс. Такую рефлекторную дугу называют двухнейронной или моносинаптической. Моносинаптические рефлекторные дуги встречаются редко. Примером их может служить дуга рефлекса растяжения мышцы, или миостатического рефлекса.

Рефлекторные дуги большинства рефлексов состоят не из двух, а большего количества нейронов: афферентный, один или несколько вставочных и эфферентный. Такие рефлекторные дуги называют многонейронными или полисинаптическими. Наиболее простая из этих дуг образована тремя нейронами, в ней два синапса (рис. 73).

В других полисинаптических дугах эфферентный нейрон может быть соединен с несколькими вставочными, каждый из которых образует синапсы на разных или на одном и том же эфферентном нейроне. Бывают рефлекторные дуги, в которых имеется несколько афферентных нейронов, соединенных с одним или несколькими вставочными. Полисинаптические рефлекторные дуги могут быть очень сложными.

Рефлексы возникают, как правило, при раздражении не одного, а многих рецепторов, расположенных в определенном участке тела. Тот участок тела, раздражение которого вызывает определенный рефлекс, на-



73 Схема рефлекторной дуги с обратной связью:

1 — рецептор; 2 — афферентный нейрон; 3 — промежуточный нейрон; 4 — эфферентный нейрон; 5 — эффектор (мышца); 6 — проприорецептор (мышечное веретено); 7 — нейрон обратной связи; стрелки — направление прохождения импульса

зывают *рефлексогенной зоной* или *рецептивным полем* данного рефлекса. Поэтому схемы рефлекторных дуг состоят из ряда афферентных, вставочных и эфферентных нейронов. Простейшая рефлекторная дуга лишь условно может быть названа моносинаптической. Она включает не один синапс, а один ряд параллельно расположенных синапсов, которые соединяют группу афферентных нейронов с группой эфферентных, вызывающих одну и ту же реакцию.

Приведенные схемы рефлекторных дуг дают лишь условное представление о всей сложности путем распространения возбуждения в центральной нервной системе по многочисленным проводящим путям. Даже при наиболее простых сухожильно-мышечных проприорецептивных рефлексах, которые имеют моносинаптическую рефлекторную дугу, возбуждение широко распространяется по центральной нервной системе. Так, удар по коленному сухожилию приводит к изменению электрической активности коры больших полушарий головного мозга. Например, если раздражаются болевые рецепторы кожи, возникшее в них

возбуждение доходит не только до спинного мозга, но и до ядер ствола головного мозга и до коры больших полушарий. Именно поэтому не только осуществляется защитная реакция устранения от раздражителя, вызвавшего боль, но и возникает ощущение боли, сопровождающееся вегетативными реакциями (изменения частоты и глубины дыхания, частоты пульса, сосудистого тонуса и др.).

Степень распространения возбуждения по нейронам центральной нервной системы зависит от силы раздражителя, продолжительности его действия и физиологического состояния организма.

Обратная связь. Под понятием обратной связи, или обратной афферентации, подразумевают следующее. Как только совершилось действие какого-либо органа, от него в центральную нервную систему бегут импульсы, сообщающие о его состоянии. Затем в центральной нервной системе происходит сличение того, что должно было быть и что произошло, на основании этой проверки центр посылает исправляющие сигналы к органу. Вновь совершается действие и включается обратная афферентация.

Еще более точная регуляция физиологических процессов достигается тем, что из центральной нервной системы обычно идут сигналы к началу рефлекторной дуги — рецепторам. Эти сигналы могут увеличить или уменьшить количество функционирующих рецепторных элементов (функциональная мобильность), а в некоторых случаях повысить или понизить порог их чувствительности.

По принципу обратной связи осуществляются не только сложные поведенческие акты, но и поддерживается постоянство таких показателей, как температура тела, уровень сахара в крови, кровяное давление и т. д. Одним из примеров регуляторных механизмов с обратной связью может быть дуга зрачкового рефлекса.

Известно, что при ярком свете зрачки сужаются. Зрачковый рефлекс происходит потому, что от рецепторов сетчатки в соответствующий центр головного мозга поступают сигналы, сообщающие о степени освещенности сетчатки. Когда освещенность превышает ту величину, при которой сетчатка функционирует наилучшим образом, усиливается сокращение кольцевой мускулатуры, сужающей зрачок. Сужение зрачка продолжается до тех пор, пока величина сигнала от палочек и колбочек не достигнет оптимального значения. Когда становится темнее, зрачки расширяются, увеличивая тем самым силу раздражителя, действующего на палочки и колбочки.

Благодаря обратной связи центральная нервная система постоянно получает информацию о результатах производимых действий и в зависимости от этих сведений дает оценку любому рефлекторному акту и осуществляет новые действия. При этом достигается наибольшая эффективность. Принцип обратной связи обеспечивает такое совершенное управление процессами со стороны центральной нервной системы, которого не может быть при односторонней связи.

НЕРВНЫЕ ЦЕНТРЫ И ИХ СВОЙСТВА

Нервный центр — это совокупность нейронов в центральной нервной системе, участвующих в регуляции какой-либо функции организма. Существуют центры дыхания, кровообращения, слюноотделения, глотания, мигания и т. д. Сколько рефлекторных актов, столько и центров. Причем нервные образования, связанные с регуляцией той или иной функции, могут лежать в различных отделах центральной нервной системы. Например, дыхательный центр представляет собой совокупность нервных образований спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полуша-

рий. В нервных центрах существуют особенности проведения возбуждения.

Одностороннее проведение возбуждения через нервные центры. В центральной нервной системе импульсы проходят только в одном направлении: с афферентного нейрона на эфферентный. Причем это направление никогда не меняется на обратное. Указанная закономерность была впервые установлена в 1823 г. одновременно двумя исследователями — англичанином Ч. Беллом и французом Ф. Мажанди — и получила название закона Белла — Мажанди. Оказалось, что раздражение центрального отрезка любого заднего спинномозгового корешка, содержащего только афферентные волокна, вызывает сильнейшую болевую реакцию. Наоборот, раздражение центрального отрезка любого переднего корешка, включающего лишь эфферентные волокна, не сопровождается никаким эффектом; раздражение же его периферического отрезка всегда приводит к сокращению определенных групп мышц. Одностороннее проведение возбуждения в нервных центрах обусловлено свойством синапсов. Такое действие синапсов легко объяснить с точки зрения химической природы синаптической передачи: медиаторы выделяются только концевыми аппаратами аксонов. Причем пресинаптическая мембрана чувствительна только к электрическому импульсу, а постсинаптическая — к медиатору. Таким образом, возбуждение распространяется от окончаний аксона, выделивших медиатор, к постсинаптической мембране. В обратном направлении передача нервных импульсов невозможна.

Задержка проведения в синапсах и время рефлекса. Замедление проведения возбуждения по нервным центрам получило название центральной задержки. Она обусловлена более медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так

как затрачивается время на следующие процессы: выделение медиатора окончаниями аксона в ответ на пришедший нервный импульс; диффузию медиатора через синаптическую щель к постсинаптической мембране; возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала под действием медиатора. С момента поступления импульса к окончанию аксона до начала возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала в мотонейроне спинного мозга у млекопитающих при температуре тела 38°C проходит 0,3—0,5 мс. От момента появления возбуждающего постсинаптического потенциала до возникновения распространяющегося потенциала действия проходит еще примерно 1,2 мс. Следовательно, на проведение возбуждения через один синапс требуется примерно 1,5—2 мс.

Время рефлекса зависит от силы раздражителя и от физиологического состояния организма. При увеличении силы раздражителя время рефлекса становится короче. При утомлении оно удлиняется, а при повышении возбудимости и лабильности нейронов центральной нервной системы уменьшается.

Иррадиация возбуждения. Это свойство особенно характерно для нервных центров. Под иррадиацией возбуждения понимают способность возбуждения широкой волной разливаться по центральной нервной системе от центра к центру. Если на кожу лапки лягушки нанести сильное раздражение индукционным током или кислотой, то наблюдается общая двигательная реакция с вовлечением почти всей мускулатуры тела. При слабом раздражении кожи стопы происходит сгибание ее в голеностопном суставе. При усилении раздражения возбуждение иррадирует на все большее и большее количество нейронов, а следовательно, все большее количество эффекторов приходит в действие.

Это распространение возбужде-

ния во всех направлениях, по всем этажам центральной нервной системы обусловлено наличием огромного количества коллатералей. Каждый аксон дает коллатерали к целому ряду нейронов. От последних коллатерали идут к еще большему количеству нейронов, и получается, таким образом, что импульс, пришедший в центральную нервную систему, может иррадиировать по многим направлениям ко многим центрам.

В стволе головного мозга расположена ретикулярная формация, имеющая колоссальное количество связей: по ее восходящему отделу возбуждение почти диффузно распространяется к коре больших полушарий.

Конвергенция. Схождение, или сужение,— особенность проведения возбуждения по нервным центрам противоположной иррадиации. Она обусловлена тем, что в центральной нервной системе афферентных путей в 4—5 раз больше, чем эфферентных. Поэтому к эфферентному нейрону возбуждение подходит по многим путям.

Циркуляция нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям. Кольцевой ритм — также одна из особенностей прохождения возбуждения по нервным центрам. Нервные импульсы от одного из нейронов, который пришел в возбужденное состояние, передаются как к другим нейронам, так и по коллатералям их аксонов вновь возвращаются на первый нейрон, и таким образом возбуждение может очень длительно циркулировать в одном нервном центре, до тех пор, пока не наступит утомление одного из синапсов или же активность нейронов будет блокирована торможением.

Инертность. Кроме перечисленных особенностей проведения возбуждения, обусловленных свойствами синапсов и коллатеральными связями между отдельными нейронами, нервные центры обладают рядом свойств, зависящих от природы

самих нервных клеток и их мембран. К ним относится, например, инертность — способность нервных центров длительно сохранять в себе следы возбуждений. По мнению И. П. Павлова, инертность нервных клеток больше в высших отделах, чем в низших. «Если бы у нервных клеток не было инертности, у нас не было бы никакой памяти, никакой выучки, не существовало бы никаких привычек», — писал И. П. Павлов. Если приложить к определенному месту коры головного мозга электроды и наносить раздражение слабым током, то пациент может вспомнить давно забытое (опыты Пенфилда).

Временная и пространственная суммация. Суммация импульсов в нервных центрах была открыта И. М. Сеченовым в опыте в 1886 г. Он наносил на лапку лягушки одно очень слабое (допороговое) раздражение, которое не вызывало рефлекса сгибания. При быстром нанесении нескольких допороговых раздражений одного за другим лягушка отвечала соответствующей реакцией — сгибала лапку. Это явление получило название временной или последовательной суммации. Ее сущность состоит в следующем. Порция медиатора, выбрасываемая окончанием аксона при нанесении одного допорогового раздражения, слишком мала для того, чтобы вызвать возбуждающий постсинаптический потенциал, достаточный для критической деполяризации мембраны. Если же к одному и тому же синапсу идут быстро следующие один за другим допороговые импульсы, происходит суммирование порций медиатора, и наконец его количество становится достаточным для возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала, а затем и потенциала действия.

Кроме суммации во времени, в нервных центрах возможна и суммация в пространстве. Пространственная суммация характеризуется тем, что если раздражать одно афферент-

ное волокно раздражителем допороговой силы, то ответной реакции не будет, а если раздражать несколько афферентных волокон раздражителем той же допороговой силы, то возникает рефлекс, так как импульсы, приходящие с нескольких афферентных волокон, могут суммироваться в нервном центре.

Последействие. Когда мышца приходит в состояние возбуждения в результате раздражения ее двигательного нерва, сокращение прекращается немедленно вслед за устранением раздражения. В том же случае, когда мышца возбуждается рефлексорно путем раздражения афферентного нерва, сократительный акт длится еще некоторое время после того, как раздражение нерва прекращено. Это обусловлено тем, что нервные импульсы обычно достигают афферентных нейронов не все одновременно: идущие по более прямым путям — быстрее, по менее прямым — значительно медленнее. Эти запаздывающие импульсы поддерживают возбужденное состояние соответствующего центра. Большое значение имеет также циркуляция импульсов по замкнутым нейронным цепям.

Трансформация ритма и силы импульсов. Нервные центры характеризуются способностью трансформировать ритм приходящих к ним афферентных импульсов в иной «центральный ритм». В центрах или повышается, или понижается ритм импульсов, приходящих с периферии. Даже на одиночный импульс нервные центры способны отвечать целой серией импульсов. Например, когда раздражают чувствительный (афферентный) нерв одиночным импульсом, то мышца сокращается длительно, тетанически, потому что нервный центр превратил одиночный импульс в целый ряд импульсов. В нервных центрах может происходить и трансформация силы импульсов: слабые импульсы усиливаются, а сильные ослабляются.

