

БИОЛОГИЯ

*св  
б/м*

# ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



*снб*

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО РОСТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

*Ростовский ордена Трудового Красного Знамени  
государственный университет*

# ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Ответственный редактор  
доктор биологических наук, профессор  
*Г. А. Кураев*

*Рекомендовано Комитетом по высшей школе Миннауки России  
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по направлению «Биология», специальности «Физиология»*

*Ростов-на-Дону*

*Издательство Ростовского университета  
1995*

в процесс практически весь спинной мозг, как например, «рефлекс шагания». В ряду позвоночных вместе с прогрессирующим усложнением структуры и функции спинного мозга нарастает его зависимость от головного. Это хорошо видно на примере динамики спинального шока. Известно, что явления спинального шока обусловлены в первую очередь прекращением нисходящих корригирующих влияний со стороны головного мозга. Чем сильнее эти влияния, тем более глубоки и длительны последствия их прекращения. Спинальная лягушка в двигательном поведении мало чем отличается от интактной. Спинальный шок у нее длится минуты. Для кошки это время исчисляется часами, у приматов — неделями и месяцами. Клиническая практика свидетельствует, что травматический перерыв спинного мозга у человека приводит к развитию тяжелых, практически необратимых проявлений спинального шока.

Процесс энцефализации, т. е. совершенствование структуры и функции головного мозга, у млекопитающих дополняется кортиколизацией — формированием и совершенствованием коры больших полушарий. Если на уровне стволовых отделов и базальных ганглиев переднего мозга мы встречаемся со специализированными ганглиями, обособленными морфологически и функционально ядрами, то кора дает примеры совершенно новых принципов и структурной, и функциональной организации. Построенная по эранному принципу кора больших полушарий содержит не только специфические проекционные (соматочувствительные, зрительные, слуховые и т. д.), но и значительные по площади ассоциативные зоны. Последние служат для корреляции различных сенсорных влияний, их интеграции с прошлым опытом для того, чтобы по моторным путям передать сформированные паттерны возбуждения и торможения для поведенческих актов.

В отличие от ганглионарных структур, кора мозга обладает рядом свойств, характерных только для нее. Важнейшее из них — чрезвычайно высокая пластичность и надежность, как структурная, так и функциональная. Изучение этих свойств центральной нервной системы в эволюции позвоночных позволило А. Б. Когану в 60-х годах обосновать вероятностно-статистический принцип организации высших функций мозга. Этот принцип в наиболее яркой форме выступает в коре мозга, являясь одним из приобретений прогрессивной эволюции.

### 3.2. Свойства нервных центров

Нервные центры обладают рядом специфических особенностей, обусловленных конструкцией нейронных связей, структурой и свойствами синапсов, характером и результатом «синаптической игры» нервных волоконных входов на мембране нейрона-интегратора.

Основные свойства нервных центров — одностороннее и замедленное проведение, суммация и трансформация ритма возбуждения, последствие (облегчение), утомление и тонус нервных центров, чув-

обеспечивающей приспособляемость нервной системы и ее компенсаторные возможности в случае каких-либо возникающих нарушений функций (И. П. Павлов, П. К. Анохин, А. А. Асратян, А. Б. Коган).

### 3.3. Кодирование информации в нервной системе

Вся информация или значительная ее часть, передаваемая в нервной системе от одного отдела к другому, заключена в пространственном и временном распределении импульсных потоков.

Передача информации от одного нейрона к другому — от «корреспондента» к «адресату» — производится с помощью различных нейронных кодов. Перкел и Баллок предлагают рассматривать три основные группы возможных кандидатов в коды: 1 — неимпульсные факторы, 2 — импульсные сигналы в одиночных нейронах, 3 — ансамблевая активность (кодирование по ансамблю). В каждой из этих групп выделены свои кандидаты в коды.

