

ПРИДНЕСТРОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. Т.Г. ШЕВЧЕНКО

Естественно-географический факультет

Кафедра «Физиологии человека и животных»

А.Я. БАЧУ

КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ФИЗИОЛОГИИ ДЛЯ СТУДЕНТОВ ФКиС

(анализаторы, высшая нервная деятельность,
адаптация)

УДК 612.014 + 816
ББК 28.903

Курс лекций по физиологии для студентов ФКиС (анализаторы, высшая нервная деятельность, адаптация)/ Бачу А.Я. –Тирасполь: ПГУ им. Т.Г. Шевченко, 2012. – 80 с.

Учебно-методическое пособие для студентов факультета «Физической культуры и спорта», изучающих предмет «Физиология». Пособие включает курс лекций, читаемых на кафедре «Физиологии человека и животных». Пособие может быть рекомендовано и студентам-биологам, студентам-медикам.

Р е ц е н з е н т ы

доктор биологических наук, профессор кафедры «Физиологии человека и животных» Приднестровского государственного университета им Т.Г. Шевченко В.А. Шептицкий

кандидат биологических наук, доцент, декан естественно-географического факультета Приднестровского государственного университета им Т.Г. Шевченко С.И. Филипенко

ТИРАСПОЛЬ – 2012

Утверждено к печати
Научно-методическим Советом ПГУ им. Т.Г. Шевченко
Протокол № 2 от 16 мая 2012 г.

ЧАСТЬ 2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ЛЕКЦИЯ 11. Роль моторной зоны коры в регуляции произвольной (волунтарной) двигательной активности (пирамидная система)

Функциональная взаимосвязь структур головного мозга в процессе регуляции двигательной активности осуществляется, благодаря многочисленным нервным связям. Эти нервные связи идут в составе проводящих путей центральной нервной системы. Сигналы-команды, формирующиеся в центральной нервной системе для обеспечения движений тела, достигают мышц по нисходящим трактам. Эти нисходящие тракты проходят по направлению вниз через **верхние мотонейроны** (двигательные нейроны) и **нижние мотонейроны** (Рис.21).

Верхние мотонейроны являются своего рода нейронами 1-го (первого) порядка. Проекции верхних мотонейронов не покидают пределы центральной нервной системы.

Пирамидный тракт является наиболее важным из всех нервных трактов верхних мотонейронов.

Экстрапирамидный тракт также включает в себя верхние мотонейроны. Поскольку верхние мотонейроны остаются внутри, так называемой, нервной оси, то для выхода на периферию они синаптически переключаются на нейроны другого типа: нижние мотонейроны.

Верхние мотонейроны являются своего рода нейронами 1-го (первого) порядка. Проекции верхних мотонейронов не покидают пределы центральной нервной системы.

Нижние мотонейроны, в свою очередь, передают сигналы-команды на мускулатуру остальной части тела. Нижние мотонейроны – это нейроны 2-го (второго) порядка. Эти нейроны 2-го порядка своими аксонами формируют черепные и спинные нервы.

Тела (сомы) этих нейронов находятся в составе нервной оси, а их аксоны способны выходить за пределы центральной нервной системы и образовывать синаптические контакты с клетками скелетной мускулатуры (Рис.21).

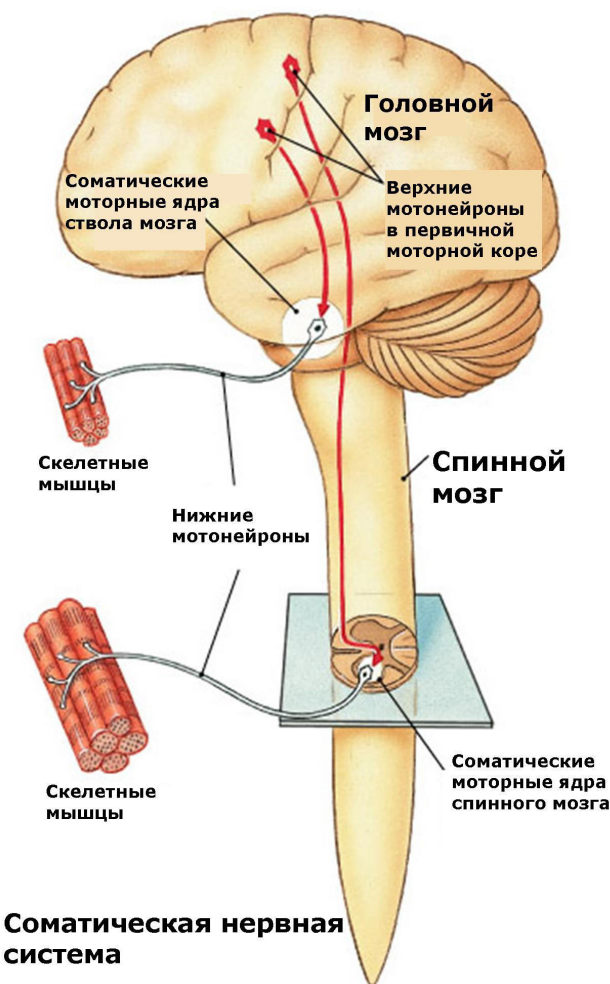


Рисунок 21. Схема центрального регулирования соматических функций

Все нижние мотонейроны участвуют в формировании спинных или черепных нервов. Все спинные нервы включают аксоны нижних мотонейронов, хоть и являются смешанными нервами. Однако не все черепные нервы включают в себя аксоны нижних мотонейронов. Некоторые из черепных нервов содержат в себе только сенсорные (чувствительные) волокна.

Например, I-й черепной нерв – это обонятельный нерв, II-й – зрительный нерв, а VIII-й – слуховой нерв. Эти нервы не включают в себя двигательного (моторного) компонента.

Пирамидный тракт передаёт сигналы-команды от пирамидных нейронов моторной коры на нижние мотонейроны ствола головного мозга и спинного мозга. Пирамидный тракт обеспечивает регулирование напрямую корой больших полушарий произвольных («волунтарных») движений (Рис. 22).

Около 80% пирамидных клеток, аксоны которых формируют пирамидный тракт, расположены в области прецентральной извилины лобной доли коры больших полушарий. Эти клетки образуют, так называемую, **моторную полосу** ("motor strip"). Тела этих пирамидных нейронов отличаются большим размером. Эти крупные пирамидные нейроны получили название: **клетки Беца**.

Около 20% нейронов, чьи волокна образуют пирамидный тракт, расположены в области постцентральной извилины теменной (париетальной) доли коры больших полушарий (в полях Бродмана 1-м, 2-м и 3-м).

Независимо от места своего происхождения волокна пирамидального тракта передают нисходящие сигналы из коры во внутреннюю капсулу. Пирамидный тракт является прямым и моносинаптическим. Это означает, что аксоны нейронов, образующие пирамидный тракт, не переключаются синаптически на другие клетки, пока не достигнут своего конечного пункта назначения: мотонейронов ствола головного мозга или спинного мозга.

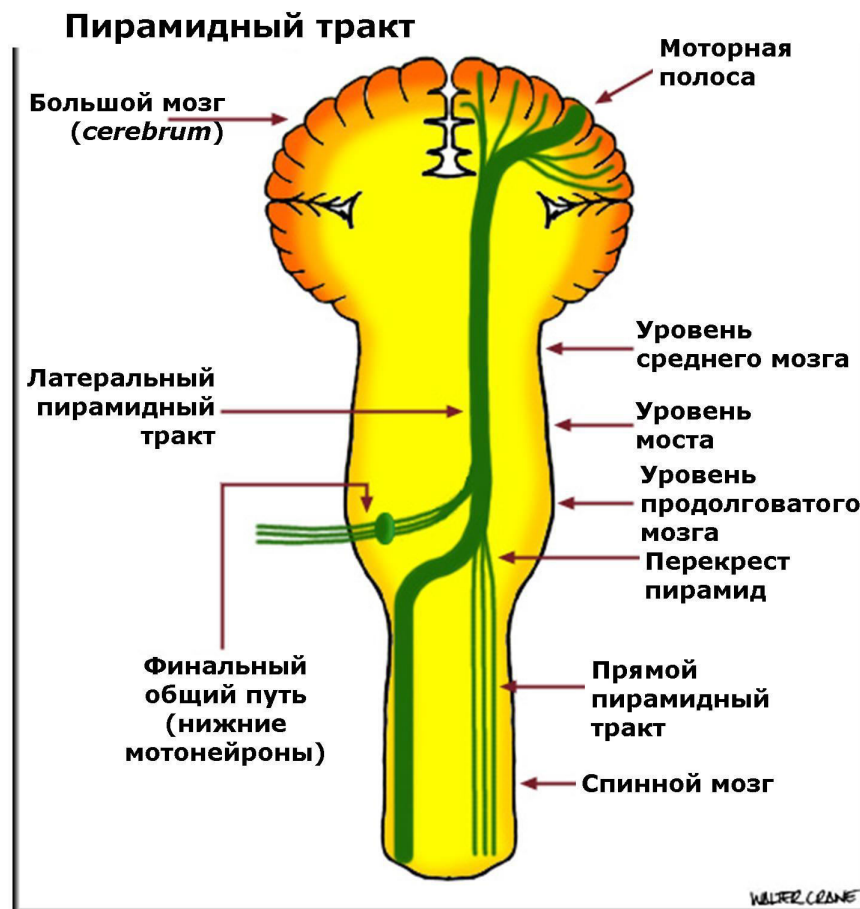


Рисунок 22. Схема передачи моторных сигналов-команд в составе пирамидного тракта



Рисунок 23. Более детальное представление нисходящего моторного тракта, передающего сигналы от моторной коры на интер- и мотонейроны спинного мозга

Такие прямые нервные связи между корой и нижними мотонейронами позволяют очень быстро передавать сигналы-команды от центральной нервной системы к периферии. Волокна пирамидного тракта, которые переключаются синаптически на нижние мотонейроны, регулирующие через спинные нервы произвольные движения, образуют **кортикоспинальный тракт**. Аксоны этого тракта являются одними из самых длинных в центральной нервной системе, поскольку передают сигналы прямо от коры к нижней части спинного мозга. Выходя из коры больших полушарий пирамидный тракт образует часть задней ножки внутренней капсулы. На уровне пирамид в нижней части продолговатого мозга от 85 до 90 % процентов кортикоспинальных волокон перекрещиваются или переходят на противоположную сторону мозга. Остальные 10-15 % нисходят далее ипсилатерально (по той же стороне). Волокна, которые перекрещиваются, формируют **латеральный кортикоспинальный тракт** или **латеральный пирамидный тракт**. Те волокна, которые доставляют сигналы без перекреста и напрямую (ипсилатерально) передают их через синапсы на мотонейроны, образуют **прямой пирамидный тракт**. Также этот нисходящий тракт к мотонейронам называют **вентральным пирамидным тракт** или **передний кортикоспинальный тракт** (Рис.23).

В составе спинных нервов идут проекции от контралатерального кортикоспинального тракта. Существует явное свидетельство тому: одностороннее поражение пирамидного тракта выше точки перекреста на уровне пирамид вызывает паралич мышц, иннервируемых спинными нервами на противоположной стороне тела.

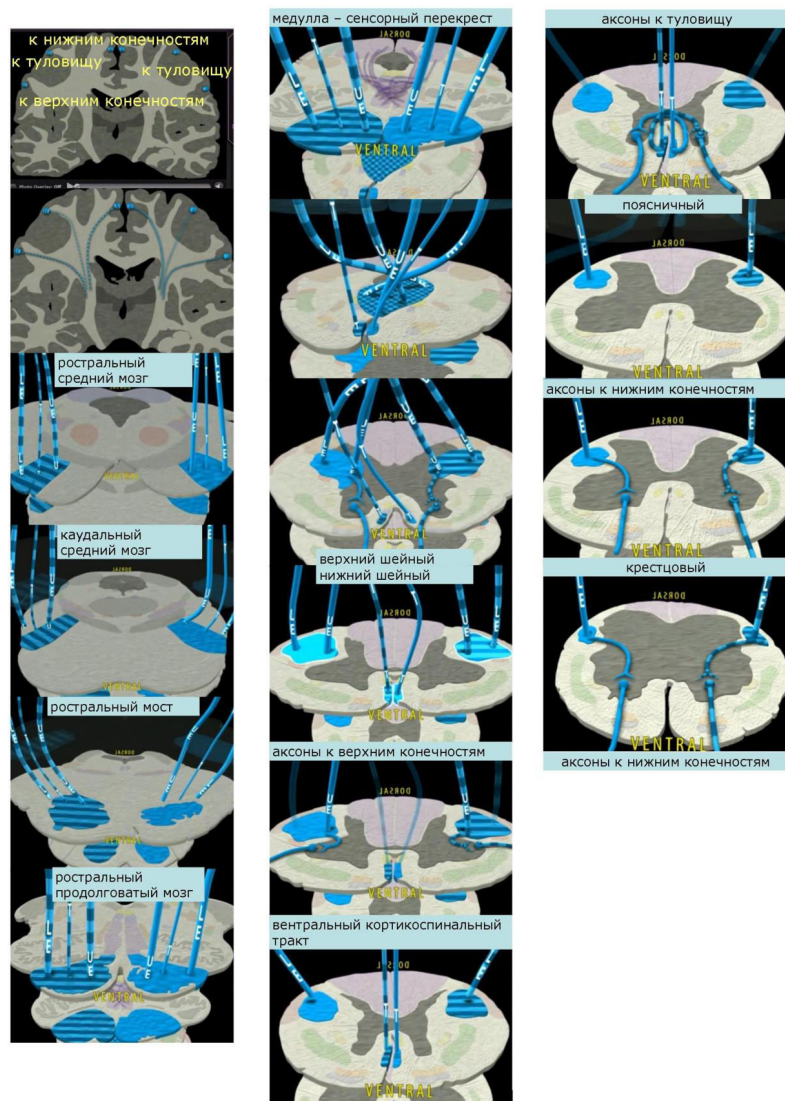


Рисунок 24. Детальное представление передачи моторных сигналов-команд в составе кортикоспинального тракта.

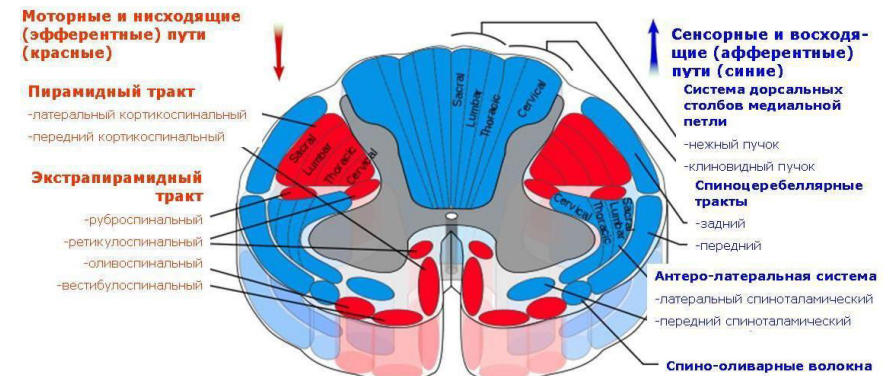


Рисунок 25. Схема локализации нисходящих моторных и восходящих сенсорных проводящих путей в составе спинного мозга.

Например, поражение пирамидного тракта слева может вызвать паралич правой стороны тела.

Волокна пирамидного тракта, переключающиеся синаптически на мотонейроны, аксоны которых идут в составе черепных нервов на уровне ствола головного мозга, образуют **кортикобульбарный тракт**. Очевидно, что эта часть пирамидного тракта обеспечивает регуляцию моторики, связанной с речью и глотанием. Кортикобульбарные аксоны, выходя из коры, проходят через внутреннюю капсулу. Почти все черепные нервы получают двустороннюю иннервацию от волокон пирамидного тракта. Это означает, что и левые, и правые части пар черепных нервов получают сигналы по моторным полосам как из левого, так и из правого полушария головного мозга. Такой протекторный механизм обеспечивает функционирование черепных нервов в случае одностороннего поражения пирамидного тракта. При поражении пирамидного тракта нервная импульсация, обеспечивающая моторику, не столь сильна, как в физиологических условиях, но паралич не происходит.

Однако XII-й черепной нерв, который регулирует моторику языка, и часть VII-го нерва, иннервирующая мышцы нижней части лица, получают импульсацию от пирамидного тракта только контралатерально.