Облегчение. После каждого, даже самого слабого, раздражения в нервном центре повышается возбудимость. Так, если в центральную нервную систему идут два потока импульсов, разделенных небольшим интервалом времени, то они вызывают значительно больший эффект, чем можно было ожидать в результате простого суммирования. Один поток импульсов как бы облегчает действие другого.

Окклюзия. При одновременном раздражении афферентных входов двух соседних взаимодействующих нервных центров количество возбужденных нейронов значительно меньше, чем арифметическая сумма возбужденных нейронов при раздельном раздражении каждого афферентного входа в отдельности. Таким образом, снижается сила суммарной ответной реакции. Это обусловлено перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными частями взаимодействующих рефлексов. Поэтому при одновременном поступлении двух афферентных влияний возбуждающий постсинаптический потенциал вызывается каждым из них отчасти в одних и тех же нейронах.

Обмен веществ в нервных центрах. Нервные центры в противоположность нервному волокну характеризуются высоким уровнем обмена веществ. При деятельности нервных центров обмен веществ в них еще более возрастает. Так, при рефлексорном возбуждении спинного мозга потребление кислорода увеличивается в 3—4 раза по сравнению с состоянием покоя. Возрастает также потребление глюкозы и выделение двуокиси углерода.

Утомляемость нервных центров. Чрезвычайно интенсивный обмен в нервных клетках обуславливает сравнительно быстрое развитие утомления в них. Полагают, что утомление нервных центров вызывается прежде всего нарушением проведения возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при

утомлении сильно уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксонов, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки. Однако некоторые рефлексy могут действовать длительное время без развития утомления. К ним относят проприоцептивные тонические рефлексy.

Тонус — состояние незначительного постоянного возбуждения, в котором обычно находятся все центры, имеющие рефлекторный характер. Так, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов — чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по центробежным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в несколько сокращенном состоянии. Перерезка центростремительных или центробежных волокон приводит к потере мышечного тонуса.

Пластичность нервных центров. Функции нервных центров при изменении условий могут меняться, то есть им свойственна пластичность. Изменение функции центров происходит в том случае, если рабочий орган, с которым данный центр связан, заменить другим. Исследователь Флуранс (1827) сшивал центральный конец срединного нерва петуха с периферическим концом лучевого. Раздражение срединного нерва вызывало сгибание мышц крыла, а лучевого — разгибание. Когда произошло срастание сшитых концов, срединный нерв стал приводить к разгибанию крыла, а лучевой — к сгибанию. П. К. Анохин (1935) сшивал центральный конец блуждающего нерва собаки с периферическим концом лучевого. Волокна блуждающего нерва «врастали» в конечность, и на первых порах после операции сгибание или почесывание лапы вызывало у собаки кашель и рвоту (функции, связанные с центром блужда-

ющего нерва). Затем произошла перестройка функции центра вследствие свойственной ему пластичности и лапа стала двигаться нормально. Большое значение в этих процессах имеет кора больших полушарий, так как при ее удалении пластичность не проявляется.

Доминанта. Временное, достаточно стойкое возбуждение центра, занимающего господствующее положение в центральной нервной системе, называют доминантой. Причем этот центр способен усиливать, накапливать в себе возбуждение даже за счет импульсов, адресованных другим центрам; он как бы перехватывает данные импульсы. Поэтому все сильнее становится возбуждение доминантного центра, а другие реакции выражены слабо или совсем не возникают.

Типичные черты доминанты обнаруживают в обнимательном рефлексе у самцов лягушек весной. Это пример естественной гормональной доминанты: доминантный очаг подготавливается внутрисекреторными влияниями. Любое раздражение, например опускание лапки лягушки в кислоту, приводит в таком состоянии к усилению обнимательного рефлекса, а лапка не отдергивается.

Основные черты доминанты следующие: повышенная возбудимость; способность к суммированию возбуждений, так как не сила возбуждения, а именно способность к длительному его увеличению под влиянием приходящих импульсов делает центр доминантным; инертность. Учение о доминанте разработал А. А. Ухтомский (1923).

Торможение. Если бы распространению возбуждения с нейрона на нейрон ничто не препятствовало, то иррадирующее возбуждение охватывало бы всю центральную нервную систему. Тогда бы не было рефлексов как определенных ограниченных актов, а происходила бы одновременная беспорядочная деятельность всех мышц, всех желез. Осуществление

рефлекса возможно только при ограничении распространения возбуждения по центральной нервной системе. Это достигается взаимодействием возбуждения с другим, противоположным по эффекту процессом торможения.

Торможение — процесс, характеризующийся ослаблением или прекращением какой-либо деятельности. Однако по своей природе это такой же активный процесс, как и возбуждение. И в филогенезе, и в онтогенезе торможение развивается постепенно и значительно позднее возбуждения. Это менее устойчивый процесс и легко нарушается при неблагоприятных воздействиях на организм. Внешне торможение похоже на утомление — то же ослабление или прекращение деятельности. Но по существу это совершенно различные процессы. *Утомление* — состояние длительное, углубляющееся постепенно и оставляющее глубокие следы. Торможение — не упадок трудоспособности, а активный нервный процесс, результатом которого служит ограничение, задержка возбуждения.

Почти до середины XIX в. физиологи знали только один нервный процесс — возбуждение. В сороковых годах прошлого века братья Вебер обнаружили, что при раздражении веточек блуждающего нерва, подходящих к сердцу, наступает не возбуждение, а ослабление и урежение сердечных сокращений вплоть до остановки.

Открытие торможения в центральной нервной системе принадлежит И. М. Сеченову. В 1862 г. он провел свой знаменитый опыт, получивший название центрального, или «сеченовского», торможения. У лягушки обнажали головной мозг, делали разрез впереди зрительных бугров и удаляли большие полушария. Одну из задних лапок лягушки погружали в раствор кислоты и определяли время рефлекса отдергивания лапки. Затем на область зрительных бугров на-

кладывали кристаллики поваренной соли. Через минуту или полторы после наложения соли латентный период рефлекса отдергивания лапки значительно удлинялся (рис. 74).

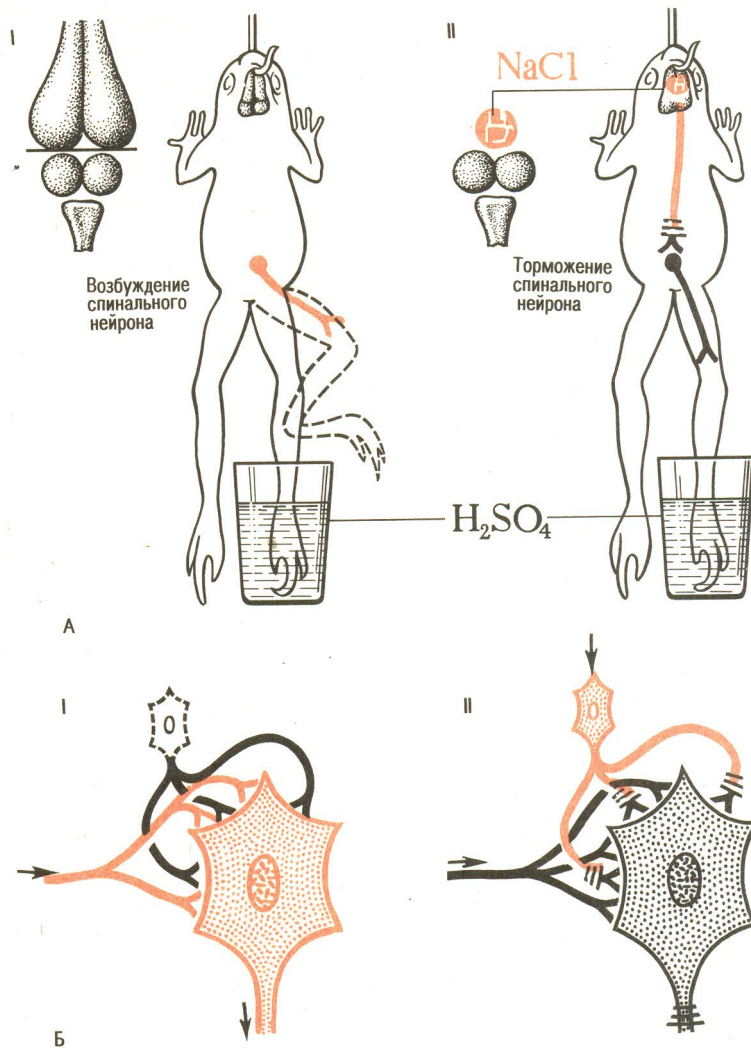
И. М. Сеченов предположил, что в центральной нервной системе имеются специальные тормозящие центры и один из них расположен в зрительных буграх. Сильное возбуждение этого центра солью приводит к торможению двигательных центров спинного мозга. В 1866 г. Сеченов обнаружил явление центрального торможения при раздражении промежуточного мозга тепловых.

В 1870 г. немецкий физиолог Ф. Гольц поставил опыт на спинальной лягушке, у которой был удален весь головной мозг; он наблюдал торможение рефлекса отдергивания задней лапки при раздражении ее кислотой, если вторую лапку одновременно сильно сжимать пинцетом.

Н. Е. Введенский в результате серии опытов по парабиозу вскрыл интимную связь возбуждения и торможения и доказал, что природа этих процессов едина.

В настоящее время в центральной нервной системе выделяют два различных вида торможения: торможение, являющееся результатом активации специальных тормозных нейронов (первичное); торможение, осуществляющееся без участия специальных тормозных структур в тех же самых нейронах, что и возбуждение (вторичное). В свою очередь, первичное торможение делится на пресинаптическое и постсинаптическое, а постсинаптическое — на поступательное и возвратное. Вторичное торможение может быть пессимальным и парабиотическим, а также торможением вслед за возбуждением.

Первичное торможение. Торможение, возникающее на постсинаптической мембране тормозного синапса, называют *постсинаптическим торможением*. Если на постсинаптической мембране возбуждающего синапса происходят деполяри-



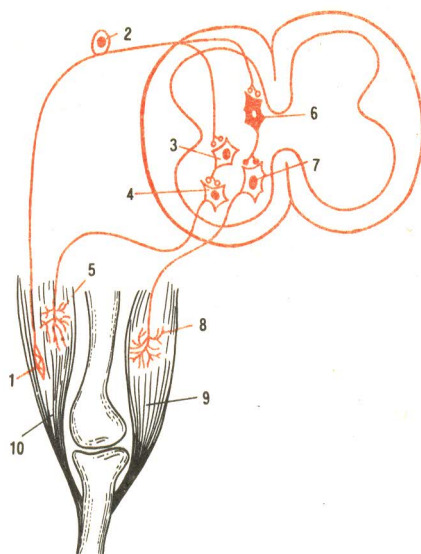
74 «Сеченовское торможение»:

А — схема опыта: I — определение времени рефлекса у бесполушарной лягушки; II — увеличение времени рефлекса у той же лягушки после наложения кристаллика NaCl на область зрительных бугров; Б — предполагаемый механизм торможения: I — проведение возбуждения по мотонейрону; II — нисходящее тормозное влияние на мотонейрон (возбуждающие синапсы обозначены красным, тормозящие — черным)

ся гиперполяризация и появляется тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). Гиперполяризация постсинаптической мембраны в тормозном синапсе возникает потому, что в окончаниях тормозного нейрона выделяется специальный тормозной медиатор (глицин, γ -аминомасляная кислота), который, пройдя через пре-синаптическую мембрану и синаптическую щель, избирательно открывает более узкие каналы в постсинаптической мембране, чем возбуждающий медиатор. Если при действии возбуждающего химического пере-

датчика, открывающего в мембране более крупные каналы, ионы натрия входят внутрь, вызывая деполяризацию, ионы калия одновременно выходят наружу, противодействуя резкому изменению потенциала, вызванному поступлением большого количества ионов натрия, то тормозной передатчик избирательно открывает более узкие каналы, через которые могут проходить ионы калия и хлора, а ионы натрия проникнуть не могут. Это объясняется тем, что ионы натрия в гидратированном состоянии имеют значительно больший диаметр, чем ионы калия и хлора. Переход ионов калия наружу, а ионов хлора внутрь (согласно градиенту концентрации) приводит к увеличению положительного заряда на наружной стороне мембраны и отрицательного — на внутренней, то есть вызывает гиперполяризацию.