Для неимпульсных кодов — это внутриклеточные факторы (амплитудные характеристики рецепторных и синаптических потенциалов, амплитудные и пространственные характеристики изменений синаптической проводимости, пространственное и временное распределение характеристик мембранного потенциала, градуальные потенциалы в аксонных терминалях) и внеклеточные факторы (освобождение медиаторов и ионов калия, нейросекреция, электротонические взаимодействия). Для импульсных кодов главными кандидатами являются коды пространственные («меченые линии», т. е. представление информации номером канала) и временные — различные виды частотных или интервальных кодов (взвешенное среднее значение частоты, мгновенное значение частоты, частота разряда, форма интервальных гистограмм и т. д.). Выделяют также микроструктурное, или паттерновое, кодирование (временным узором импульсов), латентный код (моментом появления разряда или фазовых изменений разряда), числовой код (количеством импульсов в пачке), код длинной пачки (длительностью импульсации), наличие отдельного импульса (или его отсутствие), изменение скорости распространения возбуждения в аксоне, пространственную последовательность явлений в аксоне (рис. 3.2).

Для кодирования по ансамблю характерно представление информации пространственным множеством элементов (за счет топографического распределения активированных волокон), различными пространственными отношениями между отдельными каналами (распределение в них латентных периодов (ЛП) реакций и фазовых отношений, вероятность разряда в ответ на стимуляцию) и сложной формой многоклеточной активности (форма ВП и медленные изменения ЭЭГ).

Весьма интересным и нетривиальным является нейрологографический подход к вопросам кодирования сенсорной информации в нервной системе (Вестлейк, Прибрам). При этом роль опорной волны может

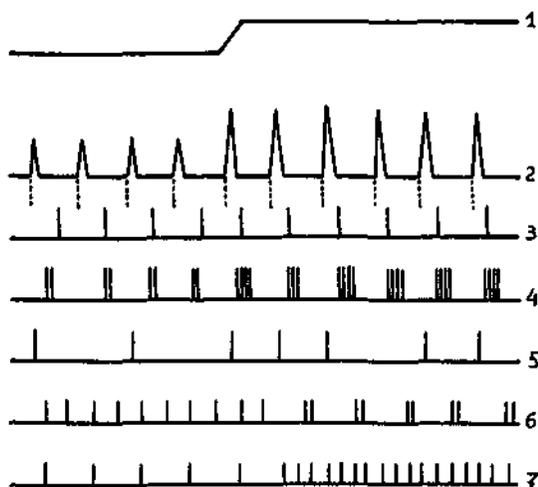


Рис. 3.2. Основные кандидаты в импульсные коды: 1 — input; natural stimulus; output: sensory nerve impulses; 2 — electric organ discharge; 3 — latency code; 4 — burst duration code; 5 — probability code; 6 — microstructure code; 7 — frequency (Баллок, 1977)

играть импульсация от низкопороговых коротколатентных нейронов с константной реакцией («нейроны-таймеры», по И. А. Шевелеву, или синхронизаторы, или реперные нейроны), роль сигнальной волны — импульсация от нейронов, более высокопороговых и длиннолатентных, реакция которых зависит от силы и характера стимуляции («нейроны-сканеры», по И. А. Шевелеву), волновой фронт может создаваться когерентными импульсными потоками, а разность фаз возникать за счет разностей ЛП реакций.

В большинстве случаев в центральной нервной системе используется пространственно-временное кодирование, когда информация о признаках сигнала передается канално и уточняется различными модификациями временных кодов.

## Глава 4 СПИННОЙ МОЗГ

### 4.1. Морфофункциональная организация

Спинной мозг, являясь самым каудальным отделом центральной нервной системы, осуществляет две основные функции — рефлекторную и проводниковую. Импульсы, приходящие от экстерорецепторов кожи, проприо- и висцерорецепторов, обеспечивают разнообразие двигательных

вазоконстрикция. Симпатонгибирующее действие проявляется двояко — либо путем дисфацилитации, т. е. подавления источников активации вазомоторных преганглионаров, либо путем непосредственного их торможения, что приводит к вазодилатации.

Подытоживая все сказанное, следует, очевидно, согласиться, со все чаще звучащими предложениями отказаться от понятия «бульбарный вазомоторный центр» в классическом понимании. Скорее всего, роль бульбарного отдела в системе вазомоторной регуляции сводится к реализации гипоталамических влияний (где находятся высшие центры регуляции артериального давления) и сопряжению сосудодвигательных и дыхательных системных реакций.

## 5.2. Мост и средний мозг

### *5.2.1. Морфофункциональная организация и рефлекторная деятельность варолиева моста*

Варолиев мост входит в систему заднего мозга, который вместе со средним мозгом образует ствол мозга. Ствол мозга включает большое число ядер и путей — восходящих и нисходящих. Важную функциональную роль играет локализованная в этих структурах ретикулярная формация.