Соматотопическая организация первичной моторной коры (M1)

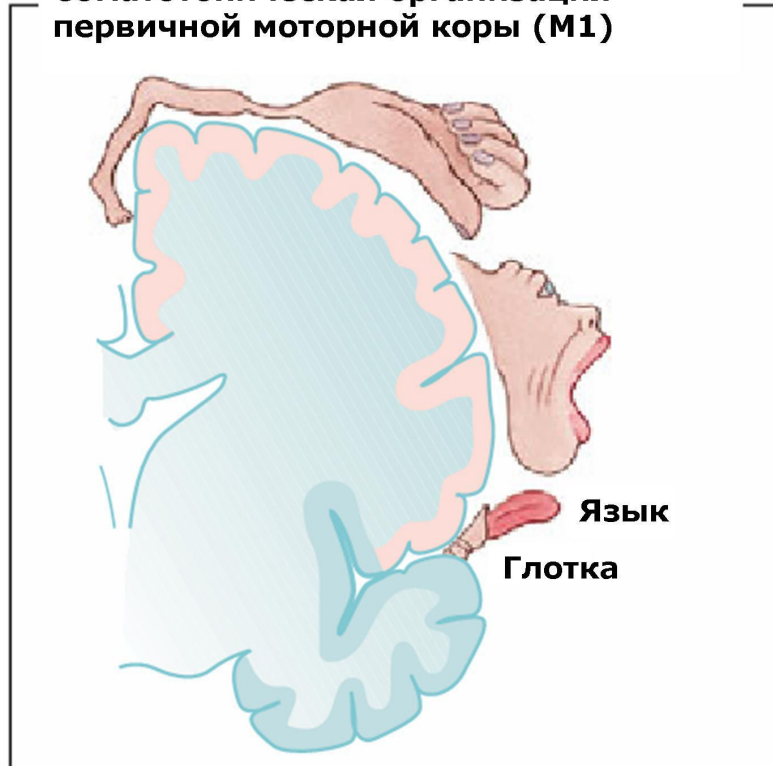


Рисунок 26. Соматопическое строение первичной моторной коры

ЛЕКЦИЯ 12. Функциональная взаимосвязь структур головного мозга в процессе регуляции автоматической двигательной активности (экстрапирамидная система)

Кортикоспинальный и кортикобульбарный тракты проецируют некоторые аксоны к ядрам моста головного мозга. Проекции от ядер моста передают нисходящие сигналы-команды, которые, в конечном итоге, достигают нижних мотонейронов. Нервные волокна, которые формируют нервные связи коры и ядер моста, объединяются понятием: **кортикомостовой тракт**.

Кортикомостовой тракт несёт в себе информацию о типе и силе моторной импульсации, которая генерируется в коре, и достигает мозжечка. Нервные волокна кортикомостового тракта образуют синаптические переключения в ядрах моста, тогда как нейроны II-го порядка передают свои сигналы в мозжечок по средним мозжечковым ножкам. Этот тракт считается частью **экстрапирамидной системы**, а не составной частью пирамидного тракта, поскольку он не переключается синаптически непосредственно на нижние мотонейроны.

Экстрапирамидный тракт – это, своего рода, дополнение к пирамидному тракту в регуляции двигательной активности. Система экстрапирамидного тракта участвует в регуляции автоматических движений, грубых, а не точных. Экстрапирамидный тракт взаимодействует с автономной нервной системой в регуляции положения тела и мышечного тонуса. Действие этой регуляторной системы направлено скорее на структуры более близкие к условной срединной линии, нежели на периферические. Например, регулирование сократительной активности мимической мускулатуры и формирование, в конечном итоге, выражения лица, т.е. коммуникативного поведения, опосредовано работой экстрапирамидных трактов.

В отличие от пирамидального тракта, экстрапирамидный тракт является косвенным (опосредованным), мультисинаптическим трактом, т.е. с множеством синаптических переключений. Составными компонентами экстрапирамидного тракта являются

- ✓ **базальные ганглии,**
- ✓ **красное ядро,**
- ✓ **черная субстанция,**
- ✓ **ретикулярная формация и**
- ✓ **мозжечок.**

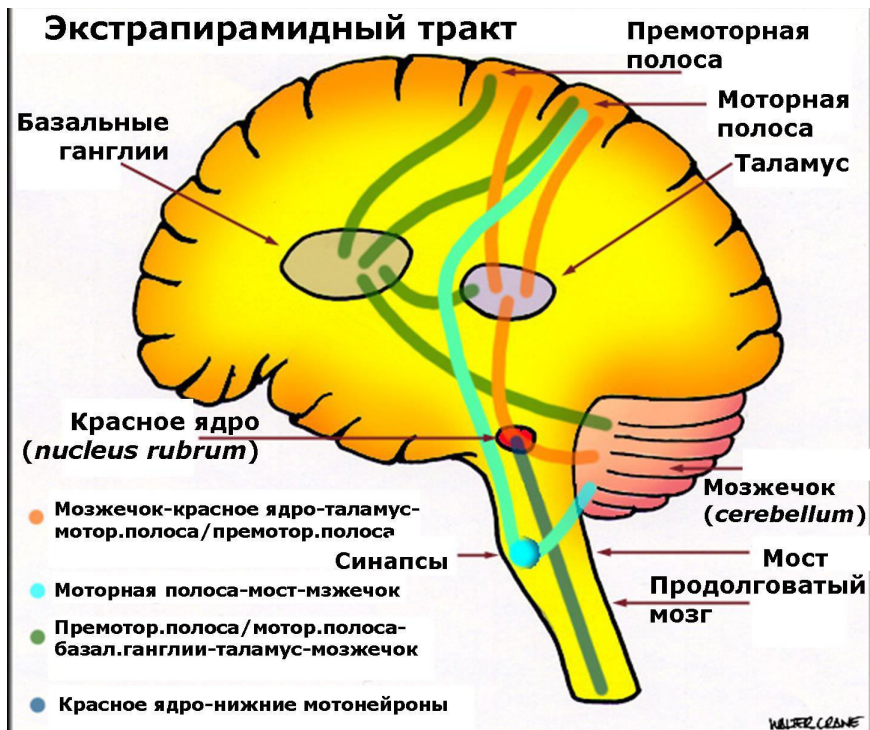


Рисунок 27. Схема нервных связей между нервными центрами в составе экстрапирамидного тракта.

Все эти структуры участвуют прямо или косвенно в регулировании функциональной активности нижних мотонейронов. Некоторые научные источники утверждают, что только базальные ганглии являются единственной составной частью экстрапирамидной системы, а другие структуры из названных выше лишь синаптически контактируют с ней. Как известно, базальные ганглии обеспечивают ингибирование (торможение), так называемого, **феномена высвобождения** или быстрой разрядной активности мотонейронов. Помогает базальным ганглиям выполнять их эту функцию черная субстанция среднего мозга. Мускулатура, которая подвержена такому ингибиторному воздействию со стороны системы черной субстанции и базальных ганглиев (*нигра-стриа-паллидарной, substantia nigra+corpus striatum+globus pallidus*), чаще всего обеспечивает моторику головы, рук и пальцев.

Нейротрансмиттеры, которые выделяются в синаптических контактах нигра-стриа-паллидарной системы и обуславливают её тормозную функцию, включают такие, как

- ✓ дофамин,
- ✓ ацетилхолин и
- ✓ гамма-аминомасляная кислоту (ГАМК).

Вообще, чёрная субстанция является дофаминергическим центром. Дофамин в данном случае особенно мощный ингибитор.

Другая составная часть экстрапирамидной системы – это, так называемый, **руброспинальный тракт**. Руброспинальный тракт соединяет красное ядро с сегментами спинного мозга (*nucleus rubrum* – красное ядро), т.е. с нижними мотонейронами. Ингибиторные сигналы из мозжечка достигают спинных нервов, именно, по руброспинальному тракту. Информационный поток из мозжечка направляется по верхним мозжечковым ножкам к красному ядру и, наконец, к сегментам спинного мозга и спинным нервам. Этот информационный поток из мозжечка очень важен для соматической моторики, регулирования мышечного тонуса, осанки, т.е. функций, которые выполняют скелетные мышцы.

Ещё один путь передачи сигналов-команд от нервных центров ствола головного мозга к нижним мотонейронам называется **ретикулоспинальный тракт**. По этому тракту сигналы устремляются от ретикулярных ядер моста и продолговатого мозга к сегментам спинного мозга. Благодаря этим нервным связям, осуществляется регуляция также соматической моторики, как и через посредство руброспинального тракта, кроме того, выполняется важная роль в управлении вегетативными функциями.

Тектоспинальный тракт (покрышечно-спинальный, *tectum* – покрышка) переносит регуляторные сигналы от разных пунктов ствола головного мозга, но, в особенности, от тектума (покрышки) среднего мозга на мотонейроны сегментов спинного мозга. Эти сигналы-команды, доставляемые из среднего мозга, обеспечивают регуляцию мышц шеи, а также зрительных и слуховых рефлексов. Итак, когда мы отпрыгиваем, услышав шум, или уклоняемся, увидев летящий в нас предмет, в работу включается, именно, тектоспинальный тракт, который опосредует регуляцию необходимых моторных реакций.

Функциональную активность мотонейронов спинного мозга регулируется также благодаря тесному их взаимодействию с вестибулярными ядрами через посредство **вестибулоспинального тракта**. Вестибулярные ядра расположены в нижней части моста и продолговатого мозга и получают, в свою очередь, сигналы из мозжечка. Потоки этих сигналов свыше позволяют координировать необходимое сбалансированное положение тела в пространстве.

Схематично взаимоотношения центральных нервных образований в регулировании движений можно представить следующим образом:

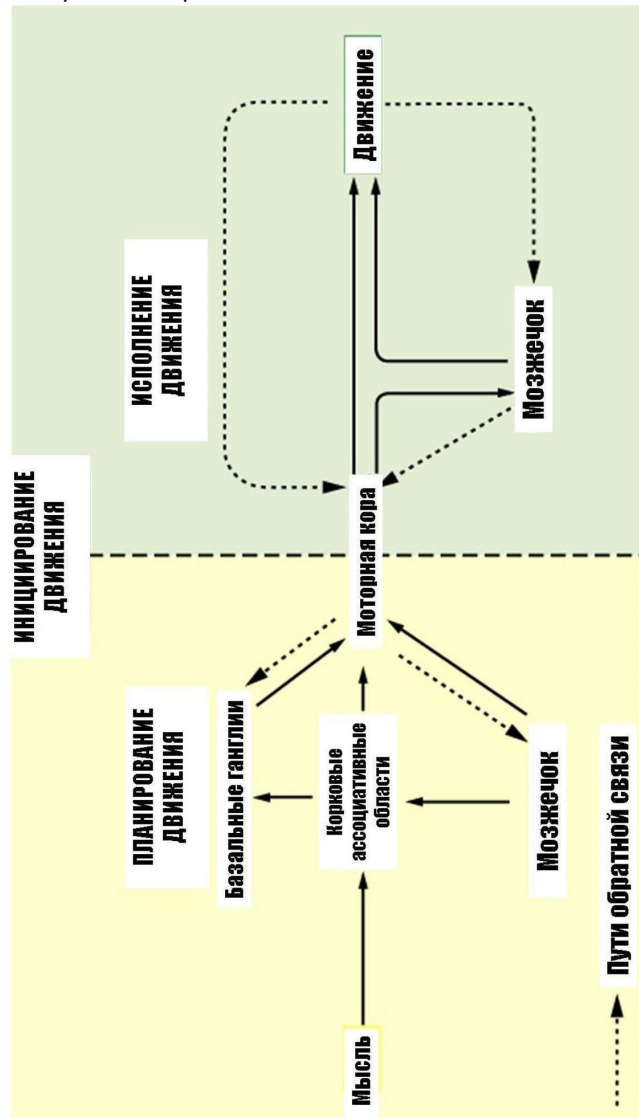


Схема взаимоотношений между регуляторными центрами головного мозга при планировании, иницировании и исполнении движений

ЛЕКЦИЯ 13. Нервные связи и роль мозжечка в регулировании положения тела и координации движений

Важно, что все упомянутые нервные центры, из которых берут начало нисходящие к мотонейронам тракты, получают входы из мозжечка.

Мозжечок играет ключевую роль в регуляции движений, их координированности. Мозжечок интегрирует и перерабатывает информацию, приходящую в него по различным путям от периферических рецепторов (в коже, суставах, скелетной мускулатуре, сухожилиях, ушах, глазах) и, в том числе, от высших нервных центров головного мозга. Мозжечок вовлечён в регулирование планирования, исполнения и координированности движений, а также обеспечивает **моторную адаптацию** к новым моторным последовательностям, т.е. **моторное обучение**. Для осуществления контроля внимания мозжечок тесно взаимодействует с высшими нервными центрами головного мозга.

Существует 2 (два) отдельных афферентных тракта, которые приносят сигналы с периферии:

- 1) **прямой** спинно-мозжечковый тракт;
- 2) **непрямой** тракт, который первично проецируется в большие полушария головного мозга, переключаясь на релейных станциях в таламусе, и лишь потом достигает ствола головного мозга и мозжечка.

Кроме того, мозжечок получает «оригинальные» входы от ассоциативных областей таких, как сенсомоторная кора больших полушарий.

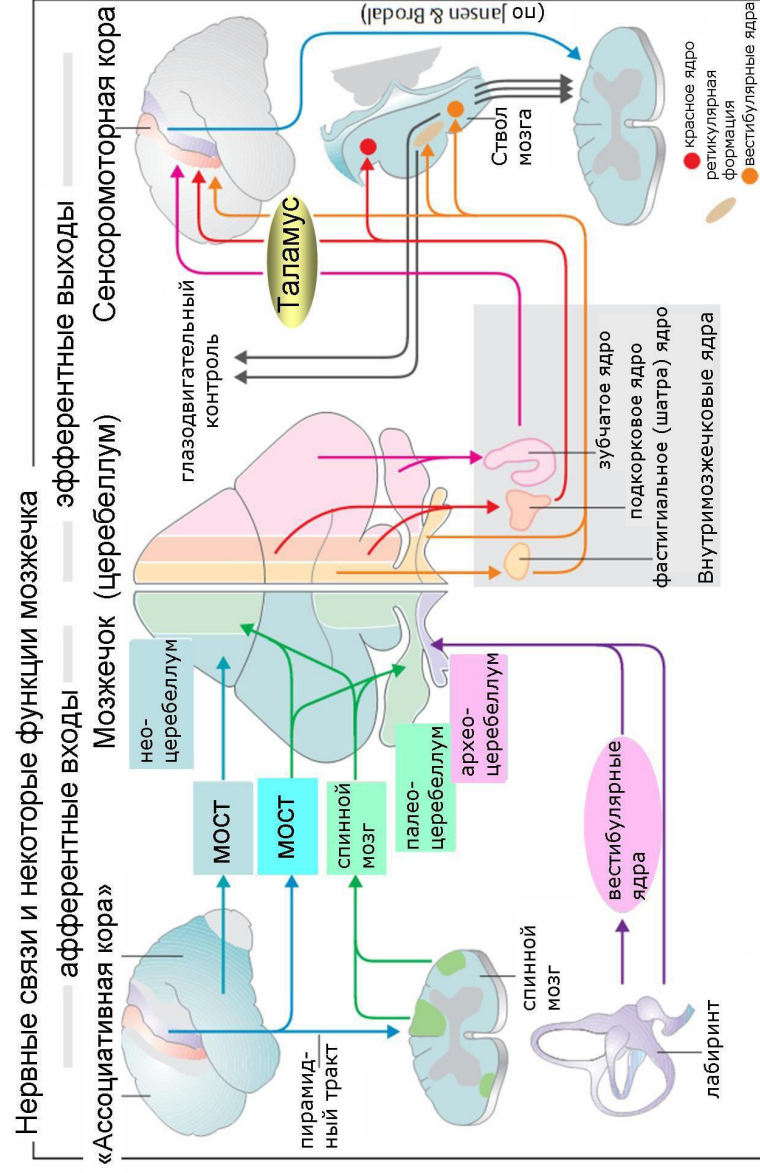


Рисунок 29. Схема нервных связей мозжечка с центрами регуляции двигательной активности

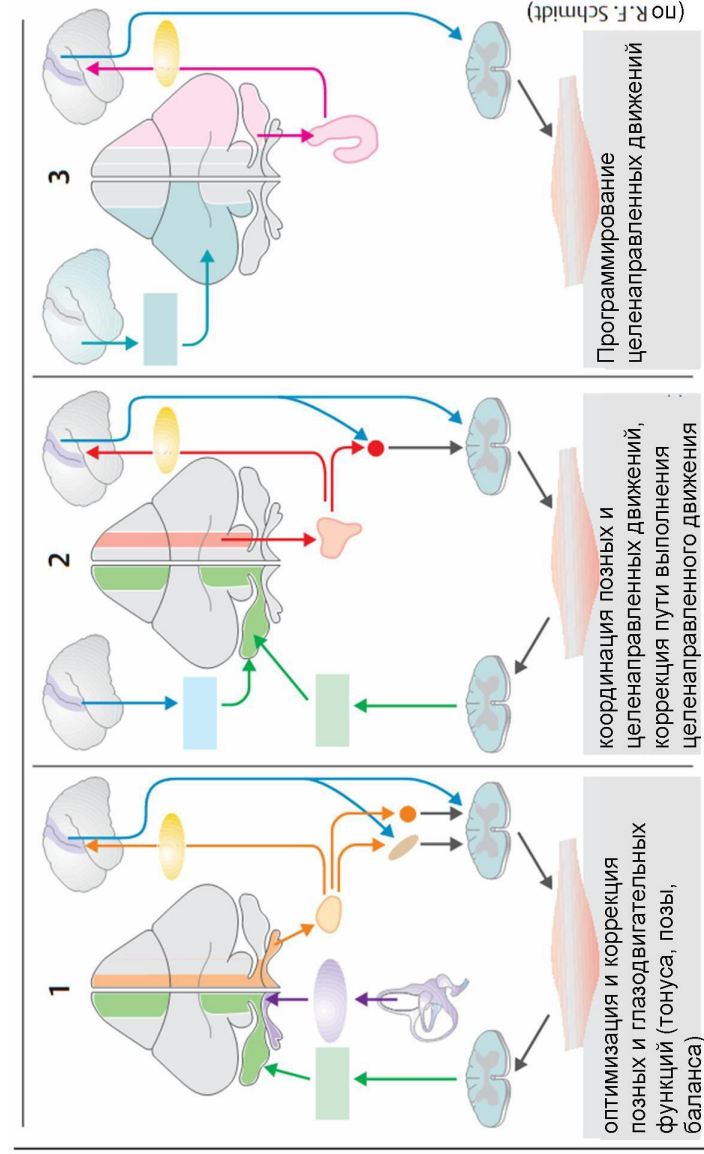


Рисунок 30. Главные функции, выполняемые мозжечком

ЧАСТЬ 3. ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

ЛЕКЦИЯ 14. Функциональное подразделение составных частей анализаторов. Принципы и закономерности функционирования анализаторов. Проприоцепция. Тактильная рецепция. Ноцицепция

Организм человека обладает уникальной способностью – вести мониторинг (отслеживание) любых изменений физико-химической природы в окружающей и внутренней среде. Более того, данные мониторинга доставляются в центральную нервную систему и подвергаются тщательному анализу на предмет полезности или опасности для организма. Затем согласно результатам анализа формируются соответствующие, необходимые поведенческие акты. Для того, чтоб эти поведенческие акты осуществлялись наиболее эффективным образом формируются эмоции, а эмоции создают и поддерживают мотивацию к действию. Всю эту работу выполняют **анализаторные или сенсорные системы организма**.