Постсинаптическое торможение открыл Дж. Экклс в 1951 г. с помощью внутриклеточной регистрации биопотенциалов мотонейронов спинного мозга, иннервирующих мышцы-антагонисты — сгибатели и разгибатели. Известно, что при возбуждении центра сгибателей одной из конечностей центр ее разгибателей тормозится и наоборот. Экклсу удалось выяснить механизм этого явления. Предположим, раздражают афферентное волокно, вызывающее возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-разгибатель. Нервные импульсы, дойдя до афферентного нейрона в спинномозговом ганглии, направляются по его аксону в спинном мозге по двум путям: к мотонейрону, иннервирующему мышцу-разгибатель, возбуждая ее, и по коллатерали к промежуточному тормозному нейрону, аксон которого контактирует с мотонейроном, иннервирующим мышцу-сгибатель, вызывая таким образом торможение антагонистической мышцы (рис. 75). Этот вид торможения был обнаружен в промежуточных нейронах всех уровней центральной нервной системы при взаимодействии



75 Схема поступательного постсинаптического торможения:

1 — мышечное веретено; 2 — рецепторная клетка в спинномозговом ганглии, воспринимающая импульсы от веретена; 3 — возбуждающий промежуточный нейрон; 4 — мотонейрон, иннервирующий мышцу-разгибатель; 5 — моторные нервные окончания в мышце-разгибателе; 6 — тормозный промежуточный нейрон; 7 — мотонейрон, иннервирующий мышцу-сгибатель; 8 — моторные нервные окончания в мышце-сгибателе; 9 — мышца-сгибатель; 10 — мышца-разгибатель

антагонистических центров. Он был назван *поступательным постсинаптическим торможением*. Это торможение координирует, распределяет процессы возбуждения и торможения между нервными центрами.

Примером *возвратного (антидромного) постсинаптического торможения* служит торможение мотонейронов спинного мозга, осуществляемое через коллатерали аксона мотонейронов к специальным тормозным клеткам Реншоу, аксоны которых образуют тормозные синапсы на мотонейронах данного сегмента спинного мозга (рис. 76). Чем сильнее возбужден мотонейрон, чем более сильные импульсы идут к скелетным мышцам по его аксону, тем интенсивнее возбуждается клетка Реншоу, которая подавляет активность мото-

нейрона. Таким образом, существует механизм, оберегающий нейроны от их чрезмерного возбуждения. Возвратное постсинаптическое торможение происходит во всех отделах центральной нервной системы.

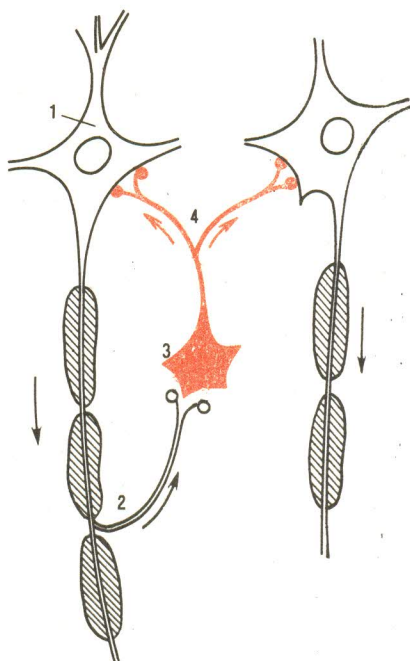
Одна из характерных особенностей постсинаптического торможения заключается в том, что оно подавляется стрихнином и столбнячным токсином, а на процессы возбуждения эти вещества не действуют. В результате подавления постсинаптического торможения нарушается регуляция возбуждения в центральной нервной системе, возбуждение разливается широкой волной и наступают судороги.

Первичное торможение может быть вызвано механизмами иной природы, не связанными с изменениями свойств постсинаптической мембраны. Торможение в этом случае возникает в пресинаптической области, а именно в тончайших разветвлениях аксонов. Полагают, что на этих разветвлениях — пресинаптических терминалях — лежат разветвления аксонов специальных тормозных промежуточных нейронов, которые образуют здесь аксоаксональные тормозные синапсы (рис. 77).

Такое торможение по времени течения довольно точно совпадает с развивающейся в данный период длительной деполяризацией на окончаниях этих аксонов. Таким образом, можно выделить еще одну форму первичного торможения, имеющую особую природу и особый нервный механизм, — *пресинаптическое торможение*.

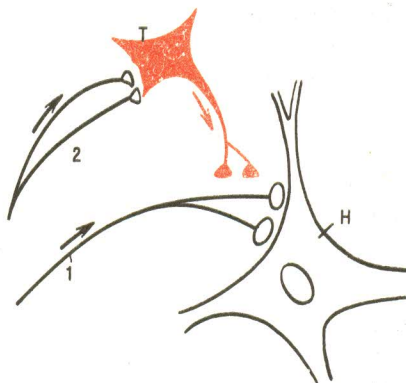
Характерная особенность пресинаптической деполяризации — замедленное развитие и большая длительность (несколько сотен миллисекунд), даже после одиночного афферентного импульса.

Пресинаптическое торможение существенно отличается от постсинаптического и в фармакологическом отношении. Стрихнин и столбнячный токсин не влияют на его течение. Од-



76 Схематическое изображение связей между мотонейронами и клетками Реншоу:

1 — мотонейрон; 2 — коллатераль, отходящая от аксона мотонейрона; 3 — клетка Реншоу и 4 — ее короткий разветвляющийся аксон



77 Расположение тормозных синапсов на пресинаптических разветвлениях аксонов:

H — нейрон, возбуждаемый афферентными импульсами, проходящими по волокну 1; T — нейрон, образующий тормозные синапсы на пресинаптических разветвлениях волокна 1; 2 — афферентные волокна, вызывающие активность тормозного нейрона T

нако наркотики (хлоралоза, нембутал) оказывают значительное усиливающее и удлиняющее действие.

Функциональное значение пресинаптического торможения, охватывающего пресинаптические терминалы, по которым поступают афферентные импульсы, заключается в ограничении поступления к нервным центрам афферентной импульсации. Пресинаптическое торможение в первую очередь блокирует слабые асинхронные афферентные сигналы и пропускает более сильные, следовательно, оно служит механизмом выделения более интенсивных афферентных сигналов из общего потока. Это имеет большое значение для организма, так как из всей афферентной импульсации, идущей к нервным центрам, выделяется самое главное. Благодаря этому центральная нервная система освобождается от переработки менее существенной информации.

Вторичное торможение. Представление о том, что торможение может осуществляться за счет тех же структур, в которых происходит возбуждение, получило подробное развитие в работах Н. Е. Введенского (1886, 1901 гг.). Вторичное торможение происходит в тех же нейронах, что и возбуждение.

Пессимальное торможение возникает в тех нервных структурах, к которым подходят чрезвычайно частые и сильные импульсы, превышающие функциональные возможности и подвижность (лабильность) структур. Закон лабильности применим к деятельности всех образований центральной нервной системы, но самым уязвимым участком, в котором легко развивается пессимальное торможение, являются синапсы, так как они имеют наименьшую лабильность. В центральной нервной системе колоссальное количество синапсов. Поэтому вероятность возникновения пессимального торможения очень велика. Примером этого вида торможения служит торможение центра вдоха, когда вдох достиг максимума.

В этот момент к нейронам вдоха от рецепторов растянутых легких по центrostремительным волокнам блуждающего нерва бегут слишком частые и сильные импульсы, которые не укладываются в рамки лабильности этого центра, и возбуждение в нем сменяется торможением. Нейроны центра выдоха имеют более высокую лабильность, которая соответствует этому частому ритму возбуждений, поэтому на смену вдоху приходит выдох.

Парабиотическое торможение развивается при патологических состояниях, когда лабильность структур центральной нервной системы снижается или происходит очень массивное одновременное возбуждение большого количества афферентных путей, как, например, при травматическом шоке.

Торможение вслед за возбуждением развивается в нейронах после окончания возбуждения в результате сильной следовой гиперполяризации мембраны.

КООРДИНАЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Возбуждение в дуге одного рефлекса обычно вызывает торможение в дуге другого, что постоянно наблюдается в центральной нервной системе. Рефлекс сгибания лапки лягушки при раздражении кислотой тормозится, если в это время нанести сильное механическое или электрическое раздражение на рецепторы другой лапки. Более сильно возбужденный центр тормозит деятельность другого, менее возбужденного центра. Это же явление отмечается при наложении закрутки на губу лошади или щипцов на носовую перегородку быка: сильное болевое раздражение тормозит двигательные реакции животного.

Такие отношения между центрами, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого, ярко выражены при так называемых антаго-

нистических рефлексах, например при сгибательных и разгибательных рефлексах конечностей. Во время ходьбы одна конечность отталкивается от земли, сгибается, другая одновременно разгибается, осуществляет опору. Антагонистические мышцы не борются друг с другом, а функционируют согласованно благодаря взаимному влиянию центров этих мышц (см. гл. «Движение»).

Эту закономерность впервые выявил Н. Е. Введенский, а подробно изучил и проанализировал английский физиолог Ч. Шеррингтон, который дал ему название *реципрокной*, или *взаимосвязанной, координации*. В основе механизма реципрокной координации лежит поступательное постсинаптическое торможение.

Типы индукции. В описанных случаях взаимосвязанной иннервации мышц-антагонистов отчетливо выступает явление так называемой *одновременной индукции*. Она характеризуется тем, что возбуждение, возникшее в одних центрах, вызывает торможение в других. Например, возбуждение центра сгибателей обуславливает торможение центра разгибателей, возбуждение центра глотания тормозит центр вдоха и т. д. Таким образом, в момент осуществления рефлекторного акта вся центральная нервная система представляет собой сложную мозаику, состоящую из множества возбужденных и заторможенных очагов.

Помимо одновременной индукции, в центральной нервной системе возможна и *последовательная индукция*, когда процесс торможения в определенной группе нейронов сменяется возбуждением и, наоборот, возбуждение сменяется торможением. Если торможение переходит в возбуждение, то *индукция положительная*, а когда возбуждение сменяется торможением, то *индукция отрицательная*. Так, при ходьбе конечность, которая была только что согнута, разгибается, а противоположная сгибается; такое попеременное сгибание и

разгибание ног обусловлено последовательной индукцией в центрах.

Таким образом, всякая координированная деятельность, любой рефлекторный акт осуществляются благодаря постоянному взаимодействию в центральной нервной системе процессов возбуждения и торможения. Эти координационные отношения создавались и закреплялись в процессе эволюции организмов в течение многих тысячелетий.

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг филогенетически самый древний отдел центральной нервной системы. Огромное количество афферентных чувствительных нервных волокон входит в дорсальные рога спинного мозга через дорсальные корешки. На пути импульсов, идущих от рецепторов по афферентным волокнам к спинному мозгу, лежат спинномозговые ганглии. Почти все эфферентные нервные волокна организма животных начинаются в спинном мозге. Они выходят из вентральных рогов спинного мозга в составе вентральных корешков. Вблизи спинного мозга дорсальные и вентральные корешки сливаются, образуя смешанные нервы. Количество чувствительных волокон, оканчивающихся в спинном мозге, в несколько раз превышает число его двигательных волокон. Следовательно, один и тот же двигательный нейрон служит общим конечным путем для импульсов, поступивших от разных рецепторов.

Методики изучения функций спинного мозга. При изучении функций спинного мозга его отделяют от головного. После этой операции некоторое время животное бывает в состоянии шока: оно нечувствительно к различным раздражениям и не может двигаться. Затем постепенно начинают восстанавливаться функции спинного мозга. Животное, у которого сохранен спинной мозг и удален головной, называется спинальным.

Кроме перерезки, возможно и удаление спинного мозга. Впервые удаление спинного мозга на собаках провел немецкий физиолог Ф. Гольц. Впоследствии эту операцию усовершенствовал Н. Ф. Попов (1932). Если Гольц удалял спинной мозг, разрушая все позвонки, то Попов разрушал позвонки только в двух местах и в образовавшиеся отверстия вытаскивал спинной мозг при помощи эластичного твердого стержня. Ему удавалось сохранять таких собак живыми в течение длительного срока. После удаления спинного мозга ниже шейных сегментов вся мускулатура тела, кроме мускулатуры головы, шеи и диафрагмы, парализовалась. Нарушалась терморегуляция. Рефлекторное опорожнение мочевого пузыря и кишечника отсутствовало. Однако функции кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения сохранялись. Самки после искусственного осеменения даже приносили потомство.

