

612
0-288/11

ОБЩИЙ КУРС ФИЗИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

В ДВУХ КНИГАХ

Под редакцией проф. А.Д. Ноздрачева

КНИГА I

*Физиология
нервной, мышечной и сенсорной
систем*

Допущено Государственным комитетом СССР
по народному образованию в качестве учебника
для студентов биологических и медицинских
специальностей высших учебных заведений

Библиотека
Биологическ. ф. г. а.
ТашГУ



Москва «Высшая школа» 1991

ББК 28.903
О-28

Рецензенты:

кафедра физиологии человека и животных Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (зав. кафедрой — акад. АМН СССР И. П. Ашмарин); кафедра физиологии человека и животных Казанского государственного университета имени В. И. Ульянова-Ленина (зав. кафедрой — д-р биол. наук, проф. Л. Н. Зефирова)

Общий курс физиологии человека и животных. В 2 кн.
О-28 Кн. 1. Физиология нервной, мышечной и сенсорной систем: Учеб. для биол. и медиц. спец. вузов/ А. Д. Ноздрачев, И. А. Баранникова, А. С. Батуев и др.; Под ред. А. Д. Ноздрачева. — М.: Высш. шк., 1991. — 512 с.: ил.

ISBN 5-06-000650-6 (кн. 1)

Физиология — наука о жизнедеятельности целого организма, его взаимодействии с внешней средой, динамике жизненных процессов. В книге рассмотрены такие вопросы, как универсальное свойство живой материи — раздражимость, электрические явления в возбудимых тканях, физиология рецепции, мышечной ткани, нервной и гормональной систем, их взаимодействие в едином интегративном механизме регуляции функций.

О $\frac{1910000000 (4309000000) - 345}{001 (01) - 91}$ 117-91

ББК 28.903

5А

Учебное издание

Ноздрачев Александр Данилович, Баранникова Ирина Алексеевна, Батуев Александр Сергеевич, Кассиль Виталий Григорьевич, Константинов Алексей Иванович, Лацицкий Виктор Петрович, Матюшкин Дмитрий Павлович, Пушкарев Юрий Петрович

ОБЩИЙ КУРС ФИЗИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

В 2 книгах

Кн. 1. Физиология нервной, мышечной и сенсорной систем

Зав. редакцией Т. А. Рыкова. Редактор А. С. Орлова. Младшие редакторы Е. В. Бурова, Е. И. Попова. Переплет художника Ю. Д. Федичкина. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор А. К. Нестерова. Корректор Г. И. Кострикова

ИБ N 8185

Изд. № Е-610. Сдано в набор 11.09.90. Подп. в печать 24.06.91. Формат 60×90¹/₁₆. Бум. офсет. № 1. Гарнитура «Тип. Таймс». Печать офсетная. Объем 32,0 усл. печ. л. 120 усл. кр.-отг. 36,75 уч. изд.л. Тираж 48 000 экз. Зак. № 1243. Цена 2р. 60к.

Издательство «Высшая школа», 101430, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

Ярославский полиграфкомбинат Госкомпечати СССР.
150049, Ярославль, ул. Свободы, 97

ISBN 5-06-000650-6 (кн. 1)
ISBN 5-06-000126-1

© Коллектив авторов, 1991

Предисловие

Университетская подготовка биологов помимо мастерства преподавания, степени технической оснащенности учебного процесса, экспериментальной базы определяется и наличием современных учебников. Особенно это относится к общим курсам, читаемым в самом начале обучения, когда формируется мировоззрение будущего специалиста. К числу таких общих курсов принадлежит физиология человека и животных.

Первыми книгами по физиологии были учебники Г. Бургава, А. Галлера, Г. Прохаски, Ф. Мажанди, основным назначением которых являлось теоретическое образование врача. Характерно, что авторы этих изданий в абсолютном большинстве являлись и выдающимися физиологами-экспериментаторами, что, конечно, накладывало известный отпечаток на понятия, взгляды и трактовки, приводимые в этих руководствах. Первый учебник по физиологии в нынешнем понимании этого слова, как это принято считать, был издан в 40-х годах прошлого столетия бернским физиологом Ф. Валентином. Строго говоря, именно он узаконил принцип, согласно которому в учебнике должны получить отражение только бесспорные и необходимые для образования факты. Однако по мере роста числа экспериментальных данных и теоретического материала этот принцип становится все более условным.