Итак, запускается работа какой-либо анализаторной системы стимулом из внешней или внутренней среды, а оканчивается процессингом ("*processing*" – обработка) информации, поступающей в центральную нервную систему, и передачей его результатов в центры регуляции поведения.

Восприятие или рецепция ("*reception*" – восприятие) – это первичное действие, которое осуществляет любой анализатор. К такому действию наилучшим образом приспособлен чувствительный (сенсорный) нейрон (Рис.31). Один его отросток несёт сигналы от рецептора к телу (соме), а второй отросток – от сомы в центральную нервную систему. Каждый рецептор наилучшим образом приспособлен к восприятию адекватного стимула и трансформации его в нервный импульс.

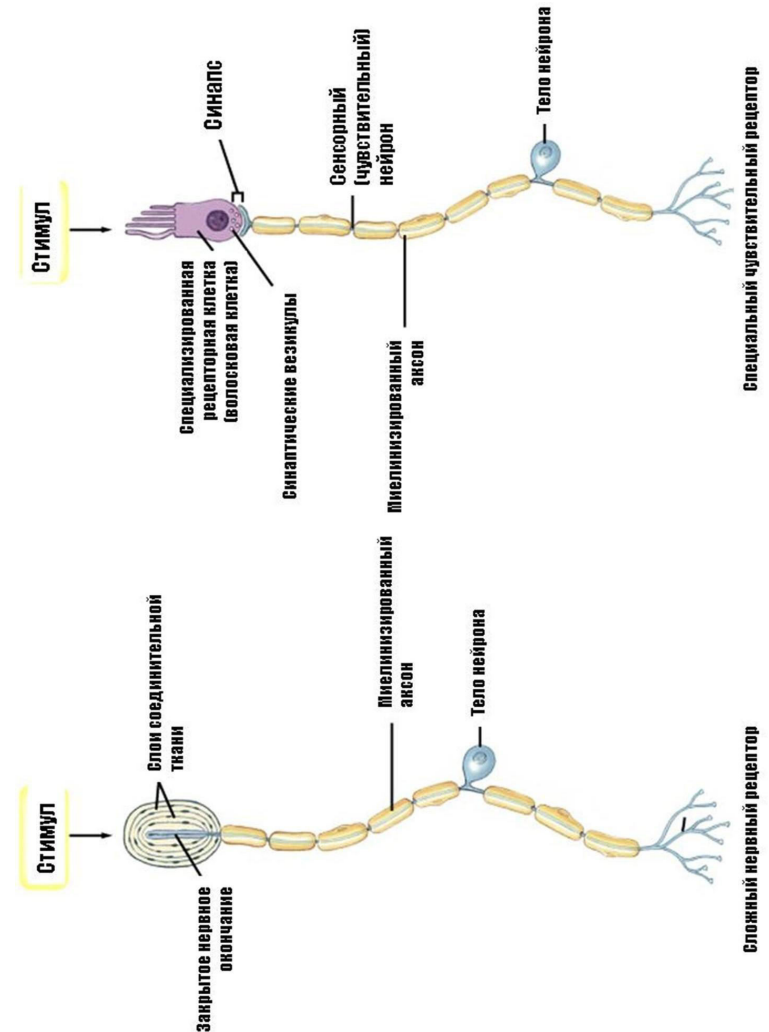


Рисунок 31. Общий план строения рецепторной части анализаторов

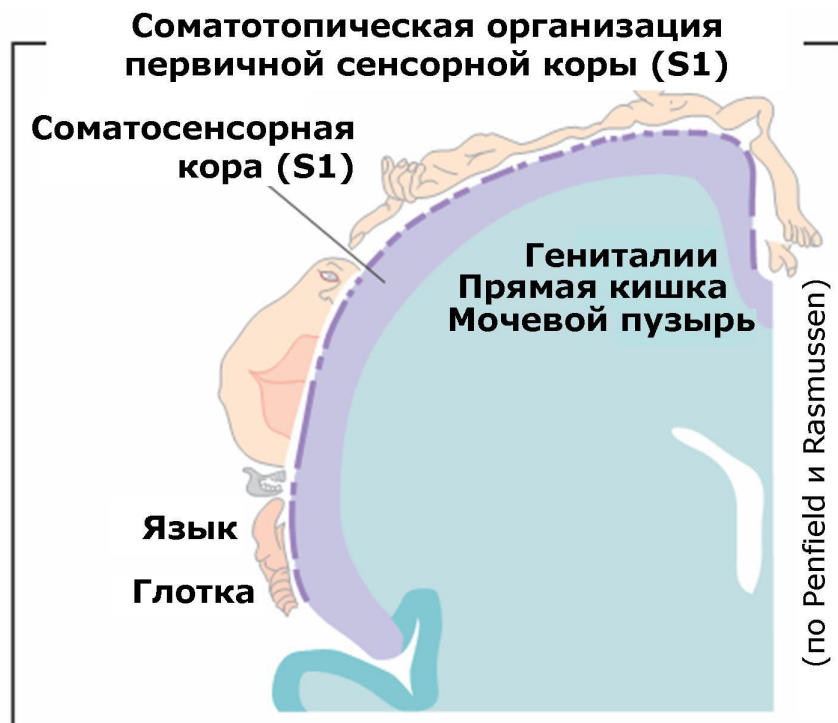


Рисунок 32. Соматотопическое строение первичной сенсорной коры (S1).

Также для всех анализаторных систем характерно то, что на всём пути передачи, т.е. в кондуктивной части ("conduction" – проведение), осуществляется промежуточный процессинг на разных уровнях и переключение на релейных станциях.

Проприоцепция

Проприоцепция (от лат. "proprius" – «собственный» и "perception" – «восприятие») обеспечивает чувство относительного положения частей тела, силу и напряжение структур, вовлечённых в исполнение движений. Проприоцепцию отличают от **экстероцепции** и **интероцепции**. Экстероцепция обеспечивает чувство воздействий окружающих условий на тело, главным образом, через кожу. Интероцепция обеспечивает чувство воздействий внутренней среды организма: восприятие боли, голода, а также движения (моторику) внутренних органов и др.

По определению Чарльза Бэла [Charles Bell, 1826]: «проприоцепция – это **мышечное чувство**». Ч. Бэл первый описал, так называемый, «механизм психологической обратной связи». Его идея состоит в том, что команды передаются от головного мозга к мышцам, информация о состоянии мышц, в свою очередь, должна быть передана в обратном направлении.

Генри Чарлтон Бастиан [Henry Charlton Bastian, 1880] предложил это «мышечное чувство» называть «**кинестезия**», базируясь на том факте, что афферентный поток информации, т.е. направленный обратно в мозг, идёт и от других структурных образований, включая сухожилья, суставы и кожу.

Альфред Голдшайдер [Alfred Golschneider, 1889] предлагает классифицировать «кинестезию» на 3 типа: *мышечную, сухожильную и артикулярную чувствительность*.

И, наконец, Чарльз Скотт Шеррингтон [Charles Scott Sherrington, 1906] вводит термины «проприоцепция», «экстероцепция» и «интероцепция». «Экстероцепторы» – это органы, обеспечивающие восприятие информации из среды, окружающей тело (глаза, уши, рот, кожа). «Интероцепторы» обеспечивают восприятие информации о состоянии внутренней среды, внутренних органов, в том числе. «Проприоцепторы» обеспечивают нашу осведомлённость о положении тела и его движении от источников, расположенных в мышцах, сухожильях и суставах.

Интересно, что недавние научные исследования, например, растяжений лодыжки позволяют предполагать, что в некоторых ситуациях при работе механизмов проприоцепции роль рефлексов может быть ограничена по причине их длительного латентного периода даже на уровне сегментов спинного мозга. Так, была предложена модель не «обратной связи» от периферии, а «прямой связи» из центра с использованием имеющейся информации в центральных регуляторных образованиях. Кинестезия – это ключевой компонент, так называемой, мышечной памяти и координации между руками и глазами, который может быть улучшен тренировками. Даже для того, чтоб безошибочно ловить мяч, необходимо тренировками довести до автоматизма координацию между сигналами от проприорецепторов (мышечных, суставных) и сигналами от центральных регуляторных образований. Инициация (запуск) проприоцепции производится в результате активации проприорецепторов на периферии и усиления импульсации, передаваемой по афферентным волокнам.

У людей различают **сознательную** и **несознательную** проприоцепцию.

Сознательная проприоцепция осуществляет коммуникацию через задний колончато-медиальный лемнискус (петлю) с большим мозгом ("cerebrum", большими полушариями).

Несознательная проприоцепция осуществляет коммуникацию первично через дорсальный спинно-церебеллярный тракт с малым мозгом ("cerebellum", мозжечком). Пример несознательной проприоцепции можно наблюдать у человека в моменты, когда тело наклоняется в какую-либо сторону, голова уклоняется в противоположную сторону, чтоб удержать глаза в горизонтальной плоскости (проприоцептивный рефлекс). Действие такого рефлекса можно наблюдать уже у младенцев после того, как они научились контролировать работу шейной мускулатуры. Этот контроль осуществляется со стороны мозжечка, обеспечивающего балансировку тела. Оценку проприоцепции проводят путём, так называемого теста на трезвость: испытуемому субъекту предлагается коснуться указательным пальцем кончика носа с закрытыми глазами. Люди с нормальной проприоцепцией могут ошибиться не более, чем на 20 мм. Субъекты с нарушенной проприоцепцией, например, при средней и тяжелой степени алкогольной интоксикации испытывают затруднения при определении чёткого расположения их рук относительно носа.

Проприоцепция позволяет нам ходить и бегать в темноте, сохраняя баланс. В процессе обучения новым двигательным навыкам в спорте или искусстве необходимо отработать определённые проприоцептивные рефлексы, специфически связанные с выполнением этих движений. Без отработки интеграции проприоцептивных входов с периферии художник не сможет раскрашивать кистью холст без обязательного взгляда на рабочую руку, водитель не сможет вести машину и внимательно следить за дорогой без подсматривания на ногу, нажимающую на педаль, артист не сможет танцевать в балете, не возможно будет даже идти без взгляда на ноги. Даже контроль тона голоса – это тоже успешное функционирование проприоцепции.

Рецепторы суставов

В лигаментах и капсулах суставов имеются разные типы рецепторов:

- **тельца Руффини (Ruffini);**
- **тельца Пачини (Pacini);**
- **тельца Гольджи (Golgi).**

Эти рецепторы проявляют специализацию: одни реагируют на движения суставных соединений, а другие – на изменения определённого их положения и меньше на движения. Реакция рецепторов трансформируется в потоки нервных импульсов.

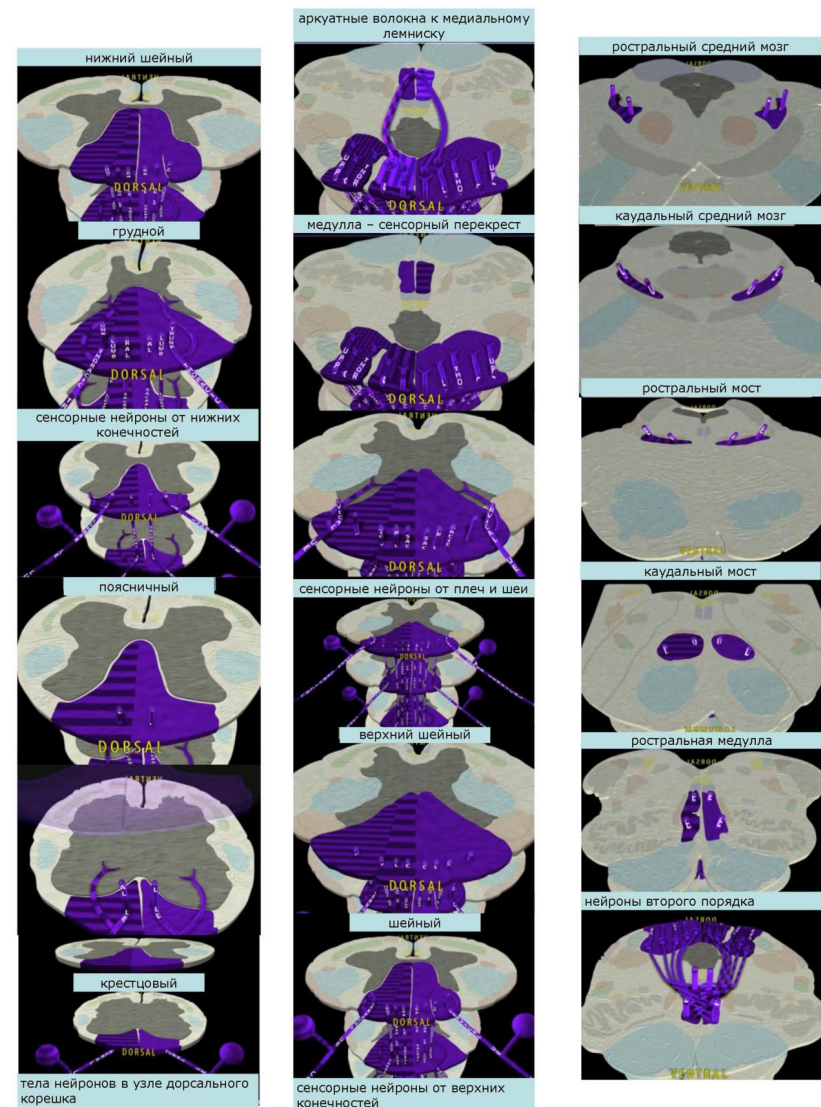


Рисунок 33. Детальное представление восходящих сенсорных сигналов проприоцепции.

Эти сигналы достигают вначале сегменты спинного мозга, затем мозжечок, таламус и, наконец, сенсорную область коры больших полушарий. В конечном итоге, информация доставляется

для её обработки в высшие отделы центральной нервной системы. На нейронах высших отделов головного мозга происходит конвергенция («схождение») сигналов от рецепторов суставов, кожи и мышц. Эти афферентные сигналы (афферентация) играют важную роль, именно, в локомоции, а не в регуляции статического положения тела. Часть такой восходящей информации обуславливает модуляцию активности нейронов моторной области коры больших полушарий, мозжечка и других регуляторных центров головного мозга (Рис.33.).

В отличие от других сенсорных модальностей боль дает мало сведений об окружающем нас мире, а скорее сообщает о внешних или внутренних опасностях, грозящих нашему телу. Тем самым она защищает нас от длительного вреда и поэтому необходима для нормальной жизни. Если бы боль нас не предостерегала, уже при самых обыденных действиях мы часто наносили бы себе повреждения и вскоре стали бы калеками.

Следовательно, боль повышает наши шансы на выживание и в этом отношении сходна с другими чувствами. По многим своим физиологическим свойствам она также полностью сравнима с ними, хотя и отличается широким спектром особенностей. Чтобы наилучшим образом помочь человеку, испытывающему боль, надо понимать эти ее специфические черты.