Спинной мозг выполняет две функции: рефлекторную и проводниковую. Рефлекторная функция заключается в выполнении ряда рефлексов, проводниковая — в проведении импульсов в двух противоположных направлениях: по восходящим путям импульсы идут от сегментов спинного мозга к вышележащим отделам центральной нервной системы, по нисходящим — от вышележащих отделов к сегментам спинного мозга.

Рефлекторная функция спинного мозга. В спинном мозге находятся центры многих рефлексов. На различных его уровнях (шейном, грудном, поясничном) расположены центры, участвующие в регуляции движения всех мышц головы, шеи, туловища и конечностей. Кроме того, на уровне 3—5-го шейных позвонков лежит центр сокращения диафрагмы, а в крестцовом отделе — центры дефекации и мочеполовых рефлексов. От спинного мозга отходят часть парасимпатических и все симпатические волокна, поэтому он принимает участие в процессах, происходящих во внутренних органах, в регуляции сосудистого тонуса, тканевого обмена, расширения зрачков, отделения пота.

В клинической практике используют ряд рефлексов спинного мозга: рефлекс холки у лошади (легкое дотрагивание до волос или укол

кожи в этой области приводит к сокращению подкожных мышц и вздрагиванию кожи); коленный рефлекс (обычно исследуют у собаки и лошади; удар по нижней связке коленной чашки приводит к быстрому разгибанию коленного сустава); копытный рефлекс (сдавливание копытными щипцами вызывает вздрагивающее поднятие копыта) и др.

Чистых рефлексов спинного мозга нет. Они в нормальных условиях всегда испытывают влияние высших отделов центральной нервной системы.

Проводниковая функция спинного мозга. Она осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон. Проводящие пути спинного мозга делят на нисходящие и восходящие. Одни из них, совсем короткие, соединяют соседние сегменты спинного мозга, другие, подлиннее, связывают более удаленные участки спинного мозга, многие же идут на большое расстояние: в головной мозг и в обратном направлении.

Восходящие пути спинного мозга. Пучки Голля и Бурдаха, образующие дорсальные столбы, несут импульсы тактильной и проприоцептивной чувствительности. Они идут в спинном мозге, не прерываясь и не переkreшиваясь, и оканчиваются в продолговатом мозге у одноименных ядер (Голля и Бурдаха). Волокна последних направляются к соответствующим клеткам зрительных бугров противоположной стороны, отсюда берет начало третий нейрон, аксоны которого идут к коре больших полушарий.

Некоторые из волокон Голля и Бурдаха не доходят до продолговатого мозга и оканчиваются на различных уровнях в сером веществе спинного мозга.

Латеральный и вентральный спино-таламические тракты проводят импульсы болевой и температурной чувствительности. Они прерываются и переkreшиваются в спинном мозге на уровне сегмента, в который они только что вступили. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх и образующие там синаптическую связь с нервными клетка-

ми. Аксоны последних несут импульсы в кору больших полушарий.

Дорсальный спино-мозжечковый тракт, или *пучок Флексига*, расположен в верхней наружной части боковых столбов. Волокна этого тракта служат аксонами клеток, лежащих в верхних рогах у их основания, преимущественно на той же стороне. Оканчивается этот пучок у клеток коры мозжечка и несет импульсы от рецепторов мышц и связок конечностей. Дорсальный спино-мозжечковый тракт особенно хорошо развит у копытных.

Вентральный спино-мозжечковый тракт, или *пучок Говерса*, находится в передней наружной части боковых столбов. Он образован аксонами клеток, лежащих в задних рогах спинного мозга той же и противоположной стороны. Эти волокна доходят до мозжечка и несут импульсы от мускулатуры туловища.

Нисходящие пути спинного мозга. От двигательной зоны коры больших полушарий берут начало *кортико-спинальные*, или *пирамидные*, тракты. Волокна перекрещенного пирамидного пути переходят на противоположную сторону в нижней части продолговатого мозга, а прямого — идут, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только там переходят на противоположную сторону. Эти тракты оканчиваются у двигательных клеток передних рогов. Пирамидные пути развиты тем сильнее, чем выше организована кора мозга.

Рубро-спинальный тракт Монакова образован волокнами, которые являются отростками клеток красного ядра среднего мозга. Эти волокна еще в среднем мозге полностью переходят на противоположную сторону, а в спинном — идут в боковых столбах. Рубро-спинальный тракт проводит импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, полосатого тела к мотонейронам спинного мозга. Филогенетически данный тракт старый: он не очень хорошо

развит у человека, но имеет большое значение для организма животных.

Вестибуло-спинальные тракты: из двух вестибуло-спинальных трактов один (перекрещенный) начинается в медиальном ядре вестибулярного нерва, а другой (неперекрещенный) — в латеральном ядре этого нерва. Первое ядро расположено в продолговатом мозге, второе — в области моста. Волокна этих трактов оканчиваются в вентральных рогах спинного мозга. По ним передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам, регулирующим тонус мускулатуры, согласованность движений и равновесие.

Ретикуло-спинальный тракт состоит из аксонов ретикулярных нейронов, расположенных на различных уровнях продолговатого мозга и варолиева моста. Волокна этого тракта идут, не перекрещиваясь, в спинной мозг, где имеются синаптические связи с дендритами мотонейронов.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг — передний и наиболее важный отдел центральной нервной системы — включает задний мозг (продолговатый и варолиев мост), средний мозг (четверохолмие, красное ядро, черная субстанция), мозжечок, промежуточный мозг (таламус, гипоталамус) и большие полушария.

Продолговатый мозг и варолиев мост. Вместе они образуют задний мозг. Со средним и промежуточным составляют ствол мозга, включающий большое количество ядер и восходящих и нисходящих путей.

Продолговатый мозг связан со всеми частями тела через спинной мозг и через собственные, от его ядер отходящие нервы, главным образом через блуждающие нервы. Продолговатый мозг, так же как и спинной, выполняет две основные функции: рефлекторную и проводниковую.

Механизм рефлекторной деятель-

ности продолговатого мозга принципиально не отличается от подобной функции спинного, но биологическое значение ее несравненно выше. В продолговатом мозге находятся такие жизненно важные центры, как центры дыхания, сердечной деятельности, сосудодвигательный, рефлекс сосания, жевания, слюноотделения, глотания, отделения желудочного и поджелудочного соков, рвоты, кашля, чихания, углеводного обмена, ядро Дейтерса и др. Повреждение продолговатого мозга приводит к немедленной смерти. Проводящие пути продолговатого мозга и варолиева моста являются частью восходящих и нисходящих трактов. Некоторые из них перекрещиваются и прерываются в продолговатом мозге. Имеются и более короткие проводящие пути, которые идут в пределах продолговатого мозга.

Из области продолговатого мозга и варолиева моста выходят следующие черепномозговые нервы: тройничный, отводящий, лицевой, слуховой, языко-глоточный, блуждающий, добавочный и подъязычный.

Продолговатый мозг играет большую роль в регуляции мышечного тонуса. Скелетные мышцы находятся в несколько сокращенном состоянии — в тонусе. За счет этого тонуса преодолевается действие силы тяжести, тело сохраняет равновесие. Поэтому особенно ярко тонус проявляется в тех мышцах, которые противостоят действию силы тяжести. При стоячем положении животного он очень заметен в разгибателях конечностей, в мускулах, которые выпрямляют спину, поднимают голову и шею, в мышцах, с помощью которых закрывается челюсть, открываются глаза и поднимается хвост.

Тонус скелетных мышц имеет рефлекторную природу. Начало дуги этого рефлекса лежит в мышцах и сухожилиях. От заложенных здесь рецепторов (проприорецепторов) импульсы по афферентным нервам поступают в соответствующие центры, а

оттуда по эфферентным нервам к мышечным волокнам и вызывают их тоническое сокращение.

Один из важнейших центров регуляции мышечного тонуса — ядро Дейтерса продолговатого мозга. Если перерезать головной мозг между продолговатым и средним, отделив ядро Дейтерса от красного ядра среднего мозга, у животного развивается состояние, получившее название *децеребрационной ригидности*. Оно характеризуется резким усилением тонуса разгибателей. Конечности сильно выпрямлены, голова запрокинута назад, хвост вытянут вдоль тела. Животному можно придать стоячее положение, однако оно будет стоять ненормально. Если животное положить на бок или на спину, конечности его будут по-прежнему максимально вытянуты, как будто животное продолжает стоять. При попытке вывести конечность из принятого положения она вновь возвращается в исходное состояние.

Распределение тонуса после указанной перерезки различно в зависимости от вида животного. Так, у лазающих обезьян ярко выражен рефлекс цепляния: кисть находится в состоянии сильной флексии и животное может часами висеть на кистях четырех, двух и даже одной конечности. У обезьян-антропоидов задние конечности бывают разогнутыми, а передние — согнутыми: в них фиксирован рефлекс хватания.

Децеребрационная ригидность прекращается после разрушения ядра Дейтерса, а также после отделения его от спинного мозга. Из ядра Дейтерса к мотонейронам спинного мозга поступают импульсы, вызывающие непомерное усиление тонуса разгибателей. Поскольку это состояние не наступает, если не нарушена связь между ядром Дейтерса и красным ядром, следовательно, из последнего непрерывно идут импульсы, снижающие активность первого. Возбуждение же ядра Дейтерса поддерживается сигналами от рецепторов

разгибательных мышц и вестибулярного аппарата, расположенного во внутреннем ухе (лабиринте) (рис. 78).

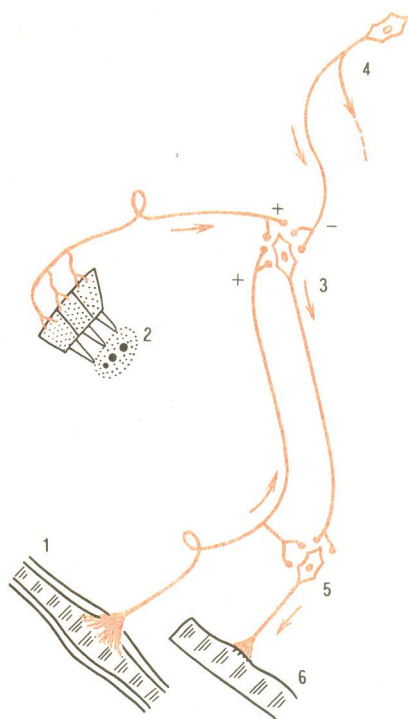
Инъекция раствора новокаина в эти мышцы или перерезка соответствующих дорсальных корешков снимает состояние децеребрационной ригидности. Точно так же действует и разрушение лабиринтов.

В уменьшении активности ядра Дейтерса, кроме красного ядра, принимают участие мозжечок, подкорковые ганглии и кора больших полушарий. Функциональная связь продолговатого мозга с вестибулярным аппаратом и мышечными рецепторами проявляется также в рефлексах позы (рефлексах положения), которые относятся к тоническим статическим рефлексам.

Благодаря участию продолговатого мозга в регуляции тонических рефлексов он имеет большое значение в двигательных функциях организма, в осуществлении таких актов, как стояние и ходьба, для которых необходима интегративная деятельность центральной нервной системы. Бульбарное животное, у которого сохранен лишь спинной и продолговатый мозг, способно к более сложным рефлекторным актам, чем спинальное. Все основные жизненные функции у него гораздо более объединены и скоординированы. Однако у бульбарного животного отмечают резкое усиление тонуса мышц — децеребрационную ригидность, что мешает ему производить нормальные двигательные акты.

Варлиев мост выполняет в основном проводниковую функцию, связывая вышележащие и нижележащие отделы центральной нервной системы между собой и с мозжечком. В нем также расположен центр пневмотаксиса, участвующий в регуляции дыхания.

Средний мозг. У млекопитающих он состоит из двух частей: дорсальной и базальной. Дорсальная часть представляет собой четверохолмие, в котором расположены центры зри-



78 Центры, контролирующие мышечный тонус:

1 — мышечный рецептор; 2 — отолитовый орган; 3 — ядро Дейтерса; 4 — красное ядро (при отделении 4 от 3 возникает децеребрационная ригидность); 5 — моторная клетка спинного мозга; 6 — мышца; плюс — возбуждение; минус — торможение

тельных и слуховых ориентировочных рефлексов. При их участии осуществляется поворот глаз и головы в сторону зрительных и поворот ушей и головы в сторону звуковых раздражений. Причем пара передних бугров связана с ориентировочными зрительными рефлексам, а пара задних — с акустическими.