Позже за рубежом и у нас был предпринят ряд успешных попыток изложения физиологических закономерностей, касающихся главным образом человека. Из числа наиболее удачных последних отечественных изданий следует назвать учебники под редакцией Е. Б. Бабского (1938, 1963), А. Г. Гинецинского и А. В. Лебединского (1947), К. М. Быкова (1954), Г. И. Косицкого (1985), переводных — Р. Шмидта, Г. Тевса (1985, 1986). Отдельно следует указать на набор удачных учебников по физиологии сельскохозяйственных животных, например под редакцией А. Н. Голикова, Г. В. Паршутина (1980). Однако и те, и другие предназначены для студентов медицинских и ветеринарных институтов. Они нацелены на знакомство с физиологическими процессами в организме, создавая главным образом основу для научного понимания патологических явлений, возможности их устранения, т. е. построения врачебного мышления.

Таким образом, до последнего времени студентам биологических факультетов университетов, а также педагогических институтов приходится пользоваться учебниками, содержание которых соответствует курсу нормальной физиологии медицинских институтов с совсем иной, чем университетская, программой. Для полноты представления следует назвать еще один построенный нетрадиционно учебник «Фи-

зиология человека и животных (общая и эволюционно-экологическая)» под редакцией проф. А. Б. Когана (М., Высшая школа, 1984), в основу которого положены принципы эволюционного и экологического развития функций.

Общий курс физиологии человека и животных, читаемый для студентов биологических специальностей университетов, существенно отличается от курса нормальной физиологии медицинских институтов. Помимо уже указанных, эти отличия состоят еще и в том, что университетский курс призван формировать представление о функциях организма таким образом, чтобы эти физиологические сведения оказались полезными и необходимыми будущему зоологу, ихтиологу, энтомологу, ботанику, цитологу, биохимику, биофизику, генетику, экологу и всем тем, кто специализируется в области биологии, а также развивать общую культуру понимания закономерностей функционирования организма, в том числе и человека.

Иными словами, здесь на первый план выдвигаются общие, свойственные разным уровням развития животного мира закономерности функциональной адаптации к природным условиям, и как итог — понимание не только того, что представляет собой отдельная физиологическая функция, с чем она связана, как управляется, каково ее место в общей гармонии всех систем организма, но и как происходит формирование этой отдельной функции у разных видов в зависимости от среды обитания, образа жизни и других факторов.

С учетом всего этого нами была предпринята попытка создания учебника, который бы соответствовал действующей ныне учебной программе, а также учитывал замечания и пожелания, высказывающиеся на совещаниях заведующих физиологическими кафедрами университетов, в решениях отделения физиологии АН СССР и Центрального Совета Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова АН СССР.

Основу авторского коллектива учебника составляют профессора Ленинградского университета, имеющие опыт научной и педагогической работы. Ленинградский университет — единственное учебное заведение СССР, где в рамках специальности «физиология человека и животных» существует полный набор специализаций (сравнительная физиология, физиология высшей нервной деятельности и физиология человека и животных), а также самостоятельный Физиологический научно-исследовательский институт им. А. А. Ухтомского. Вполне понятно, что это обстоятельство и более чем 250-летнее преподавание физиологии в Академическом — Петербургском — Петроградском — Ленинградском Университете с его всемирно известной физиологической школой Сеченова — Павлова — Ухтомского — Введенского не могло не отложить определенного отпечатка на изложение в этой книге физиологических принципов, закономерностей, механизмов. Однако на существе дела это едва ли могло отразиться принципиально. Здесь, мне кажется, уместна аналогия с известным положением, что у каждого человека свой, индивидуальный почерк, но написанная

разными людьми фраза «физиология — наука о закономерностях функционирования живых организмов» означает одно и то же.

Неизбежная для учебников ограниченность объема, вполне понятно, заставила авторов излагать материал в исключительно сжатой форме, в результате чего по ходу изложения пришлось опустить подробное рассмотрение отдельных методов, равно как и упоминание о недоказанных, хотя порой интересных, гипотезах, которые освещались в специальной литературе. И тем не менее в книге нашли отражение все основные концепции физиологии, которые получили достаточно хорошее обоснование. В книге мы стремились прежде всего использовать научные положения классической физиологии, ни в коем случае не забывая и о достижениях современной науки. При этом изложение материала рассчитано на студентов, получивших предварительные сведения по биологии, физике, химии, математике.