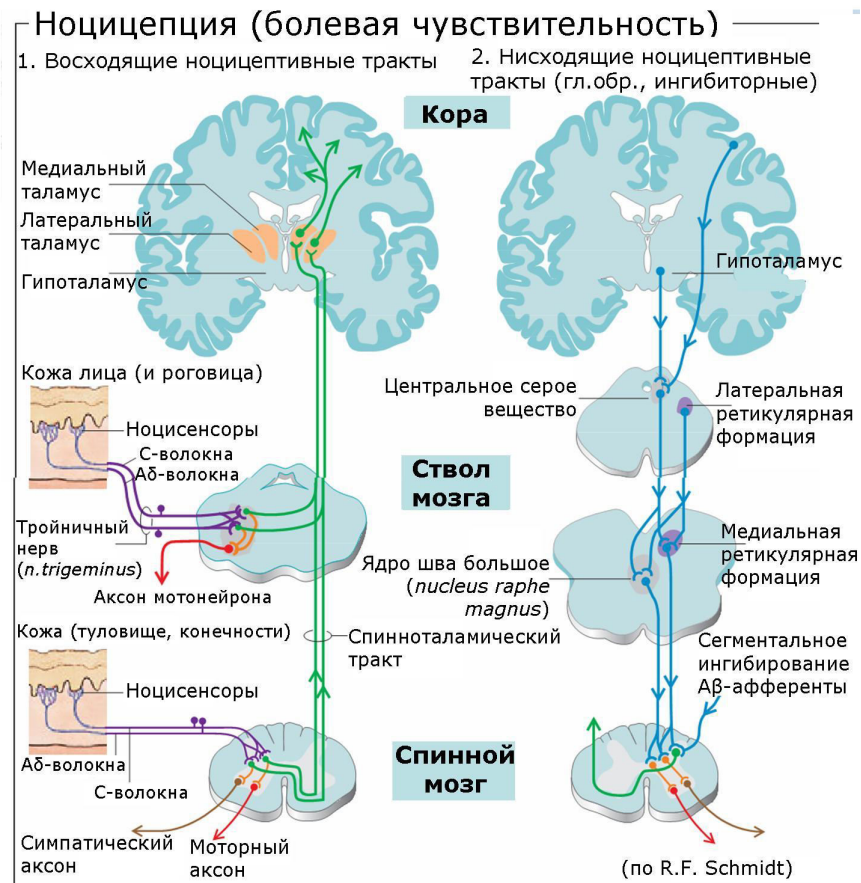


Рисунок 34. Схема передачи восходящих ноцицептивных (болевых) сигналов и нисходящих координирующих трактов

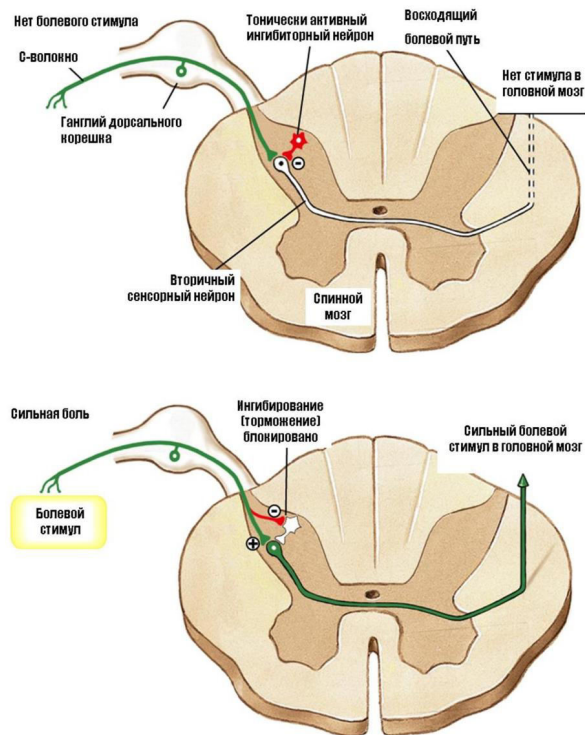


Рисунок 35. Действие ингибиторного интернейрона в начале пути передачи болевого стимула

ЛЕКЦИЯ 15. Восприятие изображения, звука, запаха и вкуса. Работа вестибулярной анализаторной (сенсорной) системы

Восприятие изображения

Зрение – это наше преобладающее чувство. Мы живём в мире зрительных образов. Зрительный анализатор приносит в центральную нервную систему наибольшее количество информации. При этом наши глаза всё-таки воспринимают лишь малую часть широкого спектра электромагнитных излучений, окружающих нас во внешней среде. Глаза чувствительны к колебаниям с длиной волны в диапазоне от 400 до 700 нм, т.е. от голубого цвета до красного. Поэтому этот спектр называется: **видимый спектр**. Зрительный анализатор, как и любой другой сенсорный анализатор включает в себя:

- ✓ **воспринимающую (рецепторную) часть;**
- ✓ **проводниковую (кондуктивную) и**
- ✓ **центр**, который имеет представительство в определённой области коры больших полушарий.

Глаз – это часть зрительного анализатора, которая позволяет воспринимать изображение, трансформировать его в поток нервных импульсов и передать в нервные центры. Глаз наилучшим образом адаптирован к выполнению, именно, этих функций. Для этой цели глаз образован в виде шарообразного тела, которое имеет 3 (три) покрова:

- ✓ **внешний;**
- ✓ **срединный;**
- ✓ **внутренний.**

Внешний покров проходит спереди назад и включает в себя:

- ✓ **склеру и**
- ✓ **роговую оболочку (роговицу).**

Склера состоит из непрозрачной волокнистой ткани, а роговица прозрачна.

Срединный покров включает:

- ✓ **сосудистую оболочку;**
- ✓ **ресничное тело и**
- ✓ **радужную оболочку (иридовую диафрагму).**

Внутренний покров представлен:

- ✓ **сетчаткой.**

Сетчатка – это нейрональная часть глаза.

Хрусталик – это фактически линза, которая размещается позади радужной оболочки и удерживается тонкими нитями. Эти нити называются: **цинновы связки**. Цинновы связки, в свою очередь, укрепляются в складках ресничного тела. Этот оптический аппарат важен для фокусировки глаза на дальние и ближние объекты.

Роговица – это не настраиваемая линза глаза. Настраиваемой линзой является только лишь хрусталик. Ресничное тело содержит в себе произвольную мускулатуру, которая при сокращении и расслаблении изменяет степень натяжения цинновых связок. Натяжение цинновых связок отражается на кривизне хрусталика. Такая настройка путём изменения формы хрусталика обеспечивает

аккомодацию глаза, а именно – фокусировку на видение предметов, расположенных вдали и вблизи.

Радужная оболочка работает, как ирисовая диафрагма путём изменения диаметра зрачка. Сокращение мышечных клеток радужной оболочки обеспечивает расширение или сужение зрачка, что позволяет регулировать количество света, проникающего вглубь глаза. Сокращение радиальной (лучевой) мускулатуры радужной оболочки обуславливает расширение зрачка. Сокращение циркулярной (круговой, сфинктерной) мускулатуры обеспечивает сужение зрачка. Очевидно, что расширение зрачка обуславливает проникновение большего количества света, а сужение – меньшего количества света.

Весь тракт, объединяющий зрительный анализатор в единую систему, условно подразделяют на 3 (три) пути:

- **«ретино-геникуло-стриатный» («сетчато-коленчато-полосатый»);**

- **«тектальный» («покрышечный») и**

- **«ретино-гипоталамический» («сетчато-гипоталамический»).**

Ретино-геникуло-стриатный – главный путь, который включает латеральное коленчатое тело (ЛКТ) и первичную зрительную кору (поле 17). Эта структура известна, как стриатный (полосатый) кортекс, т.к. имеет вид полос (слоёв). Кортикальные поля 18 и 19 и другие выполняют высокоуровневую обработку (процессинг) входящих сигналов по этому пути. Этот зрительный путь, вероятно, обеспечивает восприятие мелкозернистых объектов.

Тектальный путь дополняет зрительный рефлекторный тракт и распространяется от сетчатки к верхним бугоркам четверохолмия, расположенным в тектуме (покрышке) среднего мозга. Дальнейшая обработка сигналов на этом пути производится в латеральном заднем ядре таламуса и подушке таламуса, а также в нижневисочной коре. Тектальный путь, вероятно, обеспечивает концентрацию зрительного внимания и определения движущихся объектов, а также реализацию «светового» и «аккомодационного» рефлексов.

Ретино-гипоталамический путь связывает входящую визуальную информацию с внутренними суточными (циркадианными) биоритмами. Среди таких суточных биоритмов: цикл сон-бодрствование, репродуктивный (половой) цикл и другие события, которые характеризуются суточной динамикой сменяемости.

В ретино-геникуло-стриатном тракте нервные волокна от «височных» половин сетчатки проецируются ипсилатерально (по той же половине тела) в латеральное коленчатое тело. Эти волокна **не перекрещиваются** в хиазме (зрительном перекресте). Волокна от «носовых» половин сетчатки проецируются контралатерально (с переходом на противоположную половину тела) в латеральное коленчатое тело. Эти волокна **перекрещиваются** в хиазме.

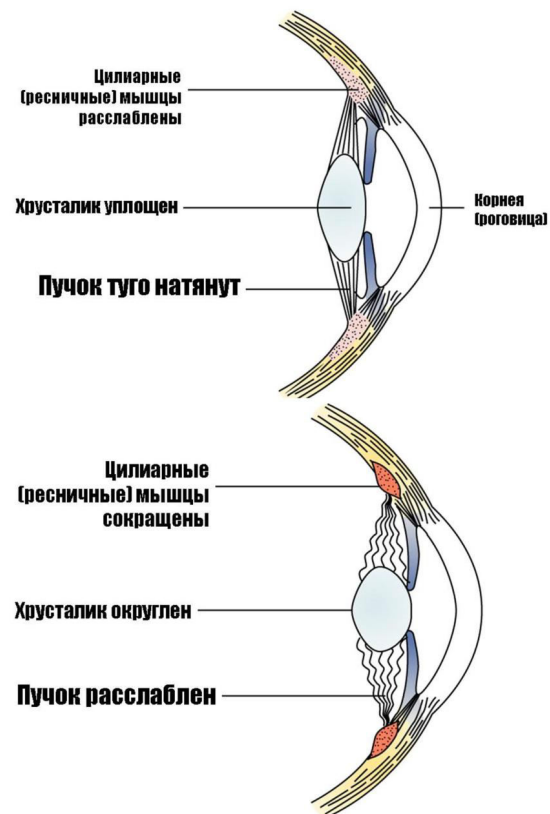


Рисунок 36. Механизм фокусировки оптической системы глаза с целью аккомодации

В результате височная половина сетчатки одного глаза и носовая половина сетчатки другого глаза обеспечивают формирование одного **зрительного поля**. Нервные волокна, формирующие одно зрительное поле, проецируются в одно и то же латеральное коленчатое тело. Однако проекции от височных половин разделены и не пересекаются. Волокна от каждой височной половины оканчиваются на нейронах II, III и V-го слоёв латерального коленчатого тела. Волокна от носовой половины сетчатки каждого глаза оканчиваются на нейронах I, IV и VI-го слоёв латерального коленчатого тела. Сигналы **от правого** зрительного поля приходят **в левое** латеральное коленчатое тело. И, наоборот, сигналы **от левого** зрительного поля проецируются **в правое** латеральное коленчатое тело.

Далее волокна от латерального коленчатого тела приносят сигналы в ретинотопическое образование через ретролентиккулярную часть **внутренней капсулы**. Затем зрительный тракт продолжается кзади в виде зрительной радиации вдоль латеральной (боковой) части латеральных желудочков. Оканчиваются эти проекции в IV слое **первичной зрительной коры**, которая залегает в затылочной области. Волокна верхней половины зрительной радиации приносят сигналы от верхних половин сетчатки, а волокна нижней половины от нижних половин сетчатки. Волокна нижних половин зрительной радиации делают петли вокруг височных долей (петли Майера, Meyer) до их прохождения по направлению кзади.

Оптическая система глаза позволяет спроецировать изображение из окружающей среды на сетчатку. Сетчатка, в свою очередь, это окно в головной мозг, поскольку отсюда берёт начало зрительный тракт.

Сетчатка (**retina**) это сложный, многоуровневый рецепторный орган. С помощью офтальмоскопа на поверхности сетчатки можно исследовать кровяные сосуды (Рис. 1). Сосуды входят в глаз через слабоокрашенный участок, называемый **оптический диск (optic disc)** (Рис.37 и 38).

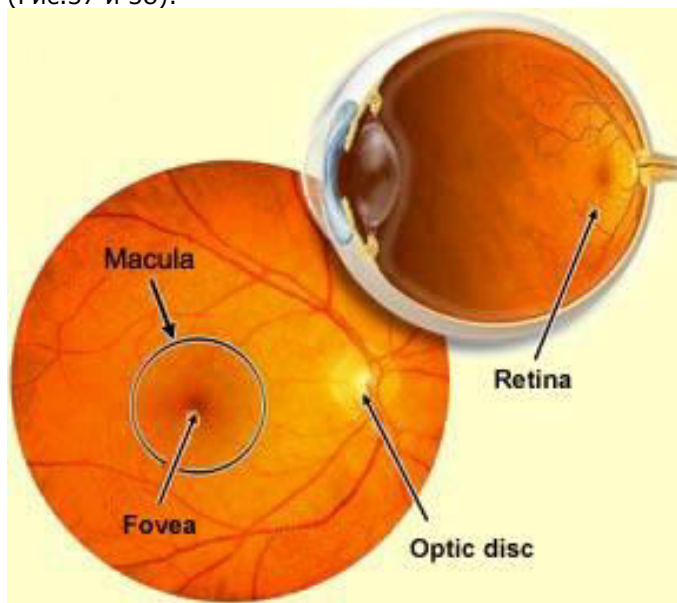


Рисунок 37. Общий вид сетчатки.

Здесь же в оптическом диске аксоны ганглионарных клеток сетчатки сходятся (конвергируют), образуют головную часть зрительного

нерва и покидают глаз. В оптическом диске нет фоторецепторов, поэтому этот участок сетчатки не восприимчив к свету. Оптический диск также называется **слепое пятно**. Однако, на этом участке проходят большие кровяные сосуды.



Рисунок 38. Вид оптического диска (слепого пятна).

В центре сетчатки локализуется темное пятно (**макула – macula**), которое практически лишено сосудов. В центре макулы имеется углубление – **фовея (fovea)**. В фовее локализуются только колбочки, поэтому острота зрения здесь максимальна.

Главные клетки сетчатки, которые производят фоторецепцию – это **колбочки** и **палочки**. Главная функция палочек и колбочек состоит в восприятии лучей света и трансформации их в нервный импульс. Нервные импульсы могут распространяться по нервным путям в нервные центры, где они обрабатываются и воспринимаются как изображение.

От палочек и колбочек сигналы передаются на горизонтальные и биполярные клетки сетчатки (Рис. 39). Горизонтальные клетки распространяют свои отростки в рамках одного слоя. Биполярные клетки переключаются на клетки следующего слоя (амакринные клетки и ганглионарные клетки).

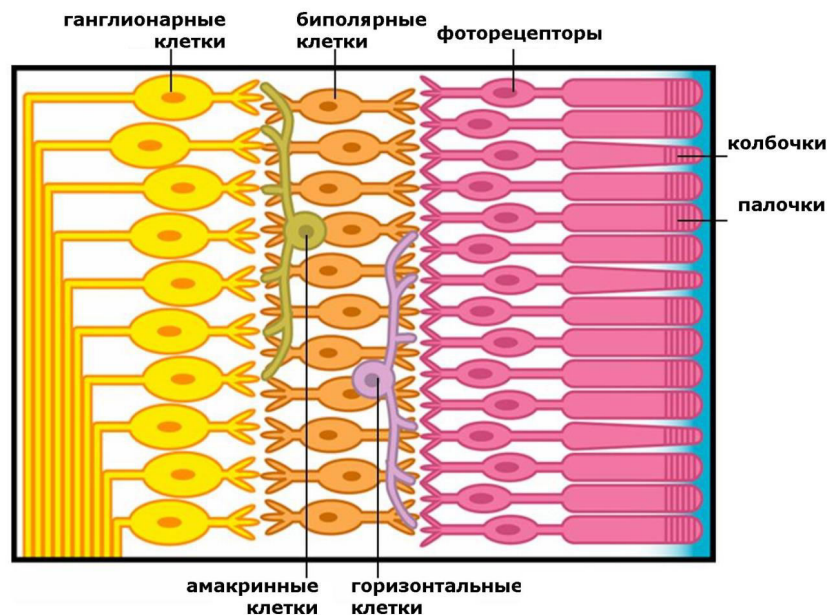


Рисунок 39. Взаимодействия клеток сетчатки

Считается, что биполярные клетки обеспечивают восприятие контраста и границ объекта.

Ганглионарные клетки делятся на **М**-клетки («ЭМ») и **Р**-клетки («ПЭ»). М-клетки имеют большие рецептивные поля, т.е. воспринимают изображение с относительно больших площадей. М-клетки вовлекаются в реакцию при восприятии больших объектов, грубых форм. Р-клетки, в противоположность тому, имеют малые рецептивные поля, реагируют на цвет и тонкие (изящные) формы. Ганглионарные клетки связывают напрямую сетчатку и головной мозг! В области зрительного перекреста (**хиазмы**) перекрещиваются только волокна ганглионарных клеток из носовой части сетчатки и переходят на противоположную сторону (Рис. 4). Некоторые волокна ответвляются и проецируются на ядра ствола головного мозга, обеспечивая рефлексы: *зрачковый, мигательный, глазодвигательный*. Другая группа отростков проецируется в верхние бугорки четверохолмия в среднем мозге и обеспечивает ориентацию глаз и головы в пространстве. Также волокна проецируются в гипоталамус. Связи между сетчаткой и гипоталамусом служат для сопряжения эндогенного циркадианного ритма сна/бодрствования со

сменой дня и ночи, а также для участия в управлении эндокринной системой. За счет связей гипоталамуса с эпифизом сетчатка влияет также на пигментацию кожи.

Ганглионарные клетки сетчатки, аксоны которых оканчиваются на нейронах ядра зрительного тракта (ЯЗТ), относятся преимущественно к специфично реагирующим на движение (on-off-нейроны). Нейроны ЯЗТ соединены с вестибулярными ядрами ствола мозга и нижней оливой. По этому пути зрительные сигналы о движении достигают центральной вестибулярной системы и (по оливарно-мозжечковым лазающим волокнам) мозжечка. Обе проекции используются для глазодвигательной регуляции, особенно для управления горизонтальным ОКН. Непрямая проекция сетчатки в вестибулярные ядра служит также для восприятия собственного перемещения в пространстве.

После перекрещивания нервные волокна несут сигналы в область таламуса – *латеральное коленчатое тело* (ЛКТ). Из ЛКТ волокна выходят, образуя радиации («излучения»), широко ветвящиеся пучки, которые достигают первичной зрительной коры (Рис.40, 41.).