Все восходящие, равно как и нисходящие, пути центральной нервной системы, связывающие отделы спинного и головного мозга, проходят через варолиев мост, в котором сосредоточен ряд ядер черепно-мозговых нервов, а также ретикулярных ядер, играющих роль в регуляциях вегетативных функций.

Так, в каудальной части моста снаружи от латеральной петли локализованы тела нейронов лицевого нерва (VII пара); в задней половине моста на дне IV желудочка, у средней линии расположено ядро отводящего (VI пара) нерва; на среднем уровне моста непосредственно впереди ядра лицевого нерва локализованы тела нейронов моторного ядра тройничного (V пара) нерва, на уровне же моста лежит среднее сенсорное ядро тройничного нерва (каудальное ядро локализовано в бульбарном отделе, а ростральное — в мезенцефальном).

Основные ретикулярные ядра моста — это каудальное ретикулярное ядро, являющееся ростральным продолжением гигантоклеточного ядра продолговатого мозга, оральное ретикулярное ядро моста, являющееся продолжением каудального ядра и переходящее в ретикулярную формацию среднего мозга, и ретикулярное ядро покрывки моста, расположенное вентральнее каудального ретикулярного ядра моста. Волокна от нейронов ретикулярного ядра покрывки моста проецируются в мозжечок (Бродал), а от других ретикулярных нейронов моста — в спинной мозг (ретикулоспинальный путь) к нейронам VIII пластинки, по Рекседу; волокна от нейронов каудального ядра моста достигают шейных, грудных

## АРХИПАЛЕОКОРТЕКС

## 7.1. Морфофункциональная организация старой и древней коры мозга

Кора больших полушарий представлена древней корой (палеокортекс), старой корой (архикортекс), межзубчатой корой (мезокортекс) и новой корой (неокортекс).

Древняя (палеокортекс) и старая кора (архикортекс) включают ряд структур больших полушарий, филогенетически возникших раньше неокортекса. В состав палеокортекса входят препириформная, периамигдаллярная и диагональные области, обонятельный бугорок и прозрачная перегородка, а в состав архикортекса — аммонов рог, зубчатая фасция, субикулюм. Эти образования объединены под названием висцерального, или обонятельного, мозга (Пейпез), хотя функции архипалеокортекса значительно шире. Этот отдел мозга нельзя рассматривать только как часть обонятельного анализатора, ибо здесь фактически отражены все афферентные системы. И, кроме того, архипалеокортекс, представляя собой одну из важных интегративных систем мозга, корригирует функции диэнцефальных и неокортикальных образований и является неспецифическим активатором всех видов корковой деятельности (Херрик). Эта система не только ведаёт функциями обоняния, но и принимает участие в проявлении реакции настораживания и внимания и в регуляции вегетативных функций (Пейпез), обеспечивая осуществление биологически важных врожденных рефлексов, таких как поисковый, пищевой, половой, оборонительный, и формируя эмоциональное поведение.

Отделы «обонятельного мозга» Пейпеза Маклин включил в структуры лимбической системы, объединившей все образования архипалеокортекса, миндалевидные ядра, лимбическую кору, гипоталамус, некоторые ядра таламуса и среднемозговые ретикулярные ядра Гуддена и Бехтерева. Эта система, по Маклину, обеспечивает гомеостаз, самосохранение и сохранение вида, она играет важную роль в формировании различных аффективно-эмоциональных и вегетативных реакций, оказывает значительное влияние на условно-рефлекторную деятельность и участвует в мотивации поведения.

Структуры архипалеокортекса имеют множественные связи как между собой, так и с другими образованиями лимбической системы, локализованными в стволовой части мозга. Так, ядра перегородки имеют двусторонние связи с гиппокампом, миндалями и гипоталамусом. Гиппокамп связан двусторонне не только с ядрами перегородки, но и с некоторыми ядрами таламуса, гипоталамуса и центральным серым веществом среднего мозга, а также с энторинальной корой и субикулюмом. Практически все отделы архипалеокортекса

## ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ МОТОРНЫХ ФУНКЦИЙ

### 9.1. Общие принципы организации двигательных функций

Структуры, отвечающие за удержание позы и регуляцию движений (двигательные или моторные центры), локализируются в самых различных отделах центральной нервной системы — от коры больших полушарий до спинного мозга. В их расположении прослеживается четкая иерархия, отражающая постепенное усовершенствование двигательных функций в процессе эволюции, сопровождавшейся не только и не столько перестройкой существовавших двигательных систем, сколько надстраиванием новых контролирующих структур, отвечающих за определенные программы движения. На рис. 9.1 приводится общий план организации двигательной системы.