Систематическое изложение учебного курса вынудило нас также в известной мере «обезличить» и многие факты, составляющие существо современной физиологии, назвать в тексте лишь весьма ограниченное число наиболее выдающихся имен. Однако мы считаем, что студенту будет полезно знать ход истории своей науки в целом. Помимо того, содержание закономерностей, раскрываемых современной физиологией, становится гораздо яснее в исторической перспективе. Для этого мы сочли необходимым в начале учебника дать в кратком изложении основные вехи развития физиологии.

При обсуждении структуры книги и позже при подборе материала авторы придерживались мнения, что понимание принципов гораздо важнее, чем простое ознакомление с множеством, пусть даже важных, фактов, способных своей массой подавить любознательного читателя. В книге в определенной мере реализовано и наше стремление излагать физиологические закономерности в их развитии. Отсюда настойчивое освещение проблемы эволюции функций, желание дать изучающему данный курс материал по сравнительной и эмбриональной физиологии.

В наши дни физиологию уже нельзя излагать в традиционной феноменологической манере. Современная физиология рассматривает живой организм как систему взаимосвязанных процессов, исходя из представлений о структуре ее элементов и специфических типах прямых и обратных связей. При анализе отдельных аспектов каждой из рассматриваемых проблем или узловых вопросов нами было отдано предпочтение комплексному подходу в изложении физиологических закономерностей, взаимосвязанных с соответствующими современными данными микро- и макроанатомии, а также биохимии и эмбриологии. Подобная практика призвана дать студенту более глубокое представление о структуре и функции изучаемого органа или системы. В этом, мы полагаем, проявляется прогрессивная тенденция интегрировать данные смежных наук.

В настоящее время имеет место не только широкая биологизация физиологических исследований, но и рассмотрение становления тех или иных механизмов с позиций общебиологической целесообраз-

ности. Как правило, она сочетается с комплексным подходом к решению отдельных проблем. Например, такой комплексный подход, объединяющий усилия нейроморфологов, нейрофизиологов, нейрогенетиков и других специалистов, создает базу для междисциплинарной области науки, известной под названием нейробиологии. В этом случае при рассмотрении функции нервной системы биологизм неразрывно сочетается со сравнительно-физиологическим подходом, который в свою очередь позволяет выделить эволюционный аспект. Как справедливо указывал академик Л. А. Орбели, физиолог не может ограничиться изучением функций, так сказать, в готовом виде, и только изучение этих функций в процессе становления дает ключ для распознавания лежащих в их основе механизмов. В связи с этим во всех разделах книги мы стремились биологизировать описываемый физиологический процесс.

Как это ни покажется странным, механизмы регуляции физиологических функций несравненно лучше изучены у млекопитающих, чем у других групп животных. Это свидетельствует о том, что большинство работ сосредоточено на физиологии млекопитающих, а также что именно у них в силу сложности организации регуляторные механизмы гораздо легче поддаются экспериментальному анализу.

Изложение материала в учебнике представлено в соответствии со структурой современных университетских программ общего курса физиологии человека и животных для специальностей 01.09 — биология, 01.10 — антропология, 01.11 — зоология, 01.13 — физиология человека и животных, 01.14 — генетика, 01.15 — биохимия, 01.16 — биофизика. Разумеется, не все разделы физиологии представлены в книге с одинаковой мерой полноты. Это и понятно в связи с сугубо общей направленностью учебника, освещающего основные, фундаментальные проблемы, отсюда и его название «Общий курс».

При работе над рукописью мы стремились не только привести предусмотренные учебной программой сведения, но и пытались заставить читателя задуматься о путях развития животного мира. Помимо программного, фактического соответствия, мы хотели показать, с одной стороны, как необычайно разнообразна природа в решении своих проблем, как велика изменчивость в эволюции животного мира, и, с другой — как велик консерватизм в эволюции, как часто природа придерживается его в совершенно, казалось бы, несходных ситуациях, на самых разных уровнях развития животного мира.

При написании учебника мы отдавали себе отчет в том, что изучение физиологии с материалистических методологических позиций с первых дней знакомства с предметом должно способствовать формированию соответствующего мышления и мировоззрения, так как физиология вместе с другими дисциплинами общего курса составляет фундамент теоретической подготовки специалиста. Тот же принцип был положен и в основу школьного учебника по физиологии (М., 1987), изданного ранее некоторыми членами настоящего авторского коллектива (А. С. Батуев, А. Д. Ноздрачев).