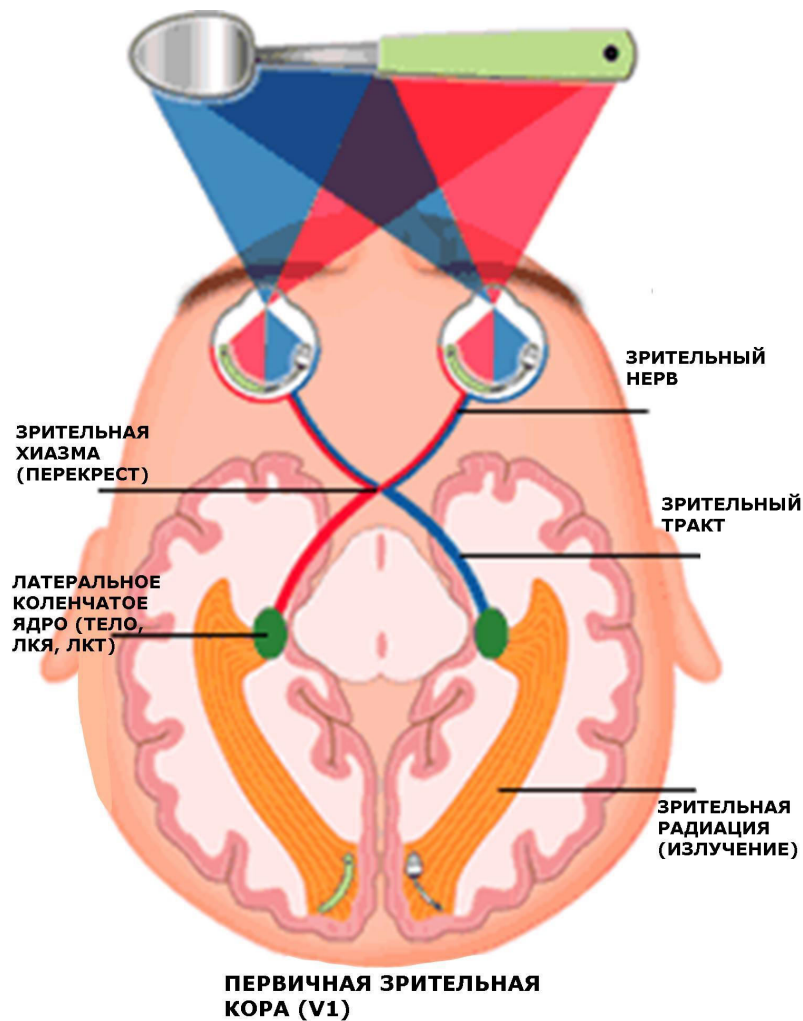


Рисунок 40. Схема перекрещивания, радиации волокон зрительного тракта и проецирования изображения на уровне сетчатки и зрительной коры.

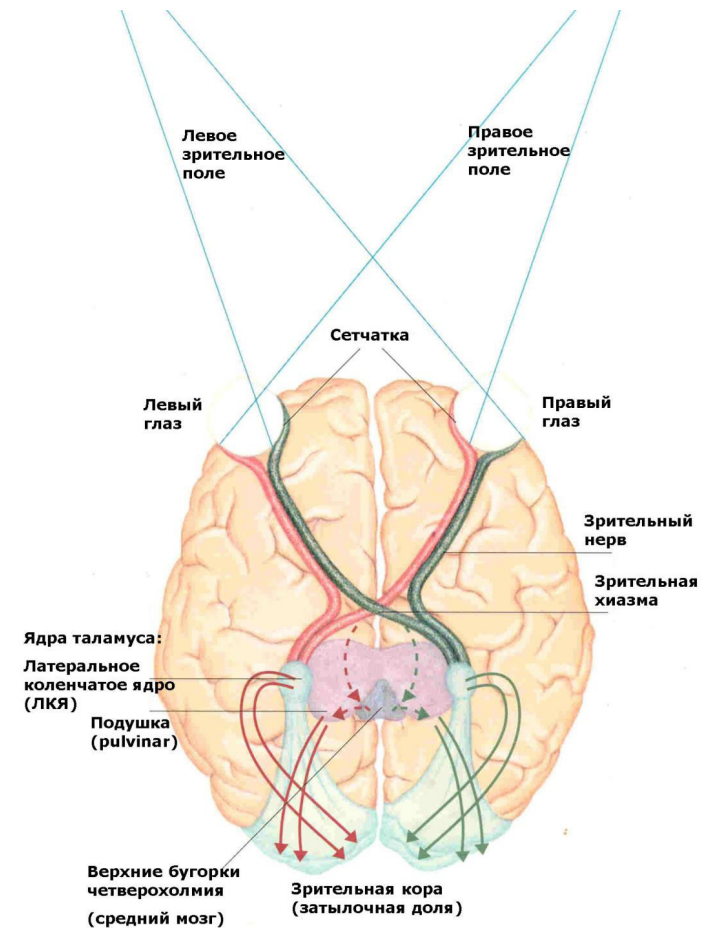


Рисунок 41. Схема проекций из областей таламуса в различные участки зрительной коры.

В зрительный тракт на уровне таламуса также вовлекается подушка (*pulvinar*) (Рис. 41.). Аксоны нейронов верхних холмиков идут в глазодвигательные центры ствола мозга и в зрительную часть подушки. В подушку приходят проекции от нейронов верхних бугорков четверохолмия (из среднего мозга). Зрительные сигналы, проходящие по этим таламическим зонам, достигают, в конечном счете, более латеральные участки зрительной коры и теменные зрительные ассоциативные зоны. Зрительные области подушки, посылающие сигналы к полю 7, также участвуют в обеспечении этих

сложных функций. Очевидно, что в поле 7 отображение окружающего не зависит от ретинотопической проекции.

Латеральное колленчатое ядро или тело (ЛКЯ или ЛКТ) – подкорковая слоистая структура, которая обеспечивает восприятие формы, цвета, движения. Важно, что наружные (мелкоклеточные, парвоцеллюлярные) слои ЛКЯ принимают сигналы от мелких ганглионарных клеток сетчатки (Р-клеток), локализованных, преимущественно, в фовее (Рис.42.).

Клетки этих слоев обрабатывают цвет и тонкие (детальные) формы.

Два внутренних крупноклеточных (магноцеллюлярных) слоя клеток принимают сигналы от больших ганглионарных клеток (М-клеток) сетчатки, локализованных, преимущественно, на периферии сетчатки. Эти клетки слабовосприимчивы к цвету и малочувствительны к детальным формам (Рис.42.).

Клетки из разных слоев ЛКЯ проецируются в составе зрительных радиаций в разные слои и области зрительной коры. Прежде всего, проекции волокон достигают первичной зрительной коры (поле V1). Первичная зрительная кора, в свою очередь, соединяется с вторичной зрительной корой (поле V2), третичной зрительной корой (поля V3, V3a) и с интегративными зрительными зонами затылочно-теменной (окципитально-париетальной) и затылочно-височной (окципитально-темпоральной) коры головного мозга (Рис.42.).

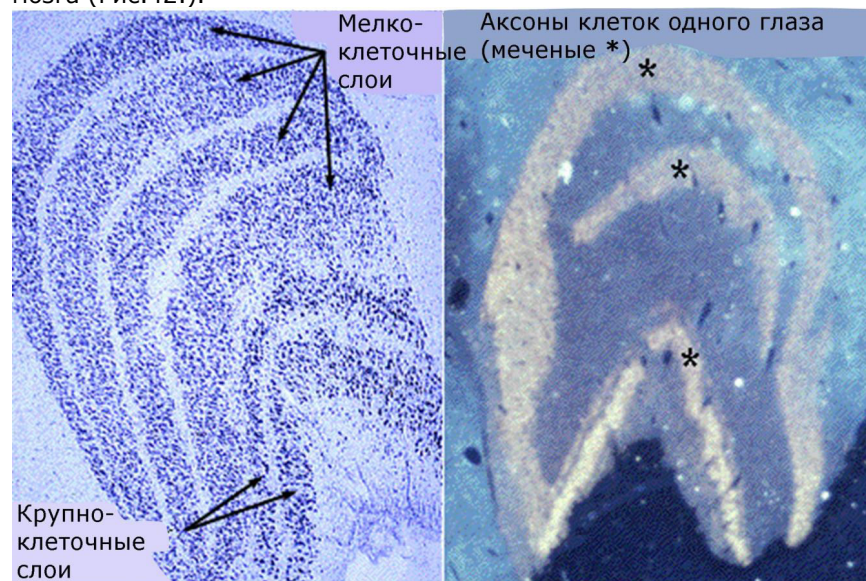


Рисунок 42. Слоистое строение латерального колленчатого тела (ЛКЯ) таламуса, подразделение на мелко- и крупноклеточные слои, проецирование сигналов на определённые слои

Применяя гистологические срезы коры больших полушарий, было доказано существование тракта Дженнари (Gennari), образуемого плотным пучком миелинизированных волокон. Тракт Gennari (Дженнари) проходит через первичную зрительную кору (V1) и назван в честь открывателя. Кора была названа «полосатая», поскольку было доказано ее 6-слойное строение. Широкое распространение получило определение ретинотопического картирования зрительной коры. Ни один другой исследователь не привнес столько в эту область знаний, сколько сделал Santiago Ramón y Cajal (Сантьяго Рамон Кажал, 1852-1934). Рамон Кажал детальнейшим образом описал клеточную морфологию зрительной и других областей коры, используя метод Golgi (Гольджи) в своей собственной модификации с применением окрашивания серебром. Просто невероятные сведения ему удалось получить, используя эту методику. Кажал открыл множество нервных путей, циклов и установил функциональную значимость определенных клеточных элементов коры больших полушарий. В последствии с применением электронной микроскопии были исследованы синаптические связи на открытых нервных путях. Даже клинические данные подтверждали строгую функциональную специализацию отдельных участков зрительной коры.

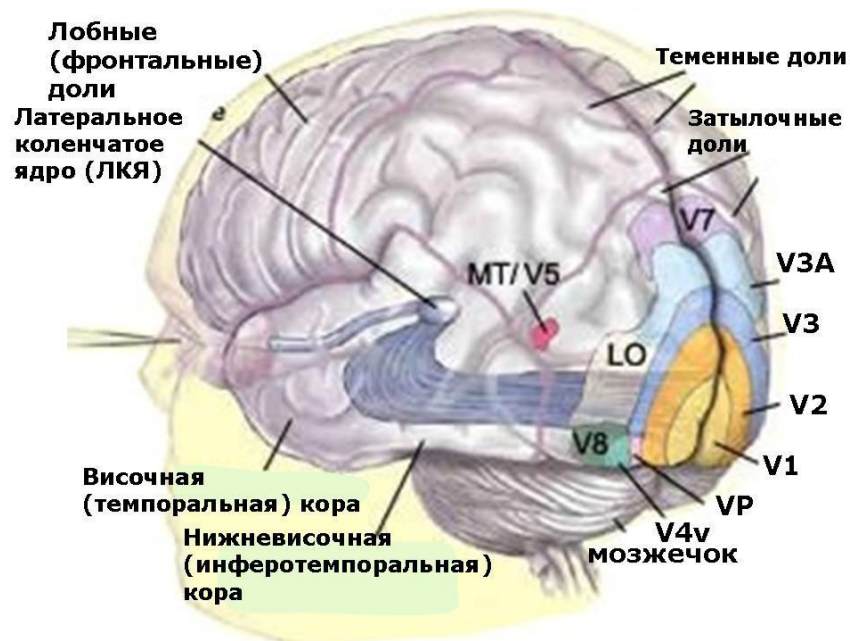


Рисунок 43. Коровое представительство зрительного анализатора.

Первичная зрительная кора у млекопитающих, в том числе, у человека располагается в заднем поле затылочной (окципитальной, **occipital cortex**) области коры (Рис.43). Обозначается – V1 (поле 17). V1 расположена рострально почти до полумесячной извилины, постеролатерально почти до нижней затылочной извилины. Преобладающая часть V1 залегает в зрительной (шпорной) борозде.

Установлено три главных принципа организации зрительной коры (Рис. 44):

- 1) слоистое (ламинарное) и
- 2) колоночное построение как возбуждающих, так и тормозных нейронов (такая организация существует и в других областях коры);
- 3) упорядоченное размещение анатомических/функциональных компартментов, выявленное мечением с использованием цитохром оксидазы.

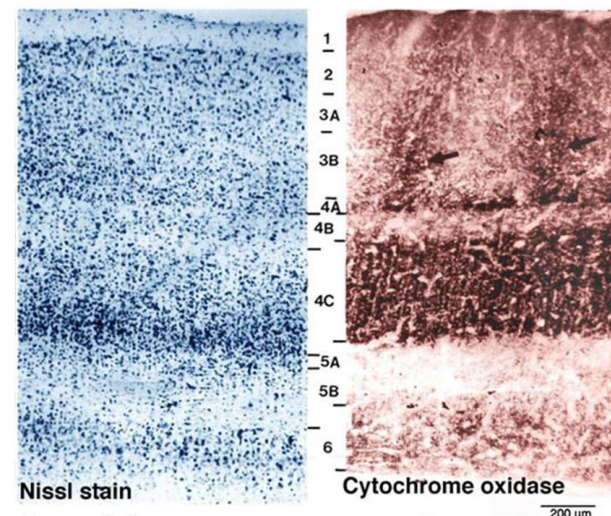


Рисунок 44. Слоистое построение зрительной коры, проявленное окраской по Нислю (Nissl stain) и мечением цитохром оксидазой (Cytochrome oxidase).

Такое упорядоченное строение нервных образований на разных уровнях зрительного тракта доказывает наличие строгой специализации на макро-, микро- и молекулярном уровнях организации. Различные характеристики изображений: геометрия форм, цветовая гамма, расположение в пространстве и движение объектов, специфически воспринимаются определенными структурными элементами этой целостной системы. Нейроны ЛКТ связаны не только с аксонами зрительного нерва; они образуют также многочисленные синаптические контакты с аксонными окончаниями клеток ствола мозга. Считается, что, именно, через эти «незрительные» («невизуальные») синапсы на обработку зрительной информации в ЛКТ влияют степень бодрствования, пространственно направленное внимание и связанные с ним движения глаз.

Афферентные и многие центральные отделы зрительной системы характеризуются «**ретинотопической**» организацией. Как различные области планеты наносятся на географическую карту, так и окружающий нас мир (его изображение на сетчатке) упорядоченно отображается в корковых зонах зрительного анализатора в виде пространственного распределения возбужденных нейронов. В отличие от обычной карты с единым масштабом (например, 1:100000, т.е. 1 см изображения соответствует 1 км реального пространства), ретинотопическая проекция сетчатки на центральной зрительной системе нелинейна: небольшая центральная ямка

проецируется на гораздо более обширную область зрительной коры, чем такой же по площади участок с периферии сетчатки. Однако, если рассматривать не просто эту площадь, а плотность колбочек или ганглионарных клеток, которая уменьшается от центральной ямки к периферии, топологическая проекция окажется более или менее линейной. Поскольку в центральной ямке (фове) плотность ганглионарных клеток выше, проекция этой области занимает сравнительно большую площадь корковой зоны VI.

Восприятие звука

Слуховой анализатор представляет собой **экстероцептивную** систему, которая обеспечивает восприятие звука. Для сравнения: вестибулярная анализаторная система является **проприоцептивной** и обеспечивает поддержание равновесия и ориентировку тела в пространстве. Обе системы имеют свои собственные сенсорные (чувствительные) элементы. Эти сенсорные элементы расположены в непосредственной близости друг от друга: внутри **внутреннего уха**. Сенсорные элементы формируют рецепторную часть и представляют собой **механорецепторы**. Эти механорецепторы называются: **волосковые клетки**. Волосковые клетки представляют собой нейроэпителиальные структуры лабиринта. Лабиринт – это закрытое трубчатое образование, заполненное эндолимфой (жидкий компонент). Звуковое раздражение, трансформированное в поток нервных импульсов, от слуховых рецепторов в спиральном Кортиевом органе улитки передаётся по нервным волокнам кохлеарного (улиточного) нерва далее по слуховому тракту. Поток нервных импульсов от вестибулярных рецепторов, расположенных в полукружных каналах (макуле утрикулуса, макуле саккулуса и кристе ампулы, т.н. сенсорном гребешке), передаётся по волокнам вестибулярного нерва далее по вестибулярному тракту. Кохлеарный и вестибулярный нервы составляют единый вестибуло-кохлеарный нерв (VIII-й черепной нерв), который проводит информацию через мозжечково-мостовой угол прежде, чем войти в верхнюю часть продолговатого мозга.

В воспринимающей части слухового анализатора главный орган – это ухо. **Ухо** состоит из:

- **наружного;**
- **среднего и**
- **внутреннего.**

Наружное ухо включает себя

- **ушную раковину и**
- **наружный слуховой проход.**

Наружное ухо отделено от среднего уха **барабанной перепонкой**. Цепочка из слуховых косточек (**молоточка, наковаленки и стремечка**) образует **среднее ухо**. В среднем ухе

также имеются 2 (две) маленькие мышцы, которые крепятся к молоточку и стремечку. Молоточек крепится к барабанной перепонке. Стремечко контактирует с **овальным окошечком**. Овальное окошечко отделяет воздушную среду среднего уха от жидкой среды внутреннего уха. **Слуховая часть** внутреннего уха представлена закрученной спиралью улиткой (спиралевидной раковиной). Улитка включает в себя

- **улиточный канал**, заполненный эндолимфой;

➤ **Кортиев орган (орган Корти)**, расположенный внутри этого канала;

➤ 2 (два) других канала, заполненные перилимфой, называются **вестибулярная лестница** и **барабанная лестница**.