Базальная часть среднего мозга — это его ножки. Каждая ножка состоит из трех частей: покрышки, черной субстанции и основания. Покрышку можно рассматривать как продолжение дорсальной части моста, в ней находятся красное ядро и ядра блокового и глазодвигательного нервов. Эти нервы идут к мышечному

аппарату глазного яблока, обеспечивая координацию движения глаз. Блоковый нерв иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, а глазодвигательный — верхнюю, нижнюю внутреннюю прямую и нижнюю косую мышцы глаза, а также мышцу, поднимающую веко. Кроме того, в состав глазодвигательного нерва входят парасимпатические волокна, иннервирующие гладкую мускулатуру ресничной мышцы и сфинктер зрачка.

Черная субстанция образована интенсивно окрашенными нервными клетками, функция которых мало изучена. Но ее тесная связь с полосатыми телами свидетельствует об участии в регуляции движений. Основание ножки состоит из волокон нисходящих и восходящих трактов.

Исключительное значение в среднем мозге млекопитающих имеет красное ядро — крупное скопление серого вещества, связанное с выше- и нижележащими отделами центральной нервной системы.

Красное ядро оказывает постоянное регулирующее тормозящее влияние на центры продолговатого мозга, ответственные за развитие децеребрационной ригидности. Воздействуя на нормальное распределение тонуса антагонистических мышц, оно играет большую роль в координации двигательных актов.

У мезэнцефального животного, у которого сохранены спинной, задний и средний мозг, в отличие от бульбарного животного мышечный тонус нормален, ригидности в конечностях нет. Конечности легко поддаются сгибанию и выпрямлению. Такое животное способно восстанавливать и сохранять нормальную позу. Мезэнцефальные животные могут ходить.

Тонические рефлексy ствола мозга. Тонические рефлексy — важная функция ствола мозга, и в частности продолговатого и среднего мозга. Разнообразные тонические рефлексy делят на две большие группы: статические и статокинетические.

Статические рефлексy проявляются при спокойном стоянии, лежании или сидении в различных положениях. Выделяют две группы данных рефлексy: рефлексy положения, или позы, или позотонические, и выпрямительные, или установочные. В этом случае рефлекторные реакции происходят при нарушении положения тела, не производящего движений.

Рефлексy позы. При изменении положения головы, когда раздражаются рецепторы мышц и связок шеи и рецепторы вестибулярного аппарата, перераспределяется тонус мышц конечностей. Эти рефлексy обеспечивают сохранение равновесия тела. Они осуществляются при помощи центров спинного и продолговатого мозга. Вышележащие отделы центральной нервной системы в той или иной степени тормозят их.

Р. Магнус изучал рефлексy позы на животных, у которых были удалены все отделы головного мозга выше продолговатого. При запрокидывании головы животного назад его передние конечности вытягиваются, а задние подгибаются; при опускании головы, напротив, сгибаются передние конечности, а задние выпрямляются. Самый слабый разгибательный тонус конечностей отмечают, когда голова животного находится в нормальном положении — теменем кверху. При этом минимально раздражаются рецепторы вестибулярного аппарата, представляющие собой клетки цилиндрического эпителия, снабженные чувствительными волосками. К этим волоскам приклеены комочки мелких кристаллов извести — отолиты. Когда голова повернута теменем книзу, отолит повисает на волосках и сильно раздражает рецепторы. Возникшее возбуждение передается по волокнам вестибулярного нерва в продолговатый мозг, извещая о положении головы. Изменение положения головы всегда сопровождается не только раздражением нервно-эпителиальных клеток вестибулярного аппарата, но и рецеп-

торов мышц и связок шеи. Поэтому рефлексы позы всегда являются комплексом лабиринтных и шейных рефлексов.

Рефлексы позы можно наблюдать и на интактных животных, не подвергшихся никакой операции. Так, у животного, которое срывает листочки с дерева, вытягиваются передние конечности и подгибаются задние, голова приподнимается. Если же животное наклоняет голову, то сгибаются его передние конечности, а задние выпрямляются. При повороте головы конечности той стороны, куда повернута голова, выпрямляются, а конечности противоположной стороны сгибаются. Все эти рефлексы способствуют сохранению равновесия и направлены на то, чтобы животное могло удержаться, не упасть под действием силы тяжести.

Выпрямительные рефлексы. Они способствуют восстановлению нормальной позы тела, если она оказалась нарушенной. Эти рефлексы наиболее выражены у грызунов. Какое бы положение ни придавали телу морской свинки, она всегда повернет голову теменем кверху. Морские свинки, мыши не могут лежать, свернувшись клубочком, как кошка. Однако и у кошки проявляются выпрямительные рефлексы. Если ее перевернуть на спину, она делает ряд последовательных движений и встанет на ноги (табл. XII). Выпрямительные рефлексы не осуществляются у животных, у которых продолговатый мозг отделен от вышележащих отделов. Если такое животное положить на спину, оно так и будет лежать на спине и никогда не сможет встать на ноги. Но если у животного удалены отделы, лежащие выше среднего мозга, то выпрямительные рефлексы у него сохраняются. Следовательно, центры данных рефлексов расположены в среднем мозге.

Если мезэнцефальное животное положить на бок, оно поднимает голову и держит ее в естественном по-

ложении — теменем кверху. Этот рефлекс начинается с раздражения рецепторов вестибулярного аппарата. Для того чтобы вестибулярные реакции не осложнялись кожными, животное исследуют в воздухе, поддерживая за грудную клетку и таз, минимально касаясь его кожной поверхности. Если придать туловищу любое положение, голова сохраняет нормальную ориентировку — теменем кверху. При разрушении лабиринтов выпрямительный рефлекс на голову животного, подвешенного в воздухе, отсутствует, голова повисает, подчиняясь действию силы тяжести. Указанный рефлекс назван *рефлексом с вестибулярного аппарата на голову*.

Но если мезэнцефальное животное без обоих лабиринтов, которое не способно правильно ориентировать свою голову в воздухе, положить на какую-нибудь твердую поверхность — на пол, стол, то вследствие соприкосновения кожи туловища с твердой поверхностью возникает рефлекс, в результате которого голова выпрямляется. Этот рефлекс называют *рефлексом с рецепторов кожи туловища на голову*. В данном случае рефлекс вызывается несимметричным раздражением рецепторов кожи туловища. Это доказывается тем, что данный рефлекс легко устраняется, если на свободную верхнюю поверхность тела наложить пластинку, которая оказывает такое же давление, как и давление снизу, со стороны плоскости опоры. При симметричном раздражении кожных рецепторов туловища приподнятая голова падает и лежит на боку.

С помощью двух описанных рефлексов — рефлекса с вестибулярного аппарата на голову и рефлекса с рецепторов кожи туловища на голову — обеспечивается выпрямление головы. Но подъем головы — это только первая фаза выпрямительных рефлексов.

Вторая фаза заключается в рефлекторном выпрямлении туловища,

которое следует за головой. Этот рефлекс также начинается с раздражения двух рецепторных полей: проприорецепторов мышц и связок шеи и рецепторов кожи туловища.

Когда в результате первой фазы голова приходит в нормальное положение — теменем кверху, а туловище еще лежит на боку, осуществляется поворот шеи. При этом раздражаются проприорецепторы шейных мышц, что служит исходной точкой для третьего рефлекса, вследствие которого вслед за головой происходит выпрямление туловища. Данный рефлекс назван *шейным рефлексом выпрямления* или рефлексом с проприорецепторов шеи на выпрямление туловища. Имеется четвертый выпрямительный рефлекс с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища.

Указанные группы рефлексов выпрямления проявляются у мезэнцефальных животных, а также у нормальных кроликов, морских свинок, крыс и мышей.

У высших млекопитающих, например у кошки, собаки, обезьяны, с неповрежденной центральной нервной системой можно наблюдать еще одну группу выпрямительных рефлексов, которые начинаются с рецепторов зрительного аппарата. Эти рефлексы называют *оптическими выпрямительными рефлексам*. Для того чтобы изучать эти рефлекс, животных держат в воздухе, лишив их предварительно лабиринтов. Если, например, у собаки разрушить лабиринты и, удерживая ее за таз, придать голове вертикальное положение, то в первые дни после операции голова целиком подчиняется действию силы тяжести и свисает. Однако через несколько дней выпрямительный рефлекс на голову восстанавливается. Если же при этом исключить зрение (закрыть глаза), то голова вновь повисает теменем вниз. Оптические выпрямительные рефлекс требуют обязательного участия коры больших полушарий. Для осуществ-

ления остальных выпрямительных рефлексов достаточно наличия спинного, продолговатого и среднего мозга.

Статокинетические рефлекс. Они возникают у животного в движении: при угловом ускорении (например, при вращении) или линейном ускорении, как нарастающем, так и убывающем, а также при перемещении отдельных членов тела.

Статокинетические рефлекс, возникающие при вращении, перемещении тела в горизонтальной или вертикальной плоскости, начинаются с одного рецептивного поля — с рецепторов полукружных каналов внутреннего уха. Центром этих рефлексов служит красное ядро среднего мозга.

Пример статокинетических рефлексов — так называемый *рефлекс «лифта»*: при быстром подъеме конечности сгибаются, а при быстром опускании — разгибаются (см. табл. VII). При вращении возникает так называемый *нистагм головы и глаз*: вначале голова и глаза медленно поворачиваются в сторону, противоположную направлению вращения, а затем быстро возвращаются в исходное положение.

Высокоорганизованные животные, имеющие развитую кору больших полушарий, способны подавлять лабиринтные и проприоцептивные рефлекс. Они могут принимать различные позы: лежат на боку, на спине теменем вниз. Это обусловлено тем, что вышележащие отделы центральной нервной системы — мозжечок, ретикулярная формация, таламус, подкорковые ядра и кора больших полушарий — оказывают тормозящее влияние на тонические рефлекс ствола мозга. Чем большее развитие получает высший отдел — кора больших полушарий, тем свободнее и разнообразнее становятся движения. Вместо жесткофиксированных тонических рефлекс на первый план выступают изменчивые

сложные приобретенные двигательные реакции.

Мозжечок. В регуляции мышечного тонуса и координации движений большое значение имеет мозжечок.

Для выявления функций мозжечка исследователи прибегали к его удалению. Особенно много таких экспериментов было сделано на голубях. В первое время после операции голубь не способен ходить и летать; при малейшей попытке к движению у него появляются судороги. Через некоторое время состояние несколько улучшается и птица может передвигаться, даже немного летать. Но все движения неловки, и полного восстановления не происходит. Впервые мозжечок у млекопитающих удалил Л. Лучиани в 1890 г. (у собак и обезьян). С тех пор подобные исследования неоднократно повторялись. Всестороннее изучение функций мозжечка проводили Л. А. Орбели и его сотрудники.

При удалении мозжечка нарушается мышечный тонус. В первые часы после операции мышечный тонус резко ослаблен или даже совсем отсутствует (*атония*). Однако уже через несколько часов, а в некоторых случаях через 2—3 суток у животного наступает противоположное состояние — чрезвычайное повышение мышечного тонуса. В результате сильного сокращения шейных мышц запрокидывается голова, передние конечности находятся в состоянии экстензии (разогнуты). Такое гипертоническое состояние мышц длится не все время: мышечный тонус то повышается, то ослабляется. Обычно всякая попытка к движению сопровождается разгибательными тоническими судорогами. Через 10—12 сут после удаления мозжечка мышечный тонус начинает уменьшаться и становится почти нормальным.

Второй характерный симптом, обнаруживаемый после удаления мозжечка, — *атаксия*. Она выражается в том, что движения плохо координи-

рованы, нет соответствия между характером выполняемых движений и силой сокращения отдельных групп мышц. Конечности при ходьбе поднимаются очень высоко, с силой ударяются об пол, слишком широко расставляются, выбрасываются в стороны, а иногда очень близко ставятся одна к другой. Прежде чем попасть мордой в кормушку, собака несколько раз наклоняет и запрокидывает голову, как маятник. Любое движение животного после удаления мозжечка становится грубым, неуклюжим, неточным.

Третий характерный симптом — это *астазия*. Животное не может стоять неподвижно, а все время качается то справа налево, то спереди назад. Голова тоже не держится в постоянном положении: качается справа налево, часто опускается и поднимается.

У животных без мозжечка наблюдают также *астению* — при работе мускулатура очень быстро утомляется. В результате животное не может долго стоять и ходить, то и дело ложится. По-видимому, это обусловлено тем, что из-за атаксии и астазии ему приходится совершать много лишних движений при выполнении самых простых актов (еда, ходьба и т. д.).