Для адекватного выбора характера локомоций и для нормального протекания локомоторного акта весьма важным является точное управление двигательной системой. При этом для регулирования сложного, хорошо отлаженного движения тела необходима предварительно выработанная программа управления, а для обеспечения вариативности биомеханических параметров движения программа не должна быть абсолютно жесткой и должна иметь возможность коррекции двигательного акта. По Бернштейну, координация движений есть преодоление избыточности степеней свободы движущегося органа, т. е. превращение его в управляемую систему. Таким образом, координация — это организация управляемости двигательного аппарата. Бернштейн предложил схему замкнутого контура взаимодействий, обеспечивающую управление движениями (рис. 9.2).

Обязательными элементами этой саморегулирующейся системы являются следующие звенья: 1— эффектор (мотор), работа которого подлежит регулированию по данному параметру; 2— задающий прибор, вносящий тем или иным путем в систему требуемое значение регулируемого параметра; 3— рецептор, воспринимающий фактические текущие значения параметра и сигнализирующий о них каким-либо способом в прибор сличения; 4— прибор сличения, воспринимающий расхождение ( $Sw$ ) фактического ( $Iw$  от *Istwert*) и требуемого ( $Sw$  от *Sollwert*) значений с его величиной и знаком; 5— перешифровывающее устройство, трансформирующее данные прибора сличения в коррекционные импульсы, подаваемые по обратной связи на регулятор; 6— регулятор, управляющий по данному параметру функционированием эффектора. Центральным пунктом этой кольцевой системы управления является ее задающий элемент (2), в зависимости от свойств которого получается система либо стабилизирующая (когда  $Sw$  имеет постоянное значение), либо «следящая» (когда  $Sw$  имеет переменные характеристи-

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ( <i>Кураев Г. А.</i> ) . . . . .	3
<b>Глава 1. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ</b>	
<b>ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ (<i>Думбай В. Н.</i>) . . . . .</b>	
1.1. Аналитические методы . . . . .	5
1.2. Нейрокибернетические методы . . . . .	7
1.3. Нейропсихологические методы . . . . .	8
<b>Глава 2. ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ НЕЙРОНА, ГЛИИ,</b>	
<b>СИНАПСА (<i>Фельдман Г. Л.</i>) . . . . .</b>	
2.1. Физиология нейрона . . . . .	9
2.2. Электрические процессы в нейронах . . . . .	14
2.3. Синапс . . . . .	17
2.4. Нейроглия . . . . .	19
<b>Глава 3. ОБЩИЕ СВОЙСТВА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ</b>	
<b>21</b>	
3.1. Эволюция нервной системы ( <i>Думбай В. Н.</i> ) . . . . .	21
3.2. Свойства нервных центров ( <i>Алейникова Т. В.</i> ) . . . . .	26
3.3. Кодирование информации в нервной системе ( <i>Алейникова Т. В.</i> ) . . . . .	32
<b>Глава 4. СПИННОЙ МОЗГ (<i>Алейникова Т. В.</i>) . . . . .</b>	
<b>33</b>	
4.1. Морфофункциональная организация . . . . .	33
4.2. Рефлекторная деятельность спинного мозга . . . . .	37
4.3. Электрическая активность . . . . .	38
4.4. Возбудительно-тормозные отношения в спинном мозге . . . . .	39
4.5. Спинальные рефлексы . . . . .	41
<b>Глава 5. СТВОЛ МОЗГА . . . . .</b>	
<b>42</b>	
5.1. Продолговатый мозг ( <i>Думбай В. Н.</i> ) . . . . .	43
5.1.1. Вегетативные рефлексы . . . . .	43
5.1.2. Соматические рефлексы . . . . .	44
5.1.3. Ретикулярная формация . . . . .	46
5.2. Мост и средний мозг ( <i>Алейникова Т. В.</i> ) . . . . .	52
5.2.1. Морфофункциональная организация и рефлекторная деятельность варолиева моста . . . . .	52
5.2.2. Морфофункциональная организация	