Обе эти лестницы соединяются между собой маленьким отверстием в вершине улитки – **геликотремой (helicotrema)**.

Колебания воздуха воспринимаются как звук. Частота слышимых колебаний составляет **50-16000** циклов в секунду. Диапазон частот, воспринимаемых с оптимальной остротой большинством индивидов, лежит в пределах **2000-5000 колеб./с**. Колебания воздуха проходят через наружный слуховой проход и вызывают вибрирование барабанной перепонки (это **воздушное проведение**). Барабанная перепонка и слуховые косточки образуют наиболее эффективно работающий аппарат, которые обеспечивают проведение вибрации на овальное окошко. Овальное окошко обеспечивает передачу вибрации на жидкую часть внутреннего уха

Движение текториальной (покровной) мембраны из-за звуковых вол движет цилии (реснички) волосковых клеток и вызывает выброс нейротрансмиттера из этих клеток

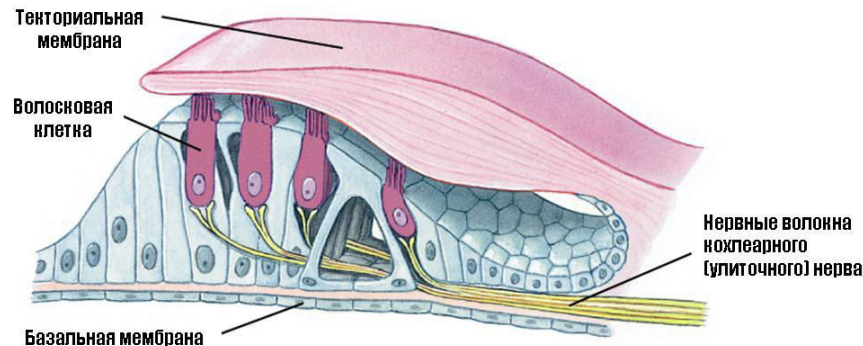


Рисунок 45. Строение органа Корти (Кортиева органа)

(перилимфу). Этот аппарат компенсирует потери энергии при прохождении звуковой волны от воздушного пространства к жидкому через овальное окошко. Всё же, некоторые вибрационные движения могут миновать слуховые косточки и достигать перилимфу напрямую через кость (**костное проведение**).

Вибрация вызывает волнение перилимфы, которое передаётся на

➤ **вестибулярную лестницу** через геликотрему вверх и вниз на **барабанную лестницу**;

➤ **вестибулярную мембрану** (мембрану Рейсснера), **базиллярную мембрану, эндолимфу** улиточного канала;

➤ спиральный **Кортиев орган** и **текториальную мембрану**;

➤ **круглое окошко**, где волны затухают.

Дистальные оконечности микроворсинок волосковых клеток Кортиева органа погружены в ригидную кератиноподобную текториальную мембрану. Насчитывается 140 цилий для каждой из 35000 внутренних и 13000 наружных волосковых клеток. При вибрации базилярной мембраны происходят перемещения цилий. Текториальная мембрана не перемещается в такой же степени, как волосковые клетки. Волосковые клетки электрически поляризованы, поэтому в момент, когда их цилии сгибаются вдоль оси

чувствительности, происходит стимуляция этих клеток. Ось чувствительности направлена вдоль базального тела. Волосковые клетки работают, как передатчики, а также и, как биологические усилители. Кортиев орган работает, как анализатор частоты. Высокая частота анализируется в основании его спирали, а низкая (<100 Гц) – на вершине спирали. При анализе частоты имеется **топотопическая организация**, т.е. специализация по различным тонам. Интенсивность звуковых колебаний отражается амплитудой вибрации Кортиева органа. Перемещения волосков волосковых клеток в направлении базального тела обуславливают генерирование электрических сигналов. Эти электрические сигналы распространяются к основанию волосковых клеток, где имеется синаптический контакт с нервным окончанием. **Волосковые клетки** как механорецепторы трансформируют механические колебания, вызванные звуковыми волнами, в **генераторные потенциалы**. Генераторные потенциалы, в свою очередь, стимулируют нервные окончания **биполярных клеток**. В результате, по кохлеарному («улитковому») нерву усиливается импульсация уже в виде потока потенциалов действия (Рис.45.).

Каждое из почти 30000 нервных волокон кохлеарного нерва имеет:

➤ **дистальные ветви**, которые оканчиваются в виде синаптических контактов на нескольких или множестве волосковых клеток спиралевидного Кортиева органа;

➤ **проксимальные ветви**, которые образуют синапсы на множестве нейронов как в дорсальном, так и в вентральном **кохлеарных ядрах**.

Кохлеарные ядра расположены на заднее-латеральной поверхности верхней части продолговатого мозга. Кохлеарные ядра тоже организованы топотопически. На уровне нижнего моста большинство этих нервных волокон переходит на противоположную сторону и идёт к высшим отделам ЦНС в составе латерального пучка. Некоторые волокна и кохлеарных ядер восходят к вышележащим отделам по испилатеральному латеральному пучку. По ходу восходящих слуховых путей происходит переключение в нескольких центрах (ядрах):

➤ **верхних оливах**;

➤ **трапециодном теле**;

➤ **ядре латерального пучка**;

➤ **нижних бугорках четверохолмия и**

➤ **медиальном коленчатом теле (МКТ)**.

Коммисуральные нервные волокна соединяют нижние бугорки. На уровне нижних бугорков также обнаруживается топотопическая организация. Часть латерального пучка между нижними бугорками и медиальным коленчатым телом **брахиум нижних бугорков**.

Волокна нейронов медиального коленчатого тела (**слуховая радиация**) восходят в составе задней ножки внутренней капсулы и оканчиваются в контралатеральной извилине Хешла (**полях 41 и 42**) в височной области коры больших полушарий. Это **слуховая кора**. Слуховая кора состоит из тонотопически организованной **первичной слуховой коры (поле 41)** в височной доле и, по крайней мере, из 5-ти слуховых областей в непосредственной близости от первичной слуховой коры. Восходящие пути слухового анализатора обладают 2-мя главными функциональными чертами:

- центр обработки сигналов на каждом уровне организован **тонотопически**;
- выход из каждого уха происходит в составе слуховых путей **билатерально** (с обеих сторон).

Большинство из этих путей проецируется контралатерально, а не ипсилатерально.

Из слуховой коры и других регуляторных центров слухового анализатора проецируются также нисходящие пути, протекающие в непосредственной близости от восходящих слуховых путей. Нейроны вышележащих центров через свои волокна в составе этих нисходящих путей участвуют либо в усилении восходящих сигналов, либо в подавлении «шумов». Так, нервные волокна интегрируются в систему, так называемой, систему обратной связи. Эта система включает в себя как перекрещивающиеся, так и не перекрещивающиеся проекции волокон, которые объединяются названием **оливо-кохлеарный пучок** или **кохлеарный пучок**. Этот пучок идет в составе вестибуло-кохлеарного нерва и оканчивается в основании волосковых клеток Кортиева органа. Тормозные влияния, передаваемые волокнами этого пучка, подавляют активность афферентных (восходящих) волокон кохлеарного нерва. Такое подавление необходимо для предотвращения избыточной сигнализации, которая воспринимается как шум. Работа слухового анализатора ассоциирована с реализацией дополнительных рефлексов, которые вовлекают в свои механизмы ядра ствола головного мозга, спинной мозг, в особенности, моторные центры. Эти моторные центры регулируют сократительную активность шейной мускулатуры, которая обеспечивает повороты головы в направлении источника звука.

Восприятие запаха и вкуса

Функционирование анализаторов запаха и вкуса осуществляется сходным образом. Хотя бы потому, что позволяет анализировать присутствие в окружающей среде и в употребляемой пище определённых сигнальных молекул, т.е. эти две сенсорные системы **хемочувствительны**. Эти сигнальные молекулы, соответственно, сигнализируют о химическом составе окружающей и

поглощаемой организмом материи. Конечно же, такая способность сенсорных систем организма чрезвычайно важна, поскольку обеспечивает точную оценку потенциальной полезности или опасности химического состава окружающей среды. Ещё один интересный факт состоит в том, что рецепторная часть обонятельного анализатора (обоняния) наиболее близко расположена к головному мозгу, по сравнению с другими анализаторами (Рис.46.).

Итак, определённые сигнальные молекулы проникают в носовую полость. В верхней части (в области крыши носовой полости), наиболее близко контактирующей с головным мозгом, обнаруживается сосредоточение, так называемого, **обонятельного эпителия**. Обонятельный эпителий обонятельной системы, непосредственно обеспечивающий детекцию (определение) сигнальных молекул (одорантов), формирующих запах. Обонятельный эпителий состоит из 4-х типов клеток:

1. обонятельные клетки;
2. опорные клетки;
3. базальные клетки;
4. ворсинчатые клетки.

Обонятельные клетки – это биполярные нейроны, аксоны которых собираются и образуют **обонятельный (обонятельный) нерв**. Обонятельные нервы проводят сигналы через решётчатую пластину и оканчиваются, т.е. образуют терминали на дендритах **митральных клеток**. Митральные клетки локализуются в клубочках (гломерулах) **обонятельных (обонятельных) лукович**. Апоикальные (верхушечные) полюсы этих биполярных нейронов покрыты неподвижными цилиями (ворсинками). Плазматическая мембрана этих цилий содержит множество одорант-связывающих белков, эти белки являются **обонятельными рецепторами**. Проникающие в область крыши носовой полости одоранты растворяются серозным секретом желёз Боумена (*Bowman*), расположенных в собственной пластинке (*lamina propria*) слизистой оболочки.

Опорные клетки аналогично глиальным клеткам нервной ткани обеспечивают метаболическую и физическую поддержку обонятельным клеткам. Опорные клетки оснащены микроворсинками и формируют возвышенную терминальную сеть.

Базальные клетки являются стволовыми клетками. Как стволовые клетки они заключают в себе способность дифференцироваться либо в опорные, либо в обонятельные клетки. Именно, постоянное деление базальных клеток обеспечивает обновление обонятельного эпителия каждые 2-4 недели.

Ворсинчатые клетки своей базальной поверхностью контактируют с афферентными нервными окончаниями, специализирующимися на передаче общего ощущения. Нервные волокна – это, главным образом, терминальные ветви тройничного

нерва, даже чаще чем ольфакторного нерва. По этим волокнами передаются ольфакторные афферентные сигналы. Железы Боумена секретируют белковый секрет, который по протокам выделяется на поверхность слизистой оболочки. Функциональная роль такого секрета состоит в обеспечении захвата и растворения молекул одорантов. Кроме того, постоянный ток секрета из желёз Боумена обеспечивает вымывание молекул старых одорантов (Рис.46.).

Именно, мембрана биполярных нейронов изобилует мембранными белковыми ольфакторными рецепторами. Молекулы одорантов строго специфически по принципу «ключ к замку» взаимодействуют с этими рецепторами.

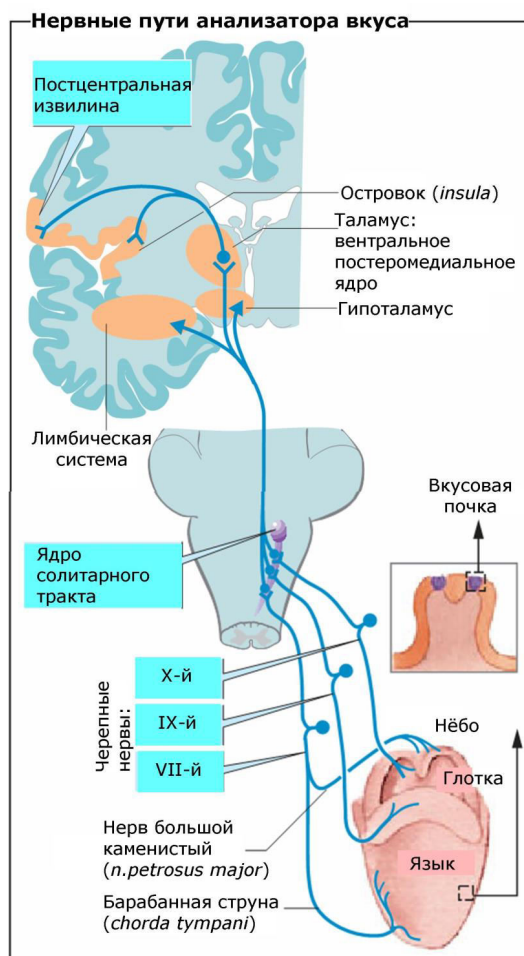


Рисунок 46. Схематическое представление нервных путей передачи и центров процессинга сигналов в анализаторе вкуса.

Работа вестибулярной анализаторной (сенсорной) системы

Функциональная роль вестибулярной анализаторной (сенсорной) системы состоит в мониторинге (отслеживании) изменений положения головы и тела, движений головы (кинетической составляющей) в соответствии с действием гравитационных сил. Прежде всего, как и любой другой анализатор, вестибулярная система воспринимает сигналы с периферии и передаёт информацию центростремительно в центральную нервную систему. Информация поступает от 3-х (трёх) афферентных источников:

- **глаз;**
- **проприорецепторов, распространённых по всему телу;**
- **вестибулярного перепончатого лабиринта (полукружных каналов).**

Три афферентных источника интегрируются в три системы:

- **визуальную;**
- **проприоцептивную;**
- **вестибулярную.**

Все эти три системы объединяются одним понятием: **«триада равновесия»**.

Вестибулярная система – это фактически проприоцептивная система, функциональная роль которой состоит в поддержании равновесия, соответствующем направлению взгляда, поддержании постоянства зрительного плана (положения головы). Первично всё это осуществляется путём настройки и координации мышечного тонуса в разных частях тела (Рис.47.).

Рецепторы и рецепторные органы в каждом ухе, относящиеся к вестибулярному анализатору, включают в себя:

- **3 (три) ампулярные кресты (сенсорные гребешки),** которые расположены в ампуле каждого из 3-х полукружных каналов;
- **макулы (маточки) утрикулюса;**
- **макулы саккулюса.**

Три полукружных канала ориентированы в трёхмерном пространстве под углом один относительно другого. Полукружные каналы, утрикулус и саккулюс наполнены эндолимфой (сообщается с улитковым каналом) и окружаются перилимфой (сообщается с вестибулярной лестницей и барабанной лестницей).

От 75 до 100 стереоцилий (волосков) и 1 (одна) киноцилия располагаются на каждой из множества волосковых клеток в крестах

и макулах. Цилии входят в желатинозный матрикс, который распределяется напротив крыши ампулы. Каждая клетка электрически поляризована. Киноцилия располагается с одной стороны от стереоцилии. Киноцилия – это настоящая цилия, а стереоцилии являются микроворсинками.

Реакция каждой волосковой клетки является **реакцией облегчения** в момент, когда волоски изгибаются в направлении киноцилии.

Реакция ингибирования (торможения) происходит в момент, когда волоски изгибаются в противоположном направлении.

Все волосковые клетки в кристах поляризованы и имеют одну и ту же ось чувствительности. Ампулярная криста реагирует на угловые движения: реагирует только на ускорение или замедление, но не на постоянные движения головы. Движения эндолимфы внутри полукружных каналов происходят в результате движений головы. Эти движения обуславливают изгибы желатинозного матрикса и цилий, что и обеспечивает эффекты **облегчения** и **ингибирования**.

Макула саккулюса («мешочка») ориентирована своей длинной осью, главным образом, вертикально. Макула утрикулюса

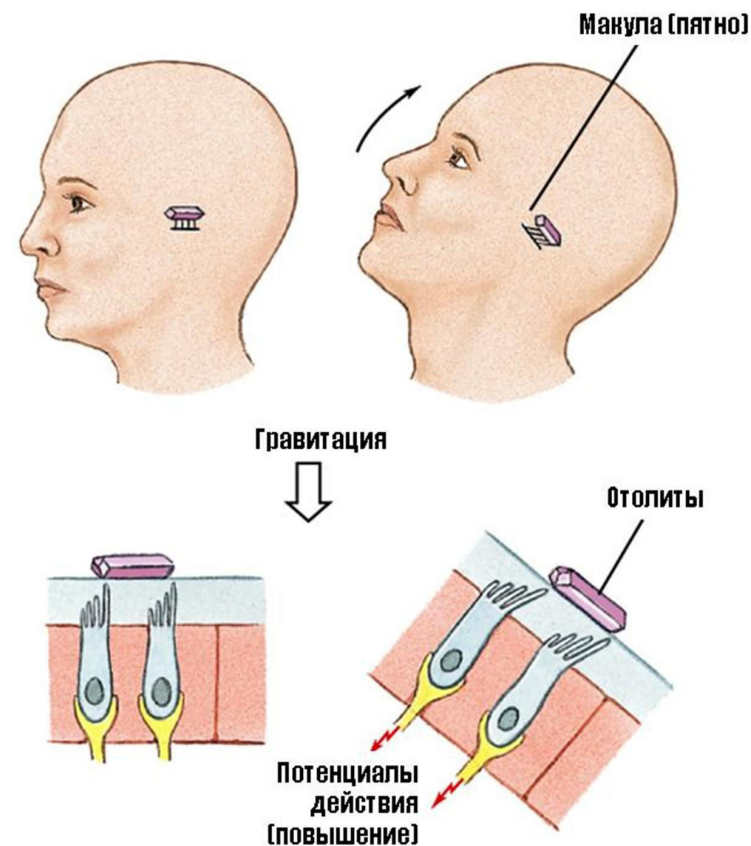


Рисунок 47. Схема работы отолитового аппарата и волосковых клеток.