Между мозжечком и корой больших полушарий существует тесная взаимосвязь, они оказывают определенное влияние друг на друга. Чем больше развита кора, тем больше развит мозжечок: у приматов он сформирован лучше, чем у низших млекопитающих. Его анатомические связи с корой сильнее выражены у высших животных. Чем значительнее роль коры в моторике животного, тем большее значение приобретает мозжечок и тем значительнее последствия нарушений его функции. Следовательно, мозжечок помогает коре при выполнении сложнокоординированных уточненных двигательных актов. Он подавляет поток возбуждений, идущих по экстрапирамидной

системе, и тем самым освобождает дорогу для быстрых и точных импульсов пирамидных путей.

Кроме регуляции двигательных функций организма, мозжечок влияет и на вегетативные функции. Раздражение мозжечка часто сопровождается симпатическими эффектами: расширением зрачков, повышением артериального давления, учащением пульса, восстановлением работоспособности утомленных мышц. После удаления мозжечка моторная функция кишечника ослабляется, секреция желудочного и кишечного сока тормозится, волосы на спине все время взъерошены, что соответствует возбуждению симпатической нервной системы. Даже в покое и натошак расход энергии у безмозжечкового животного гораздо больше, чем у нормального. Ассимиляция сахара мышцами уменьшена. Вследствие нарушения питания мышц в них развиваются процессы атрофии. Астению, возникающую после экстирпации мозжечка, можно объяснить не только чрезмерной двигательной активностью, совершением массы лишних движений, но и нарушением углеводного обмена в мышцах. Вся совокупность этих данных дает основание утверждать, что в мозжечке лежат центры симпатической и парасимпатической иннервации.

Промежуточный мозг. Состоит из таламуса, эпиталамуса и гипоталамуса.

Таламус. Зрительные бугры — самая большая часть промежуточного мозга, включающая большое количество ядер (около 40). С правой и левой стороны ядра таламуса образуют стенки третьего желудочка мозга. Таламус связан со всеми отделами головного и спинного мозга разнообразными нервными путями.

Зрительные бугры служат своеобразными воротами, через которые обязательно должны пройти афферентные сигналы, направляющиеся в кору больших полушарий. К ядрам таламуса стекается информация от

различных рецепторов: тактильных, проприоцептивных, температурных, болевых, вкусовых. В коленчатые тела, которые функционально входят в состав зрительных бугров, приходят импульсы от рецепторов органов зрения и слуха. Таким образом, все чувствительные импульсы, за исключением обонятельных, проходят в кору больших полушарий через область зрительных бугров. Разрушение или поражение таламуса приводит к резким нарушениям рецепции. Эти поражения сопровождаются иногда приступами очень сильных болей, иногда, наоборот, полной потерей чувствительности. Таламические боли могут быть глубокими или поверхностными, но всегда носят нечеткий, расплывчатый характер (диффузные боли). Болевые ощущения очень стойкие и почти не поддаются лечению. До недавнего времени таламус считали высшим центром болевой чувствительности. Однако большинство исследователей склоняются к мысли, что высший центр болевых ощущений расположен в коре больших полушарий, таламический же болевой центр, хоть и крайне важный, но промежуточный. Однако таламус — это не просто передаточная станция для афферентных сигналов. В нем осуществляются первоначальный анализ и синтез различных сенсорных импульсов. Дифференцировки на уровне таламуса примитивны, грубы. Так, воспринимается температурная разница только в 10—15 °С и больше. Тонкий анализ начинается лишь в коре больших полушарий. В таламусе чувствительные импульсы приобретают эмоциональную окраску (приятные и неприятные ощущения).

Зрительные бугры участвуют в регуляции мышечного тонуса. При перерезке мозга по передней границе таламуса происходит повышение мышечного тонуса. Этот тонус в отличие от контрактного тонуса продолговатого мозга получил название пластического, так как мышцы стано-

вятся чрезвычайно пластичными и животное остается в приданной ему позе. При перерезке афферентных проприоцептивных волокон в соответствующих им мышцах пластический тонус пропадает. Следовательно, пластический тонус — это генерализованный проприоцептивный рефлекс, центр которого лежит в таламической области. Этот вид тонуса как бы наслаивается на контрактильный тонус продолговатого мозга (децеребрационная ригидность). Пластический тонус имеет большое значение, так как он освобождает организм от необходимости непрерывно удерживать все мышцы в очень напряженном состоянии и сохранять всегда одну определенную позу. Благодаря пластическому тонусу животное может принимать различные позы.

После удаления больших полушарий, но при сохранении зрительных бугров животное может совершать координированные акты. Птицы даже способны к поискам корма. У собак возникают координированные реакции на болевые раздражения. Они могут ходить и бегать. Но таламические животные выполняют только определенную серию стереотипных рефлексов. Никаких новых движений у такого животного выработать не удастся.

Эпифиз. Здесь находится обонятельный центр и железа внутренней секреции — эпифиз.

Гипоталамус. Подбугорье — одно из древнейших образований в головном мозге. У всех хордовых он сформирован и морфологически, и функционально. Гипоталамус имеется у рыб, рептилий. Он отчетливо представлен у птиц и особенно хорошо развит у млекопитающих.

Гипоталамус, расположенный под зрительными буграми, занимает в мозге очень небольшое пространство, но, несмотря на это, он состоит из большого количества ядер (паравентрикулярное, супраоптическое, серый бугор, сосцевидное тело и

т. д.). У млекопитающих наиболее развит серый бугор. В области подбугорья насчитывают 32 пары ядер.

Гипоталамус связан со всеми отделами центральной нервной системы: эфферентные пути от него идут к зрительным буграм и гипофизу, спускаются к среднему, продолговатому и спинному мозгу, оканчиваясь на клетках, аксоны которых образуют преганглионарные волокна вегетативной нервной системы. Афферентные импульсы поступают в ядра гипоталамической области главным образом из зрительных бугров, через которые в подбугорье проходят также волокна от обонятельной, премоторной и двигательной зон коры мозга. Не исключена и прямая связь ядер гипоталамуса с корой, в частности с филогенетически наиболее старым отделом — обонятельными долями. Подбугорье служит промежуточным звеном между зрительными буграми и корой мозга, с одной стороны, и вегетативной системой — с другой. Поэтому гипоталамус принимает самое активное участие в регуляции вегетативных функций. Этот небольшой участок у основания мозга является средоточием регуляции вегетативных функций организма, отсюда непрерывно поступают импульсы к периферическим отделам вегетативной нервной системы. Именно в гипоталамусе осуществляется координация деятельности вегетативной нервной системы, согласование функций эндокринных желез и объединение нейро-гуморальных механизмов.

Гипоталамус участвует в терморегуляции. После разрушения серого бугра животное становится пойкилотермным, у него нарушаются процессы теплопродукции и теплоотдачи, и температура тела не держится на постоянном уровне. При введении иглы кролику через кости черепа в область серого бугра температура тела повышается и через несколько часов достигает максимума (тепловой укол). Аналогичные результаты получают при раздражении

этого участка мозга электрическим током. При раздражении ядер переднего гипоталамуса температура тела повышается, а заднего гипоталамуса — понижается.

В области вентромедиальных ядер гипоталамуса расположен центр насыщения. Если его разрушить, животное начинает усиленно потреблять пищу, что сопровождается ожирением. В области боковых ядер лежит центр голода. Его двустороннее разрушение приводит к полному отказу животного от пищи. При голодании в крови уменьшается количество глюкозы, аминокислот, жирных кислот и других веществ. Это приводит к активации соответствующих нейронов и формированию поведенческих реакций, направленных на утоление чувства голода (см. гл. «Пищеварение»).

Дорсолатерально от супраоптического ядра находится центр жажды. В результате его раздражения усиливается потребление воды (*полидипсия*). Наоборот, при разрушении этих нейронов регистрируют полный отказ от воды (*адипсия*).

В преоптической области гипоталамуса расположены нейроны, участвующие в регуляции осмотического давления внутренней среды организма, так называемые *осморецепторы*. Они действуют по принципу осмометра. В теле такого нейрона имеется вакуоль, заполненная внутриклеточной жидкостью, осмотическое давление которой служит эталоном: с ним сравнивают осмотическое давление внеклеточной среды, омывающей нейрон.

Если осмотическое давление тканевой жидкости и крови увеличивается, вода в силу законов осмоса выходит из вакуоли осморецептора, что приводит к уменьшению размеров вакуоли и тела осморецепторной клетки. Частота нервных импульсов, генерируемых осморецептором, увеличивается, что вызывает усиленную секрецию антидиуретического гормона (АДГ), выделяемого задней долей

гипофиза. АДГ стимулирует усиленную реабсорбцию воды из мочи в канальцах и собирательных трубках почек в кровь, а это снижает осмотическое давление крови.

При повышении содержания воды в тканевой жидкости и крови вода переходит в вакуоль осморецепторной клетки, увеличивая размеры вакуоли и клетки. При этом уменьшается частота импульсов, поступающих от осморецепторов, снижается секреция АДГ, почки выделяют большое количество разбавленной мочи и организм освобождается от излишней воды.

В подбугорье сосредоточены центры, участвующие в регуляции различных видов обмена веществ: белкового, жирового, углеводного, водно-солевого.

Гипоталамус находится в теснейшей морфологической и функциональной связи с гипофизом, который как бы «подвешен» к подбугорью на тонкой ножке. Между гипоталамусом и гипофизом имеются обширные нервные и сосудистые связи, поэтому их объединяют в единую гипоталамо-гипофизарную систему.

Гипоталамус имеет огромное значение для эмоциональных и поведенческих реакций. Доказано участие гипоталамуса в половых и агрессивно-оборонительных рефlekсах. Так, раздражение точки в вентромедиальном ядре подбугорья вызывает у кошки резко выраженную ярость.

Несмотря на то что роль ядер гипоталамуса в организме чрезвычайно велика, они отнюдь не являются самостоятельными в своих действиях. Гипоталамус находится под неослабным и постоянным контролем вышележащих центров головного мозга, с которыми он анатомически и функционально связан как прямыми нервными связями, так и при помощи ретикулярной формации.

Базальные, или подкорковые, ядра. Подкорковые ядра — это скопления клеток, расположенных в белом веществе между корой больших

полушарий и зрительными буграми. К ним относятся хвостатое ядро и скорлупа, объединяемые в одно анатомическое образование — полосатое тело. Вместе с бледным шаром (паллидум) они образуют стриопаллидарную систему подкорковых ядер. Эта система, совершенствуясь в процессе эволюции, достигает высокого развития у рептилий и птиц, являясь у них основным образованием переднего мозга. У млекопитающих в переднем мозге наиболее развита кора больших полушарий, однако стриопаллидарная система сохраняет свое важное значение.

Базальные ганглии участвуют в координации двигательной активности. При раздражении полосатого тела электрическим током наблюдают сложные координированные движения головы, глазных яблок, век на стороне, противоположной раздражению. Разрушение полосатого тела у животных вызывает неудержимый бег. При электрическом раздражении хвостатого ядра через вживленные электроды отмечают движения мускулатуры, характерные для сильных эмоций: оскаливание зубов, медленное открывание и закрывание пасти, выпускание когтей, вздыбливание шерсти на спине, выгибание спины.

Базальные ганглии участвуют в проявлении инстинктов. Последние служат врожденными формами поведения, обеспечивающими такие жизненно необходимые функции организма, как питание (пищевой инстинкт), устранение от повреждающих агентов (оборонительный инстинкт), продолжение рода (половой и родительский инстинкты) и т. д.

Физиологическую основу инстинктов составляют сложнейшие безусловные цепные рефлексы, центры которых лежат в базальных ганглиях (полосатое тело) и ядрах промежуточного мозга. В нормальных условиях инстинкты представляют собой взаимодействие корковых и подкорковых центров: на сложные безусловно-

рефлекторные реакции наслаивается целый комплекс индивидуально приобретенных корковых реакций — условных рефлексов.

Ретикулярная формация. В центральной нервной системе наряду с серым и белым веществом расположено так называемое сетчатое вещество. Оно представляет собой диффузные скопления клеток разнообразной формы, окруженные многочисленными волокнами, которые идут в самых различных направлениях и образуют подобие сети. Сетчатое вещество имеется во многих отделах центральной нервной системы. В спинном мозге оно находится в боковых стволах между передними и задними рогами. Особенно хорошо сетчатое вещество представлено в шейной части. В стволе мозга скопления данного вещества еще более значительны. Они занимают его медиальную часть, сердцевину, и доходят до зрительных бугров. Отдельные участки этого вещества присутствуют в зрительных буграх и гипоталамусе.