	и рефлекторная деятельность среднего мозга . . . . .	53
<b>5.3. Промежуточный мозг (Фельдман Г. Л.) . . . . .</b>		<b>56</b>
5.3.1. Таламус . . . . .		56
5.3.2. Гипоталамус . . . . .		66
<b>5.4. Физиология мозжечка (Думбай В. Н.) . . . . .</b>		<b>71</b>
5.4.1. Анатомо-физиологические особенности внутримозжечковых связей . . . . .		71
5.4.2. Аfferентные связи мозжечка . . . . .		76
5.4.3. Эfferентные связи мозжечка . . . . .		77
5.4.4. Эффекты повреждения мозжечка . . . . .		78
<b>Глава 6. СТРИОПАЛЛИДАРНАЯ СИСТЕМА (Кураев Г. А.) . . . . .</b>		<b>79</b>
6.1. Анатомия стриопаллидарной системы . . . . .		80
6.2. Функции ядер стриопаллидарной системы . . . . .		81
6.3. Хвостатое ядро . . . . .		82
6.4. Скорлупа . . . . .		87
6.5. Функции палеостриатума . . . . .		90
6.6. Ограда . . . . .		92
<b>Глава 7. АРХИПАЛЕОКОРТЕКС (Алейникова Т. В.) . . . . .</b>		<b>94</b>
7.1. Морфофункциональная организация старой и древней коры мозга . . . . .		94
7.2. Электрическая активность архипалеокортекса . . . . .		95
7.3. Архипалеокортекс и вегетативные функции . . . . .		98
7.4. Архипалеокортексе, эндокринная система и мотивационно-эмоциональное поведение . . . . .		99
7.5. Архипалеокортексе и высшая нервная деятельность . . . . .		100
<b>Глава 8. НОВАЯ КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА (Фельдман Г. Л.) . . . . .</b>		<b>101</b>
8.1. Структура и эволюция новой коры . . . . .		101
8.2. Организация нейронных систем . . . . .		106
8.3. Электрическая активность коры . . . . .		109
8.4. Локализация функций в коре . . . . .		113
<b>Глава 9. ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ МОТОРНЫХ ФУНКЦИЙ (Алейникова Т. В.) . . . . .</b>		<b>119</b>
9.1. Общие принципы организации двигательных функций . . . . .		119
9.2. Спинальные регуляции моторных функций . . . . .		121

9.3. Стволовой уровень регуляции моторных функций . . . . .	124
9.4. Мозжечок и регуляция двигательных функций . . . . .	126
9.5. Базальные ганглии и регуляция моторных функций . . . . .	127
9.6. Кортикальный уровень регуляции моторных функций . . . . .	128
<b>Глава 10. ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ СЕНСОРНЫХ ФУНКЦИЙ (Думбай В. Н.) . . . . .</b>	<b>129</b>
10.1. Некоторые общие закономерности функционирования сенсорных систем . . . . .	132
10.2. Трансформация информационных потоков в звеньях сенсорных систем . . . . .	134
10.3. Межсенсорное взаимодействие . . . . .	135
<b>Глава 11. ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ (Кураев Г. А.) . . . . .</b>	<b>139</b>
11.1. Особенности организации влияния вегетативной нервной системы на организм . . . . .	140
11.2 Особенности симпатической и парасимпатической нервных систем . . . . .	141
11.3. Центральная регуляция вегетативных функций . . . . .	142
11.4. Гипоталамус . . . . .	143
11.5. Средний мозг . . . . .	144
11.6. Лимбический мозг . . . . .	145
11.7. Таламус . . . . .	145
11.8. Мозжечок . . . . .	146
11.9. Подкорковые узлы . . . . .	146
11.10. Кора мозга . . . . .	146
<b>Глава 12. САМОРЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА (Фельдман Г. Л.) . . . . .</b>	<b>147</b>
12.1. Неспецифические системы головного мозга . . . . .	148
12.2. Нейрофизиологические механизмы сна . . . . .	153
<b>Глава 13. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА (Кураев Г. А.) . . . . .</b>	<b>157</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>167</b>