(«маточки») ориентирована своей осью, в основном, горизонтально. Стереоцилии и киноцилии каждой волосковой клетки входят в желатинозный матрикс с отолитовыми кристаллами. Две макулы, называемые также отолитовыми органами, приводятся в возбуждение линейными ускорениями. Макула саккулюса реагирует на вертикальные ускорения или замедления, вызванные движениями и гравитационными силами. Такие воздействия на вестибулярный аппарат человек испытывает, например, при подъёме или спуске в лифте. Рецепторные элементы саккулюса также, по мнению ряда исследователей, являются сенсором для восприятия вибрации.

Клетки макулы утрикулюса реагируют на горизонтальные перемещения тела.

Эффекторное действие вестибулярной системы выполняется через мышечную деятельность. Эта деятельность выражается в виде глазных рефлексов, рефлексов, координирующих положение головы и движение тела. Такие специализированные рефлексы инициируются стимулами от проприорецепторов и далее обеспечивают:

- усиление мышечного тонуса в момент, когда субъект находится в стационарной позиции (поддержание баланса, стоя в движущемся транспорте);

- запускание сократительной активности мышц, вызванное изменением положения головы, туловища, конечностей, направленное на поддержание баланса, например, при хождении по верёвке или гимнастическому бревну.

Тела нейронов, волокна которых формируют вестибулярный нерв, локализуются в **вестибулярных ганглиях**. Дистальные волокна этих нейронов оканчиваются синапсами на волосковых клетках макул и крист ампулы, т.е. в рецепторной части анализатора. Большинство проксимальных волокон этих нейронов входит вовнутрь ствола головного мозга и оканчивается синапсами в 4-х **вестибулярных ядрах (верхнем, латеральном, медиальном и нижнем)**. Аксоны, происходящие из крист ампулы, оканчиваются в медиальном и верхнем (ядре Бехтерева) ядрах. Волокна, происходящие из макул утрикулуса и саккулуса, первично оканчиваются в латеральном, нижнем (ядре Дейтерса) и медиальном ядрах. Другие волокна вестибулярного тракта несут информацию через нижние ножки мозжечка в кору мозжечка во флоккуло-нодулярную долю ипсилатерально. Флоккуло-нодулярная доля мозжечка часто прямо так и называется вестибулоцеребеллум (вестибулярный мозжечок) (Рис.48.).

В обратном направлении из флоккуло-нодулярной доли и фастигиального ядра (ядра шатра) проецируются нервные волокна в вестибулярные ядра. Эти нисходящие волокна к вестибулярным ядрам из мозжечка идут и с перекрещиванием, и без перекрещивания. Таким образом, вестибулярные ядра принимают сигналы как восходящие от вестибулярных рецепторов, так и нисходящие из мозжечка. Эти ядра имеют реципрокные отношения с флоккуло-нодулярной долей и ядром шатра мозжечка. От вестибулярных ядер потоки сигналов идут по:

- нисходящему вестибулоспинальному тракту в спинной мозг;
- восходящему медиальному продольному пучку в мозжечок;
- восходящему в ствол головного мозга, который после переключения в таламусе проецируется в постцентральную извилину между полями 2 и 5.

Проекции нейронов вестибулярных ядер обуславливают реакцию нейронов в таламусе в ответ на потоки импульсов, передаваемых по нервным волокнам из утрикулуса и саккулуса.

Аксоны нейронов вестибулярных ядер, восходящие в ипсилатеральный таламус, проходят через ретикулярную формацию моста вентрально в составе восходящего тракта Дейтерса и медиального продольного пучка. Нейроны вестибулярных ядер могут быть активизированы сигналами из контралатерального таламуса.

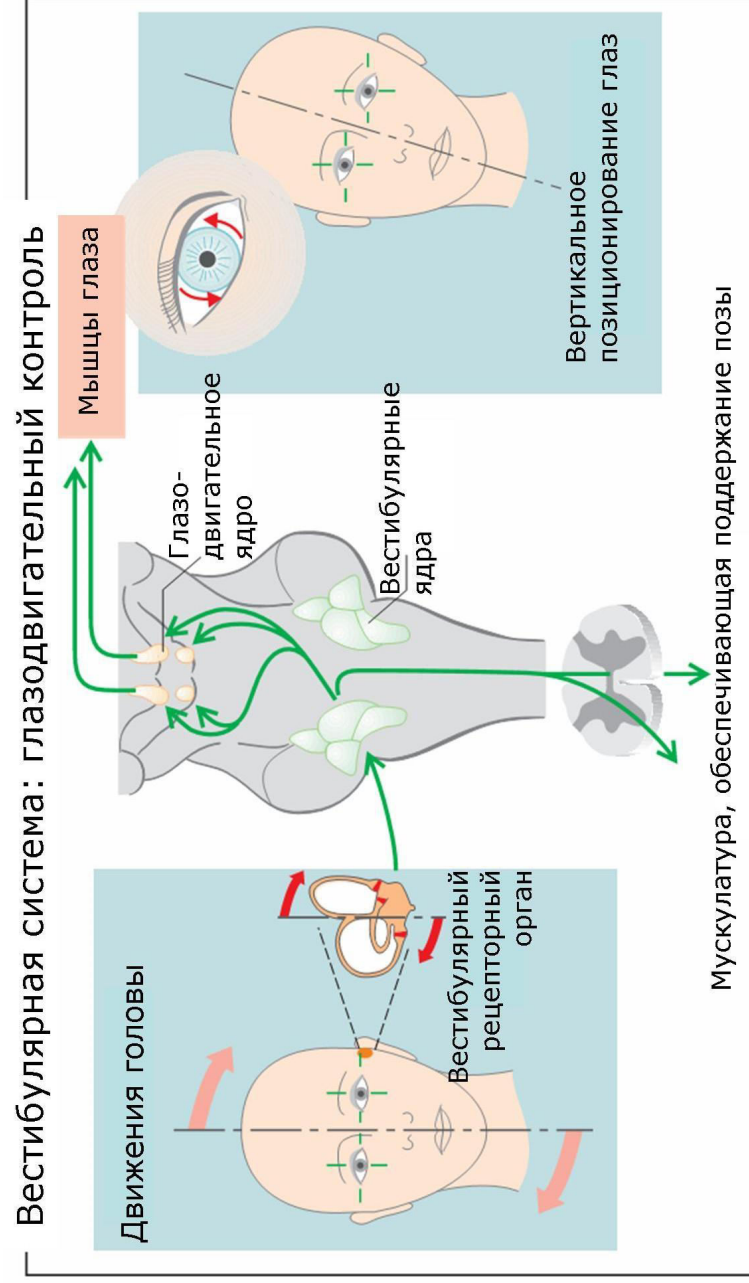
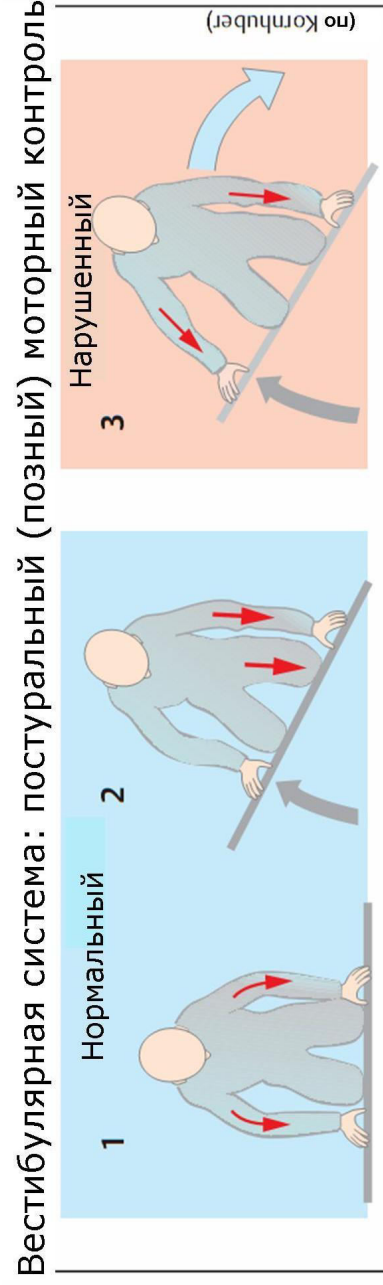


Рисунок 48. Взаимодействие вестибулярного аппарата и системы глазодвигательного контроля.

53



54

Рисунок 49. Действие вестибулярной системы при обеспечении баланса тела.

ЧАСТЬ 4. УЧЕНИЕ О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

ЛЕКЦИЯ 16. Условные и безусловные рефлексы. Мотивация. Принцип доминанты. Обучение и память. Механизмы и виды памяти

Высшая нервная деятельность (ВНД) – это деятельность коры больших полушарий головного мозга и ближайших к ней подкорковых образований, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление (поведение) человека и высокоорганизованных животных и к окружающей среде.

Российский физиолог И.М. Сеченов в своей работе «Рефлексы головного мозга» (1863) впервые высказал мысль о связи сознания и мышления человека с рефлекторной деятельностью головного мозга. Эта идея была экспериментально подтверждена и развита академиком И. П. Павловым, который по праву является создателем учения о высшей нервной деятельности. Основой высшей нервной деятельности являются условные рефлексы.

Все рефлекторные реакции организма в ответ на действие различных раздражителей И.П. Павлов подразделил на две группы: **безусловные** и **условные**.

Безусловные рефлексы – это врожденные рефлексы, передаваемые по наследству от родителей. Они являются видовыми, относительно постоянными и осуществляются низшими отделами ЦНС: *спинным мозгом, стволом головного мозга и различными подкорковыми ядрами головного мозга*. Безусловные рефлексы, например, *сосательный, глотательный, зрачковый* рефлексы, *кашель, чихание* и др. сохраняются даже у животных, лишенных больших полушарий. Они образуются в ответ на действие определенных раздражителей. Так, рефлекс слюноотделения возникает при раздражении пищей вкусовых сосочков языка. Возникшее возбуждение в виде нервного импульса проводится по чувствительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр слюноотделения, откуда оно по моторным волокнам передается слюнным железам, вызывая слюноотделение. На основе безусловных рефлексов осуществляются регуляция и согласованная деятельность разных органов и их систем, поддерживается само существование организма.

В изменчивых условиях окружающей среды сохранение жизнедеятельности организма и приспособительное поведение осуществляется благодаря образованию *условных рефлексов*. **Условные рефлексы** осуществляются с обязательным участием коры больших полушарий головного мозга. Они не являются врожденными, а образуются в течение жизни на базе безусловных рефлексов под воздействием определенных факторов внешней

среды. Условные рефлексы строго индивидуальны, т. е. у одних индивидов тот или иной рефлекс может присутствовать, у других – отсутствовать.

Условные рефлексы формируются в результате сочетания безусловного рефлекса с действием условного раздражителя. Для выработки условного рефлекса необходимо соблюдение двух условий:

1) действие условного раздражителя должно обязательно несколько *предшествовать* действию безусловного раздражителя (условный сигнал должен быть подан хотя бы за 5–30 с **до** подачи безусловного сигнала и некоторое время сопровождал процесс действия этого безусловного рефлекса);

2) условный раздражитель должен *неоднократно подкрепляться* действием безусловного раздражителя.

В лабораториях И.П. Павлова после нескольких сочетаний звонка с приемом пищи у собаки наблюдалось слюноотделение при одном звуке звонка без пищевого подкрепления.

Предстартовое состояние у спортсмена, позволяющее привести организм в готовность к выполнению забега, формируется задолго до выхода на беговую дорожку при получении определенных условных сигналов о предстоящем забеге.

Механизм образования условного рефлекса базируется на формировании и закреплении **временной связи** (замыкания) между двумя очагами возбуждения в коре головного мозга. Для рассмотренного примера такими очагами являются центры слюноотделения и слуха. Дуга условного рефлекса в отличие от таковой безусловного значительно усложнена и включает рецепторы, воспринимающие условное раздражение, чувствительный нерв, проводящий возбуждение в головной мозг, участок коры, связанный с центром безусловного рефлекса, двигательный нерв и рабочий орган.

Биологическое значение условных рефлексов в жизни человека и животных огромно, так как они обеспечивают их приспособительное поведение: позволяют точно ориентироваться в пространстве и времени, находить пищу (по виду, запаху), избегать опасности, устранять вредные для организма воздействия. С возрастом число условных рефлексов возрастает, приобретает опыт поведения, благодаря которому взрослый организм оказывается лучше приспособленным к окружающей среде, чем детский.

При определенных условиях осуществляется торможение условных рефлексов. При изменении условий существования в организме образуются новые условные рефлексы, а выработанные ранее ослабевают или вовсе исчезают благодаря процессу торможения. И.П. Павлов опытным путем выявил два вида торможения условных рефлексов: *внешнее* и *внутреннее*.

Внешнее торможение происходит в случае образования в коре больших полушарий мозга нового очага возбуждения под действием более сильного раздражителя, не связанного с данным условным рефлексом. Например, боль приводит к торможению пищевого условного рефлекса. Или выработанный у животных условный пищевой рефлекс на свет, не проявляется при внезапном действии шума. Чем сильнее посторонний раздражитель, тем больше его ослабляющее действие.

Внутреннее торможение условного рефлекса развивается постепенно в случае многократного отсутствия подкрепления условного раздражителя безусловным. Благодаря внутреннему торможению в ЦНС происходит угасание биологически нецелесообразных для организма реакций, утративших свое значение в измененных условиях среды. Образование новых условных рефлексов и исчезновение старых позволяет организму менять свое поведение, всякий раз приспосабливаясь к особенностям среды обитания. Внутреннее торможение даёт организму возможность сводить к минимуму биологически нецелесообразные, лишние реакции в ответ на различные раздражители, переставшие подкрепляться безусловными рефлексами.

Наиболее сложные формы приспособительного поведения свойственны человеку. Так же как у животных, они связаны с образованием условных рефлексов и их торможением. Однако у человека деятельность коры больших полушарий головного мозга обладает наиболее развитой способностью к анализу и синтезу сигналов, поступающих из окружающей и внутренней среды организма. Аналитическая деятельность коры заключается в тонком различении (дифференцировке) по характеру и интенсивности действия множества раздражений, действующих на организм и доходящих в форме нервных импульсов до мозговой коры. За счет внутреннего торможения в коре осуществляется дифференцировка раздражителей по степени их биологической значимости. Синтетическая деятельность коры проявляется в связывании, объединении возбуждений, возникающих в разных зонах коры, что формирует сложные формы поведения человека.

Первая и вторая сигнальные системы. *Сигнальной системой* называют совокупность процессов в нервной системе, которые осуществляют восприятие, анализ информации и ответную реакцию организма. Академик И. П. Павлов разработал учение о первой и второй сигнальных системах.

Первой сигнальной системой он назвал деятельность коры больших полушарий мозга, которая связана с восприятием через рецепторы непосредственных раздражителей (сигналов) внешней среды, например световых, тепловых, болевых и т. д. Она является основой для выработки условных рефлексов, присущих как животным, так и человеку.

В отличие от животных человеку как социальному существу свойственна ещё и *вторая сигнальная система*, связанная с функцией речи, со словом, слышимым или видимым (письменная речь). Слово, по определению И.П. Павлова, является сигналом для работы первой сигнальной системы («сигналы сигналов»). Например, действия человека (его поведение) будут одинаковыми как при произнесении слова «пожар!», так и при действительно наблюдаемом (зрительное раздражение) им пожаре. Образование условного рефлекса на основе речи является качественной особенностью высшей нервной деятельности человека.

Вторая сигнальная система сформировалась у человека вследствие общественного образа жизни и коллективного труда и выступала средством общения. Слово, речь, письмо являются не только слуховым и зрительным раздражителями, они несут также определенную информацию о предмете или явлении, т. е. определенную смысловую нагрузку. В процессе обучения речи у человека возникают временные связи между нейронами коры, воспринимающими сигналы от разных предметов, явлений, событий, и центрами, воспринимающими словесное обозначение этих предметов, явлений и событий, их смысловое значение. Вот почему у человека условно образованный рефлекс на какой-либо раздражитель легко воспроизводится без подкрепления, если этот раздражитель выразить словесно. Например, на словосочетание «утюг горячий!», человек отдернет руку и не коснется его. У собаки тоже можно выработать условный рефлекс на слово, но оно будет восприниматься ею как определенное звуко сочетание без понимания смысла. Так, дрессированная собака, поднимающаяся на задние лапы при слове «служи», никак не будет реагировать на одинаковый по смыслу приказ «стань вертикально».

Развитие у человека речи повысило его способность отражать явления внешней среды, накапливать и использовать опыт предыдущих поколений. В результате сформировалась свойственная только человеку форма отражения действительности, называемая *сознанием*. Человек с помощью слов, математических символов, образов художественных произведений может передавать другим людям знания об окружающем мире, в том числе и о самом себе. Благодаря слову (словесной сигнализации) у человека появилась возможность отвлеченно и обобщенно воспринимать явления, находящие свое выражение в понятиях, суждениях, умозаключениях. Например, слово «деревья» обобщает многочисленные породы деревьев и отвлекает от конкретных признаков дерева каждой породы.