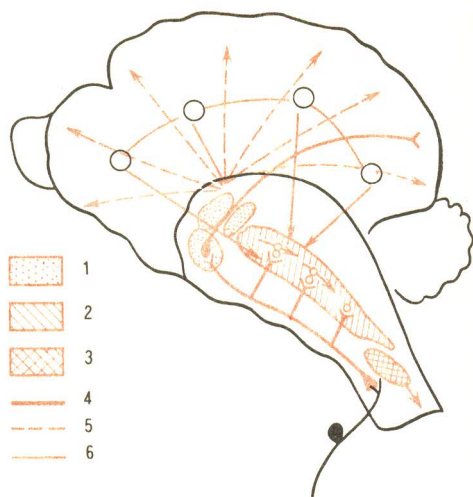
Сетчатая, или ретикулярная, формация была впервые описана Дейтерсом в конце прошлого века, который и дал ей такое название. В XX в. гистологи подробно изучили ее структуру. Клетки и ядра ретикулярной формации необычайно разнообразны по форме. Например, только на уровне нижней части продолговатого мозга насчитывается около 90 различных ядер. Такого разнообразия ядер нет ни в каком другом отделе центральной нервной системы, что свидетельствует о многообразии функций ретикулярной формации. Данное образование играет исключительно важную роль для организма.

Каждый нейрон этой системы может отвечать на раздражение самых различных рецепторов — зрительных, слуховых, тактильных, температурных и других, то есть реакции нейронов этой системы неспецифичны. Однако один нейрон может быть более чувствителен к зритель-

ным раздражениям, другой — к болевым, третий — к звуковым и т. д.

Ретикулярная формация состоит из двух частей: нисходящей и восходящей. По *нисходящим* путям ретикулярной формации, которые идут из среднего и продолговатого мозга к мотонейронам спинного мозга, передаются импульсы либо облегчающие, активирующие, либо тормозящие функцию скелетных мышц (рис. 79). Нисходящая система влияет не только на скелетную мускулатуру, но и на внутренние органы. Эти влияния передаются через нейроны вегетативной нервной системы. Сетчатая формация оказывает регулирующее влияние на деятельность сердца, сосудов, органов пищеварения, дыхания, выделения и т. д. Большое значение имеет воздействие ретикулярной формации на секрецию эндокринных желез, в первую очередь гипофиза. Так, раздражение сетчатых образований среднего и промежуточного мозга усиливает выделение гормонов передней доли гипофиза, в том числе и гонадотропных. Напротив, при разрушении этих образований у крыльчих и кошек месяцами не наступает течки. Таким образом, все вегетативные процессы находятся под контролем ретикулярной формации.

По *восходящим* путям ретикулярной формации в кору больших полушарий передаются активирующие импульсы. Следовательно, наряду с давно известной классической афферентной системой, несущей импульсы в кору мозга, существует вторая афферентная система — восходящий отдел ретикулярной формации. Классическую систему называют специфической, ретикулярную — неспецифической. Специфическая система оказывает строго локальные влияния, так как ее окончания в коре приходятся на определенные проекционные зоны. Неспецифическая система действует на кору преимущественно диффузно: ее окончания широко разбросаны по всей коре. Однако при раздражении ретикулярных ядер та-



79 Схема взаимоотношений коры больших полушарий и ретикулярной формации ствола мозга:

1 — таламические ядра; 2 — облегчающие зоны и 3 — тормозная зона ретикулярной формации; 4 — афферентные пути; 5 — восходящие ретикулярные влияния; 6 — влияние коры на ретикулярную формацию (по Л. Г. Воронину)

ламуса активирующее влияние проявляется на ограниченных участках коры, и поэтому восходящая активирующая система разделена на стволовую, оказывающую генерализованное диффузное действие, и таламическую, действующую локально. Афферентные возбуждения по специфическим путям проводятся в кору больших полушарий быстро, через малое количество синапсов. Возбуждение по неспецифическим восходящим нейронам ретикулярной формации, получающим коллатерали от специфических проводящих путей, идет в кору через большое количество синапсов, значительно медленнее.

Полная перерезка ретикулярной формации у животных вызывает кому и затем смерть. При частичной перерезке развивается сонливость. Из этого состояния животное могут вывести лишь сильные раздражения экстеро- или интерорецепторов.

Если у нормального здорового животного во время сна электрическим током раздражать ретикуляр-

ную формацию, оно просыпается. У кошки наступает не только пробуждение, но и вспышка ярости. Раздражение только специфических путей не приводит к пробуждению.

Ретикулярная формация необычайно чувствительна к гуморальным влияниям. В ее переднем отделе найдены такие участки, клетки которых являются нейросекреторными и выделяют адреналин и норадреналин. После того как раздражение рецепторов вызовет возбуждение ретикулярной формации, это возбуждение поддерживается выделяющимся адреналином и норадреналином.

Сетчатые образования обладают исключительно высокой чувствительностью не только к гормонам, но и к фармакологическим веществам, таким как аминазин, резерпин, наркотики, снотворные. Указанные вещества блокируют ретикулярную систему, и в результате этого ослабляются или выключаются импульсы, бегущие по данной системе в кору мозга и активирующие ее. Специфические структуры менее восприимчивы к действию фармакологических веществ.

С сетчатой системой связано проявление различных эмоций (ярость, страх, удовольствие и т. д.). Так, разрушение очень небольшого участка этой системы в гипоталамусе превращало послушное, прирученное животное в дикое. Поведение такого животного становилось настолько агрессивным, что представляло опасность для экспериментаторов. Раздражением соответствующих участков ретикулярной формации в гипоталамической области можно вызвать эмоции страха, наказания или, напротив, удовольствия. Так, крысе вживляли электроды в вентромедиальное ядро подбугорья. Раздражение этого пункта было очень приятно крысе. Она сама могла вызывать раздражение, нажимая на рычаг прибора. И животное раздражало собственный мозг по несколько тысяч раз в час в течение 1—2-х суток, пока не

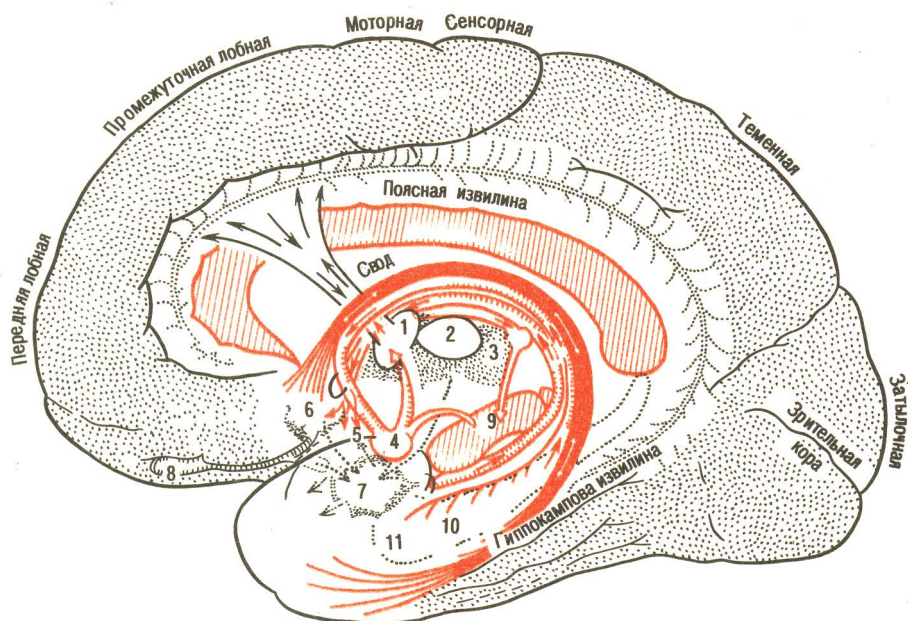
наступало физическое изнеможение.

Влияя на кору больших полушарий, ретикулярная формация сама испытывает постоянное воздействие коры. Так, в коре обнаружены пункты, раздражение которых вызывает торможение определенных участков сетчатой системы. Благодаря этому в кору не приходят ненужные импульсы, они блокируются на уровне ретикулярной формации, что способствует исключительно экономному расходованию нервной энергии.

Лимбическая система. Свое название лимбическая система берет от латинского слова «лимбус» (край, кайма). Она как бы окружает, опоясывает ствол мозга. Прежнее ее название «обонятельный мозг» не отражает сущности этого образования. В состав лимбической системы входят нервные структуры, расположенные на внутренней, медиальной стороне больших полушарий: поясная извилина, извилина гиппокампа, гиппокамп, крючковидная извилина, миндалевидный комплекс, зубчатая фасция, сосцевидное (мамиллярное) тело, свод, передние ядра зрительных бугров (рис. 80). Лимбическую систему часто называют кругом Папеца (Пейпеза) по фамилии ученого, который ее изучал.

Лимбическая система принимает участие в регуляции вегетативных процессов. К ней идут афферентные импульсы из всех внутренних органов. На основании этой информации через гипоталамус и периферические отделы вегетативной нервной системы она регулирует и координирует деятельность внутренних (висцеральных) органов, процессы обмена веществ, эндокринные функции, способствует поддержанию гомеостаза. Поэтому ее нередко называют висцеральным мозгом.

Активация структур лимбической системы электрическим раздражением через микроэлектроды или введение через микроканюли разнообразных химических веществ ведет к изменению деятельности сердца, кро-



80 Схема основных связей подкорки с лимбической системой (внутренняя поверхность полушария мозга):

1, 2, 3 — ядра таламуса; 4 — мамиллярное тело; 5 — гипоталамус; 6 — околообонятельная область; 7 — миндалевидное ядро; 8 — обонятельная луковица; 9 — мозговой ствол; 10 — гиппокамп; 11 — крючковидная извилина

вяного давления, дыхания, секреции и моторики желудочно-кишечного тракта, сокращений матки и т. д.

В лимбической системе, гипоталамусе и ретикулярной формации расположены центры, управляющие эмоциями. Ярким доказательством участия гипоталамо-лимбической системы в формировании эмоций служат опыты с раздражением и разрушением указанных структур. Так, при электрическом раздражении миндалевидного комплекса у кошки проявляется агрессивность (фыркание, выгибание спины, расширение зрачков и т. д.). Удаление некоторых образований лимбической системы превращает ручных животных в диких зверей. Раздражение точечной области впереди гипоталамуса подавляет реакцию ярости. Разрушение этой зоны вызывает сильнейший приступ

ярости. Вирус бешенства локализуется именно в тех участках лимбической системы, разрушение которых сопровождается агрессивностью.

В лимбической системе были обнаружены центры не только отрицательных эмоций (ярость, гнев, страх, тоска и т. д.), но и положительных (успокоение, удовольствие, радость и т. д.). Причем эти противоположные центры лежат очень близко друг от друга. Перемещение раздражающего электрода только на 0,5 мм приводит к резкому изменению эффекта раздражения: очень сильная радость может смениться крайней степенью страха и т. д.

С лимбической системой связано пищевое и половое возбуждение животных. Так, повреждение миндалевидных ядер ведет к усилению аппетита и ожирению. У самок крыс после разрушения поясной извилины наступает гиперсексуальность и не проявляется материнский инстинкт. В лимбической системе обнаружены участки, разрушение которых сопровождается изменением поведения животного в стаде, в сообществе.

Поражение гиппокампа и других

структур лимбической системы вызывает нарушение памяти, а именно теряется способность запечатлевать следы текущего жизненного опыта, то есть страдает так называемая кратковременная память.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Все центробежные волокна подразделяются на две большие группы. К первой группе относят двигательные волокна скелетных мышц. Их называют *соматическими* или *анимальными*, так как с ними связаны характерные для животных функции движения. Вторую группу составляет остальная масса нервных волокон, получивших название *вегетативных*. Под их влиянием находятся процессы пищеварения, кровообращения, выделения, размножения, обмена веществ, то есть процессы, которые в равной мере свойственны как животным, так и растительным организмам. Иногда вегетативную систему называют автономной, подчеркивая независимость вегетативных функций от центральных влияний. Но это фактически неверно, так как существует самая тесная взаимосвязь между соматической и вегетативной системой.

Вегетативная нервная система, которую делят на два отдела — симпатический и парасимпатический, обладает рядом структурных и функциональных особенностей.