Способность к обобщению и отвлечению служит основой *мышления* человека, являясь результатом функции всей коры мозга и в особенности ее лобных долей. Благодаря отвлеченному логическому мышлению человек познает окружающий

мир и его законы. Способность к мышлению используется человеком в его практической деятельности, когда он ставит определенные цели, намечает пути реализации и достигает их. В ходе исторического развития человечества благодаря мышлению накоплены огромные знания о внешнем мире.

Таким образом, благодаря первой сигнальной системе достигается конкретное чувственное восприятие окружающего мира и познается состояние самого организма. С развитием у человека второй сигнальной системы достигается чрезвычайной сложности абстрактная *аналитическая и синтетическая* деятельность коры, проявляющаяся в способности делать широкие обобщения, создавать понятия, открывать действующие в природе законы. Поэтому поведение человека, контролируемое второй сигнальной системой, состоит из целенаправленных действий. Две сигнальные системы тесно взаимодействуют между собой, так как вторая сигнальная система возникла на базе первой и функционирует в связи с ней. У человека вторая сигнальная система преобладает над первой вследствие общественного образа жизни и развития мышления.

ЧАСТЬ 5. АДАПТАЦИЯ. ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ К ФИЗИЧЕСКОЙ РАБОТЕ

ЛЕКЦИЯ 17. Работоспособность. Утомление. Физиология спортивной тренировки. Физиология физических упражнений

Для развития наилучшей работоспособности и снижения утомляемости часто практикуются **аэробные упражнения**. Аэробные упражнения выполняются в местах доступа богатой кислородом газовой смеси во вдыхаемом воздухе (прогулка или бег в лесопарковой зоне, плавание или гребля в открытом водоеме). Аэробные упражнения можно продолжать в течение 20-45 мин в утреннее или вечернее время суток, избегая изнеможения.

Анаэробные упражнения также включаются в программу с целью резкого усиления обмена веществ, стимулирования углеводного обмена посредством снижения уровня глюкозы в крови и опорожнения её резервов. В комплекс этих упражнений включаются спринтерские рывки на дистанцию 60-100 м, а также подтягивание на перекладине и отжимания на брусьях, подъем тяжестей.

Длительность таких упражнений краткая (1-5 мин), с повторениями (5-8 повторений с 1-2 перерывами). Комплекс на развитие навыков (ловкости) включает упражнения на гибкость, развитие баланса и координации движений (растяжки, наклоны, стойки на руках на голове, подвижные игры, прыжки). Этот комплекс эффективен для перераспределения кровотока в брюшной полости, стимулирования моторики, эвакуаторной функции как в верхних, так и в нижних отделах кишечника. Этот комплекс обеспечивает существенное психотерапевтическое и антистрессовое, расслабляющее воздействие, улучшение расположения духа. В индивидуально подбираемые программы включаются упражнения, вызывающие приятные физические ощущения и эмоциональные переживания.

Показано, что, именно, аэробные упражнения вызывают наиболее общее улучшение работы головного мозга согласно данным ЭЭГ исследований. Аэробные упражнения, вероятно в силу особой чувствительности мозга к уровню кислородоснабжения, обеспечивают существенные сдвиги активности мозга.

Реакции нервной системы зависят и от условий окружающей среды, в которой выполняются упражнения. Например, упражнения, выполняемые в течение 1 часа при 60 % от максимального потребления кислорода (VO_{2max}) в нормальных температурных условиях (18°C), могут и не приводить к существенным сдвигам в работе центральной нервной системы, судя по электроэнцефалограмме (ЭЭГ).

Однако только при выполнении упражнений в условиях повышенной температуры (40°C) происходят явные изменения отношения частот альфа- к бета- в 3-х отведениях: фронтальном (лобном) (F3); срединной линии центральной области (С) и срединной линии окципитальной (затылочной) зоны (О) [Nybo и Nielsen, 2001]. Изменения в ЭЭГ активности проявляются только в ответ на физические упражнения достаточно высокой мощности. Есть тому свидетельство: выраженное повышение биоэлектрической активности головного мозга, которое проявляется тотчас после прекращения физической нагрузки величиной 200 Вт по сравнению с более низкими величинами мощности.

Для определения адаптивных преобразований в ЦНС применяют мета-анализ ЭЭГ субъектов, выполняющих физические упражнения. Мета-анализ ЭЭГ позволил обнаружить, что во время и после выполнения упражнений альфа-активность (абсолютная

спектральная мощность) повышается по сравнению с её величиной до начала упражнений. Однако относительная спектральная мощность альфа-активности не отличается существенно. Дельта-, тета- и бета-активность также возрастают во время и после выполнения физических упражнений.

При нагрузках, приближенных по интенсивности к максимальным (150-200 Вт), ЭЭГ активность возрастает для всего спектра анализируемых частот (бета₁-; бета₂-; альфа₁-; альфа₂- и тета-). Сдвиги в ЭЭГ остаются явными сразу после окончания упражнений и приближаются к контрольным величинам через 10 минут после окончания. ЭЭГ изменяется в следующих отведениях: F3, F4, F7, F8, C3, C4, P3 и P4, т.е. во фронтальных и центрально-париетальных областях.

Современными (иммуногистохимическими) методами исследования доказано, что при физической нагрузке как у тренированных, так и не тренированных экспериментальных животных проявляется положительная (+) иммунореактивность на нейротрофический фактор мозгового происхождения (BDNF). Этот нейротрофин удавалось обнаруживать преимущественно в мотонейронах вентральных рогов спинного мозга и в их аксонных отростках, проходящих через белое вещество. Однако положительная (+) иммуногистохимическая реакция на BDNF обнаруживается и в нервных волокнах в дорсальных рогах в желатинозной субстанции.

В исследованиях с применением другого современного метода: Вестерн блоттинга ("*Western blotting*"), доказано, что уровень белка синапсина I у тренированных индивидов может быть на 135 % выше, чем у нетренированных. Уровень вновь синтезированной мРНК синапсина I существенно повышается уже после 3-х и 7-ми дней бега.

Итак, не вызывает сомнений, что физические упражнения оказывают своё адаптогенное действие и на молекулярном уровне. Аэробные, силовые упражнения, а также упражнения на развитие координации повышают экспрессию генов, образование мРНК и синтез белковых факторов, которые обеспечивают пластичность клеток центров головного мозга. В частности, повышается пластичность отделов, регулирующих моторную активность, процессы обучения и памяти.

До 80-90 % кислорода, доставляемого к тканям в течение длительных аэробных упражнений (подводных погружений), связаны с гемоглобином в крови и с **миоглобином** в мускулатуре. **Миоглобин** обеспечивает огромный резерв кислорода в мышцах, благодаря высокому сродству по отношению к кислороду. Кислород из крови пассивно поступает в мышечные клетки, поскольку сродство с миоглобином выше, чем с гемоглобином. Этот резерв кислорода используется интенсивно работающей мускулатурой.

Метаболические адаптивные перестройки обеспечивают повышение кислотных буферных свойств крови, активности ферментов, обеспечивающих как аэробные (цитрат синтаза), так и анаэробные (лактат дегидрогеназа) процессы в сердечной и скелетной мускулатуре. При выполнении физических упражнений также повышается активность ферментов, необходимых для бета-окисления жирных кислот (бета-гидроксиацил-CoA-дегидрогеназа).

Углекислый газ (CO₂) заключает в себе потенциал для инициирования гуморальной составляющей вазодилаторной (сосудорасширяющей) реакции на физическую нагрузку. Доказано, что CO₂ вовлечён в качестве посредника в сосудодвигательный механизм, действующий в организме при мышечной нагрузке. Действительно, мозговой кровоток резко возрастает, в ответ на повышение уровня в притекающей крови CO₂. Постепенное повышение уровня CO₂ в артериальном русле опосредует общее снижение мозгового кровотока при физической нагрузке в организме.

ЛЕКЦИЯ 18. Физиологические особенности детей, подростков и взрослых. Физиологические основы организации занятий физической культурой и спортом

Развитие двигательных (моторных) рефлексов в постнатальный период – это основа основ двигательной активности индивида. Рефлексы обеспечивают реагирование новорождённого на различные стимулы из окружающей среды. Такое развитие рефлексов осуществляется до тех пор, пока младенец не научится отвечать на стимулы наиболее подходящим образом. Некоторые рефлексы сами быстро развиваются и становятся произвольными, а большинство затем исчезают.

Новорождённый практически ещё неспособен координированную двигательную активность большей части своего тела. Со временем организм младенца обучается регулировать сократительную активность многих групп мышц, которые обеспечивают удержание и повороты головы, удержание туловища в положении сидя, а затем и в положении стоя, а также брать и удерживать рукой предметы. Становление двигательной активности – это дело не одного дня, оно осуществляется постепенно. С течением времени нервная система младенца обучается контролировать различные группы мышц, которые и производят вначале более простые, а затем всё более сложные двигательные акты. Вообще, последовательность событий в становлении двигательной активности вполне стереотипна и предсказуема (Рис.50). Однако для каждого индивида варьирует время (возраст), в течение которого формируется определенный навык и умение. Например, большинство малышей начинает ходить в течение 12-го – 14-го месяцев, но

некоторые – даже ранее 9-го месяца постнатальной жизни. Тотчас и незадолго после рождения младенец ещё слабо контролирует движения тела и большинство времени проводит в, так называемой, «фетальной позиции». Примерно в таком положении он располагается и в утробе матери. Среди всех двигательных актов в этом периоде доминируют наряду с «фетальной позицией», так называемые, *примитивные рефлексы*. Эти примитивные рефлексы необходимы для того, чтобы, выжить в раннем постнатальном периоде, когда новорождённый ещё столь уязвим.

Рефлексы, регулируемые нижними отделами головного мозга, постепенно дают начало развитию искусных произвольных движений, которые в свою очередь контролируются высшими отделами центральной нервной системы. Первая произвольная задача новорождённого состоит в том, чтоб, двигая руками и ногами, обеспечить себе поддержание прямого горизонтального положения. Такой манёвр требует больших затрат мускульной энергии младенца. Малыш со временем всё интенсивнее сознательно двигает руками и ногами во все стороны, развивая тем самым координацию движений и силу скелетной мускулатуры. Эти двигательные акты сопровождаются формированием и закреплением определенных нейронных связей в головном мозге. Развившись и закрепившись, эти нейронные связи впоследствии позволяют ребенку выполнять моторные акты автоматически, бессознательно и неосмысленно.

Развитие моторных способностей развивающегося организма, в первую очередь, зависит от зрелости центральной нервной системы и состояния мускулатуры. В какой степени будут развиты эти функциональные системы, в такой же степени будет прогрессивна моторная деятельность.

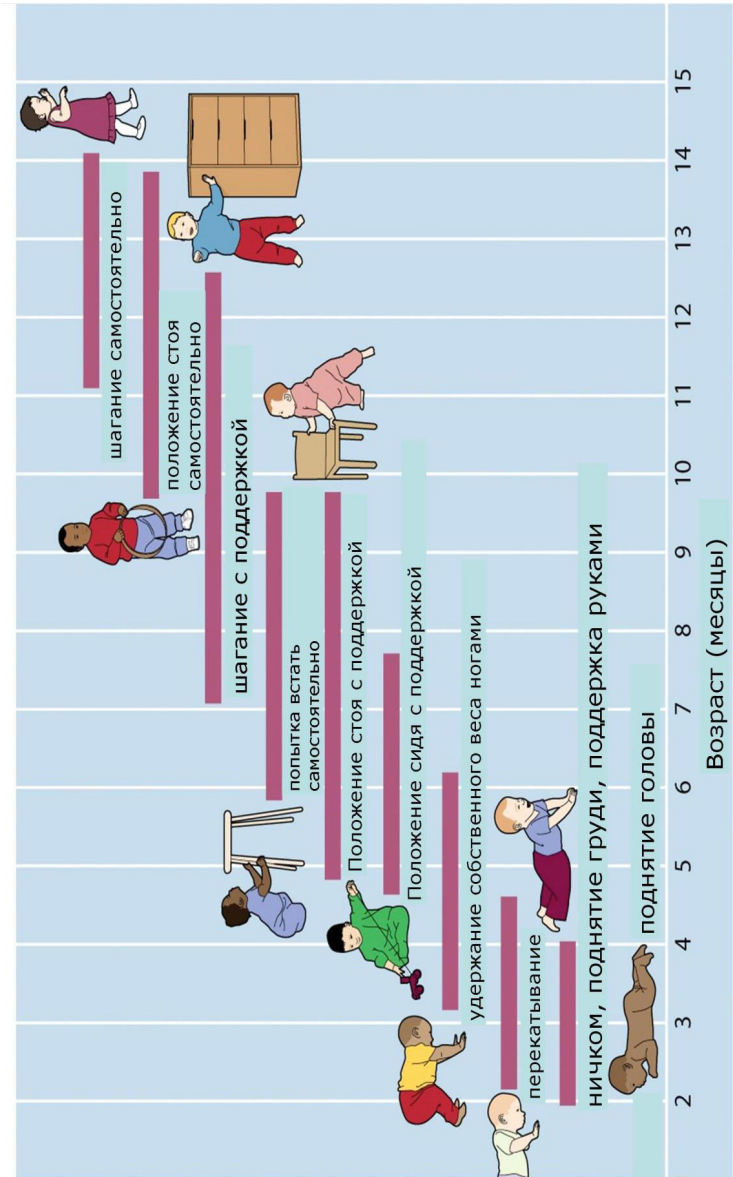


Рисунок 50. Развитие двигательной активности в периоде младенчества и раннего детства

* Рисунки: 7(а; б); 8; 9 заимствованы, незначительно модифицированы и переведены с английского языка из:

Dee Unglaub Silverthorn, William C. Ober, Claire W. Garrison, and Andrew C. Silverthorn **Human Physiology**. An integrated approach. 2nd edition. Benjamin-Cummings Publishing Company, 2000: 816 pages.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.

1. Общий курс физиологии человека и животных. В 2-х кн. / Под ред. А.Д. Ноздрачева. – М.: Высш.школа, 1991. Кн.1 -512с. Кн2. – 528с.
2. Основы физиологии. Под ред. П.Стержки. М., «Мир», 1984г.
3. Принципы двигательной регуляции у человека. Ч. I, Редкол., Р.В.Петров и др., АН СССР, ВИНТИ, М., 1990г.
4. Скок В.И., Шуба М.Ф. Нервно-мышечная физиология. Киев, Вища шк., 1986г.
5. Тхоревский В.И. Физиология человека. Москва «Физкультура, образование, наука», 2001: 492 с.
6. Физиология человека. В 3-х т. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир, 1996. т.1 – 313с; т.2 – 313 с; т.3 – 198 с.
7. Физиология человека. Под ред. Г.И.Косицкого. М.: Медицина, 1985г.
8. Физиология человека.: в 4-х т. / перев.с англ.под ред. П.Г. Костюка. – М.: Мир, 1985. – перев.изд.: Human physiology (Berlin etc., 1983). – 311с.
9. Физиология человека. Под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 1997 – 448 с.
10. Dee Unglaub Silverthorn, William C. Ober, Claire W. Garrison, and Andrew C. Silverthorn Human Physiology. An integrated approach. 2nd edition. [Физиология человека. Интегрированный подход. 2-е издание]. Benjamin-Cummings Publishing Company, 2000 - 816 pages.
11. Per-Olof Astrand, Kaare Rodahl et al. Textbook of work physiology: physiological bases of exercise [Учебник по физиологии труда: физиологические основы упражнений]. Third edition [3-е издание], New York, McCraw-Hill Book Company, 1986.
Per-Olof Astrand, Kaare Rodahl et al. Textbook of work physiology: physiological bases of exercise. [Учебник по физиологии труда: физиологические основы упражнений]. 4th Edition [4-е издание], New York, Human Kinetics, 2003: 656 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ 2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ -----	3
<u>ЛЕКЦИЯ 11. Роль моторной зоны коры в регуляции произвольной (волунтарной) двигательной активности (пирамидная система)</u> -----	3
<u>ЛЕКЦИЯ 12. Функциональная взаимосвязь структур головного мозга в процессе регуляции автоматической двигательной активности (экстрапирамидная система)</u> -----	12
<u>ЛЕКЦИЯ 13. Нервные связи и роль мозжечка в регулировании положения тела и координации движений</u> -----	17
ЧАСТЬ 3. ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ -----	20
<u>ЛЕКЦИЯ 14. Функциональное подразделение составных частей анализаторов. Принципы и закономерности функционирования анализаторов. Проприорецепция. Тактильная рецепция. Ноцицепция</u> -----	20
<u>ЛЕКЦИЯ 15. Восприятие изображения, звука, запаха и вкуса. Работа вестибуляторной анализаторной (сенсорной) системы</u> -----	30
ЧАСТЬ 4. УЧЕНИЕ О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ -----	62
<u>ЛЕКЦИЯ 16. Инстинкты. Мотивация. Принцип доминанты. Условный рефлекс. Обучение и память. Механизмы и виды памяти</u> -----	62

<u>ЧАСТЬ 5. АДАПТАЦИЯ. ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ К ФИЗИЧЕСКОЙ РАБОТЕ-----</u>	69
<u>ЛЕКЦИЯ 17. Работоспособность. Утомление. Физиология спортивной тренировки. Физиология спортивных упражнений-----</u>	69
<u>ЛЕКЦИЯ 18. Физиологические особенности детей, подростков и взрослых. Физиологические основы организации занятий физической культурой и спортом -----</u>	73

**КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ФИЗИОЛОГИИ
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ФКиС**
(анализаторы, высшая нервная деятельность, адаптация)