1. Вегетативные волокна выходят из центральной нервной системы не на всем протяжении, а только в некоторых ее участках. Так, парасимпатические волокна начинаются в среднем мозге (глазодвигательный нерв), продолговатом (лицевой, языко-глоточный, блуждающий), а также отходят от 2—4-х крестцовых сегментов спинного мозга; волокна симпатического отдела спинного мозга (от 1-го грудного по 3—4-й поясничный сегмент).

В противоположность этому соматические нервные волокна равно-

мерно распределены на всем протяжении стволовой и спинномозговой частей центральной нервной системы, начиная с области четверохолмия и кончая крестцовым отделом спинного мозга. Они выходят из всех сегментов без пропуска и сегментарно распределяются на периферии.

2. Вегетативные волокна очень тонки (5—7 мкм в диаметре) и большей частью лишены миелиновой оболочки. Соматические же нервы состоят из толстых волокон (12—14 мкм в диаметре) с очень сильно развитой мякотной оболочкой.

3. Вегетативные волокна менее возбудимы, и возбуждение по ним распространяется с меньшей скоростью (1—30 м/с), чем по соматическим (60—120 м/с).

4. Волокна центробежного нейрона вегетативной нервной системы после выхода из центральной нервной системы не доходят до иннервируемого органа, как у соматической системы, а заканчиваются в вегетативных ганглиях. От ганглиев начинается второй нейрон, волокна которого уже доходят до органа. Волокна, идущие от центральной нервной системы до узла, называют преганглионарными, а волокна, идущие от ганглия к органу, — постганглионарными. Следовательно, центробежный путь вегетативной системы состоит из двух нейронов и прерывается в ганглии.

5. Потенциалы действия в вегетативных нервных волокнах более продолжительны, чем потенциалы действия в соматических нервных волокнах. В преганглионарных волокнах они сопровождаются длительным следовым положительным потенциалом, а в постганглионарных — следовым отрицательным потенциалом, переходящим в продолжительный (до 300 мс и более) следовой положительный потенциал.

Симпатическая и парасимпатическая нервная система. Отделы вегетативной нервной системы — симпатический и парасимпатический —

отличаются друг от друга по ряду признаков.

1. Их центры лежат в разных участках центральной нервной системы.

2. Ганглии симпатической нервной системы (пограничный симпатический ствол, солнечное сплетение, брыжеечные узлы) находятся вдали от иннервируемых органов, и постганглионарные волокна идут на значительном протяжении; ганглии парасимпатической системы расположены или в толще иннервируемого органа, или вблизи от него, поэтому постганглионарные волокна небольшой длины.

3. Симпатическая система универсальна, она иннервирует все органы и ткани без исключения; парасимпатическая система не универсальна, некоторые органы не имеют ее (сосуды кожи, потовые железы, мышцы волосяных мешочков, надпочечники, мочеточники, селезенка, скелетные мышцы).

4. Для симпатической системы характерно явление мультипликации: количество постганглионарных волокон значительно больше, чем преганглионарных. Каждое преганглионарное волокно контактирует в ганглии с большим количеством нейронов (до 30) и охватывает, в свою очередь, большие участки иннервируемой ткани; вследствие такого ветвления возбуждение по симпатическим волокнам распространяется диффузно, занимая большие области. В парасимпатической системе нет такого обильного ветвления и поэтому характер возбуждения более локальный.

5. В окончаниях подавляющего большинства постганглионарных симпатических волокон выделяется норадреналин; медиатор парасимпатической нервной системы — ацетилхолин, он также выделяется в окончаниях всех преганглионарных симпатических волокон и в симпатических нервах потовых желез и сосудов скелетных мышц.

6. Периферические окончания парасимпатической нервной системы парализуются атропином, тогда как симпатическая система блокируется другим веществом — эрготоксином.

Основные эффекты раздражения симпатических и парасимпатических нервов. Эффекты симпатической и парасимпатической иннервации противоположны. В этом смысле говорят об их антагонизме. Однако противоположное влияние двух отделов вегетативной системы обеспечивает сложную координированную работу органов, тонкую регуляцию их деятельности. Для нормальной функции органа необходимо взаимодействие симпатической и парасимпатической систем. Так, после перерезки блуждающих нервов наступает почти полное прекращение деятельности пищеварительного тракта: отсутствует моторика, не выделяются пищеварительные соки. Наоборот, при перерезке симпатических нервов перистальтика такая бурная, что постоянные поносы истощают животное.

Гладкая мускулатура и мускулатура сердца способны к автоматической деятельности под влиянием тех раздражителей, которые возникают в окружающей среде или в самой мышечной ткани. Парасимпатическая и симпатическая системы только регулируют эту автоматическую деятельность либо в сторону повышения, либо в сторону понижения функций.

При раздражении симпатической нервной системы наблюдаются следующие основные эффекты: расширяются зрачки, выпячиваются глазные яблоки, взъерошиваются волосы, наступает обильное потоотделение, сокращается просвет подавляющего большинства сосудов, учащается и усиливается сердцебиение, повышаются возбудимость и проводимость сердечной мышцы, резко возрастает кровяное давление, тормозятся моторика и секреция желудочно-кишечного тракта, образуется небольшое

количество богатой ферментами слюны, ограничивается выделение мочи, увеличивается секреция адреналина надпочечниками, гипофиз выделяет тиреотропный и адренокортикотропный гормоны, и вследствие этого усиливается секреция тироксина щитовидной железой и гормонов корой надпочечников.

Раздражение парасимпатической системы приводит к противоположным эффектам: зрачки сужаются, сокращения сердца ослабляются и замедляются, понижается возбудимость и проводимость сердечной мышцы, кровяное давление уменьшается, диурез увеличивается, усиливаются моторика и секреция желудочно-кишечного тракта и т. д.

Однако в некоторых случаях влияния симпатического и парасимпатического отделов оказываются разного характера, но не антагонистическими. Например, раздражение парасимпатического нерва — барабанной струны — вызывает обильное отделение жидкой слюны, а при раздражении симпатического нерва образуется небольшое количество густой слюны, причем иного химического состава, со значительным содержанием органических веществ. Здесь нет антагонизма, а есть согласованная реакция, необходимая для пищеварения.

Центры, регулирующие деятельность вегетативной нервной системы, находятся в различных отделах центральной нервной системы: в гипоталамусе, таламусе, ретикулярной формации, лимбической системе, мозжечке и коре больших полушарий.

Учение о трофической функции нервной системы. Понятие о трофическом воздействии нервной системы, влиянии ее на уровень и направление обменных процессов в органах и тканях сформировалось на основе клинических наблюдений. Практические врачи постоянно встречались с фактами нарушения питания тканей при тех или иных поражениях нервной системы, как центральной,

так и периферической. Расстройства питания, или трофические расстройства, проявлялись либо в виде атрофии отдельных мышц при периферических параличах, либо в неправильном росте ногтей, нарушении роста волос, возникновении язв на слизистых, кожи и т. д.

Постепенно понятие о трофическом действии нервной системы выросло в учение о трофической нервной системе как особом типе нервных волокон, регулирующих обмен в органах и тканях.

До середины прошлого века врачи-экспериментаторы — физиологи и патологи — считали, что существуют специальные трофические волокна.

В 1824 г. Ф. Мажанди установил, что перерезка тройничного нерва у кроликов вызывает кератит, изъязвление роговицы и иногда полный распад глазного яблока. Но все попытки найти специальные нервные пути, управляющие обменом веществ в органах и тканях, заканчивались неудачей. Особых трофических волокон обнаружить не удалось.

В 50-х годах прошлого века Клод Бернар открыл сосудодвигательные нервы. В тот же период были найдены патогенные микроорганизмы. И указанные расстройства, которые раньше связывали с трофическими нервными волокнами, стали объяснять изменением кровотока и бактериальной инфекцией. Вопрос о трофической нервной системе выпал из поля зрения исследователей на целые десятилетия.

Возрождение идеи трофической иннервации принадлежит И. П. Павлову. Анализируя влияние центробежных нервов на сердце, он пришел к выводу, что учащение и усиление его деятельности под влиянием симпатического нерва и ослабление и урежение под влиянием блуждающего нужно рассматривать как результат изменения основных функциональных свойств сердечной мышцы (возбудимости, проводимости и сократимости). Изменение функцио-

нальных свойств, в свою очередь, обусловлено изменением уровня обменных процессов в сердечной мышце под влиянием этих нервов.

Впоследствии И. П. Павлов изучал пищеварительные процессы, применяя метод наложения фистул на различные отделы пищеварительного тракта. Он вел наблюдения над огромным количеством оперированных животных в течение длительного времени изо дня в день. Бывали случаи, когда смещение или сильное натяжение в результате операции двенадцатиперстной кишки, желудка и других внутренних органов приводило к развитию язв на слизистой ротовой полости, коже конечностей, к возникновению атрофических изменений в мышцах и т. д.

На основании этих исследований И. П. Павлов пришел к выводу, что каждый орган находится под тройным контролем: нервно-функциональным, сосудистым и трофическим. Наряду с центробежными нервами, вызывающими функцию того или иного органа, наряду с сосудодвигательными нервами, регулирующими грубую доставку питательных веществ, существуют и трофические волокна, которые тончайшим образом регулируют процесс питания в тканях, определяя точный уровень утилизации материала каждым органом.

Эта идея И. П. Павлова получила дальнейшее развитие в исследованиях его учеников. Л. А. Орбели с большим количеством сотрудников представил доказательства трофического влияния симпатической нервной системы. Ему принадлежит открытие симпатических нервов скелетных мышц. До 20-х годов нашего столетия считали, что вегетативные нервы иннервируют железы и всю мускулатуру, за исключением скелетной. Л. А. Орбели представил данные о двойной иннервации скелетных мышц: к ним подходят не только моторные нервы, но и симпатические. Последние сами по себе никогда не заставляют сокращаться скелетные

мышцы, но резко меняют их функциональное состояние. Раздражение симпатических нервов приводит к увеличению силы сокращений скелетных мышц, повышению их работоспособности даже на фоне явно выраженного утомления. В основе функциональных изменений скелетных мышц под влиянием симпатических нервов лежат трофические процессы.

При раздражении симпатического нерва, подходящего к мышце, меняются ее упруговязкие свойства, растет потребление кислорода, увеличивается содержание аденозинтрифосфата, креатинфосфата и гликогена. Симпатические нервы могут изменять функциональные свойства центральной нервной системы. Например, при раздражении симпатических нервов повышается рефлекторная возбудимость спинного мозга. После удаления симпатического пограничного ствола не наступает сеченовское торможение. Экстирпация верхних шейных симпатических узлов у собак приводит к уменьшению величины условных рефлексов, некоторой хаотичности их протекания, преобладанию процесса торможения в коре полушарий. Под влиянием симпатических нервов изменяется активность различных ферментов, участвующих в обменных процессах мозга.

На основании всех этих фактов Л. А. Орбели создал учение об адаптационно-трофическом влиянии симпатической нервной системы. Оно распространяется на все органы и ткани и все отделы центральной нервной системы, включая и кору больших полушарий. Под адаптационным влиянием понимают изменение возбудимости того или иного органа в сторону ее повышения или понижения. В основе адаптационного влияния лежит трофическое воздействие, то есть влияние симпатической системы на обмен веществ. Благодаря адаптационно-трофическому влиянию создается благоприятный фон

для осуществления специфической функциональной иннервации.

Однако нельзя проводить резкой границы между трофической и функциональной иннервацией, поскольку известно, что трофическая функция в какой-то мере присуща и моторным нервам. Перерезка или поражение двигательного нерва сопровождается глубокими изменениями обмена веществ в мышце, нарушением ее структуры, уменьшением массы. И чувствительные волокна обладают трофической функцией. Многочисленные опыты А. Д. Сперанского (1935) показали, что перерезка или поражение заднекорешковых волокон приводит к образованию язв на коже и к трофическим расстройствам в области головы и конечностей. Сле-

довательно, трофическое влияние свойственно всем видам нервных волокон и нервных образований в организме.

Контрольные вопросы

1. Учение о рефлексе. Рефлекторная дуга, ее компоненты, обратная афферентная связь.
2. Нервные центры и их свойства.
3. Торможение в центральной нервной системе, его современная классификация.
4. Функции спинного мозга.
5. Функции заднего мозга.
6. Функции среднего мозга.
7. Тонические рефлексы ствола мозга.
8. Функции промежуточного мозга.
9. Трофическая функция нервной системы.
10. Ретикулярная формация и ее функции.
11. Лимбическая система и ее функции.
12. Вегетативная нервная система, функции симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.