Теперь несколько слов о структуре учебника. Он, к сожалению,

состоит из двух книг. Материал в них распределен таким образом, что в первой излагаются основные вехи истории физиологии, общие закономерности реагирования, электрические явления, понятия о механизмах их возникновения и проявления в возбудимых тканях, вопросы рецепции, физиологические свойства мышечной ткани, регулирование основных жизненных функций, физиология нервной системы и другие общие и частные стороны предмета.

Вторая книга охватывает вопросы физиологии висцеральных систем: крови, тканевой жидкости, лимфы, кровообращения, дыхания, пищеварения, обмена веществ и энергии, процессов выделения, физиологии эндокринной системы, физиологии автономной нервной системы, репродуктивных функций. Каждая из названных глав в свою очередь подразделяется на ряд разделов. Содержащийся в каждом из разделов материал предусматривает непременно дальнейшую самостоятельную работу студента. Поэтому в конце каждой главы приводится список относящейся к ней рекомендуемой литературы. Каждая из глав (их тринадцать) обеих книг завершается обобщающими заключительными замечаниями, что позволяет студенту подвести краткий итог изложенному материалу, а также воспроизвести общие черты проработанного текста.

Для стандартизации количественных физических и химических обозначений, используемых в физиологии и других областях естественных наук, в последние годы введена новая Международная система единиц (СИ). Для того чтобы студент легче привыкал к новым единицам, местами они использованы параллельно с традиционными. Кроме того, для этой же цели в конце второй книги даны переводы отдельных наиболее употребимых традиционных единиц в международные и наоборот. Там же введен и краткий справочный раздел об основных физиологических константах.

Иллюстрации, приводимые в учебнике, отчасти заимствованы из различных изданий, таких, как «Сравнительная физиология» под редакцией Л. Проссера (М., Мир, 1977—1978. Т. I—III); К. Шмидт-Нильсен «Физиология животных. Приспособление и среда» (М., Мир, 1982); «Основы физиологии» под редакцией П. Стерки (М., Мир, 1984); Г. Шеперд «Нейробиология» (М., Мир, 1987); «Физиология человека» под редакцией Р. Шмидта и Г. Тевса (М., Мир, 1985—1986) и др. Многие из иллюстраций претерпели большую или меньшую реконструкцию, внесены изменения, дополнения, от иных осталась лишь общая схема. Вместе с тем для большинства разделов книги основой иллюстративного материала послужил «Атлас по нормальной физиологии» А. В. Коробкова и С. А. Чесноковой, выпущенный издательством «Высшая школа» в 1987 г.

Авторы и титульный редактор приносят искреннюю признательность коллективам кафедр Московского, Казанского, Ивановского, Петрозаводского, Симферопольского университетов, профессорам Л. Н. Зефирову, И. М. Родионову, А. М. Сташкову за внимательное ознакомление с рукописью, замечания и рекомендации, которые были с благодарностью учтены. Большую помощь в создании учебника оказали сотрудники кафедры физиологии человека и животных биологи-

ческого учебно-научного центра ЛГУ — Б. Н. Савченко, О. Н. Чернышова, В. Л. Журавлев, Т. А. Егорова, Л. Б. Заварина, Т. А. Сафонова, М. П. Чернышова, А. В. Гнетов, Ю. П. Качалов, А. Г. Погорелов, Л. А. Самойлова, В. Г. Скопичев, Т. П. Степанова, А. Н. Федин.

При подготовке рукописи к печати она была отдана для строгой и пристрастной оценки именно тем, для кого учебник предназначен, — в то время студентам второго года обучения, которым как раз и читался общий курс физиологии, а также студентам, уже специализировавшимся на кафедрах биохимии, биофизики, физиологии человека и животных, физиологии высшей нервной деятельности ЛГУ. Из числа этих студентов мне хотелось бы выделить С. В. Алтунина, К. Н. Волкова, В. С. Дрокина, К. А. Ноздрачева и сказать им большое спасибо за весьма полезные замечания, касавшиеся не только последовательности, но и существа изложения, неясности отдельных мест.

Учебник предназначен для студентов университетов, обучающихся по биологическим специальностям — биология, генетика, микробиология, экология, биофизика, биохимия, физиология, — а также психологов, философов, студентов, аспирантов и преподавателей соответствующих кафедр университетов и институтов, инженеров, занимающихся проблемами бионики и биокибернетики. Учебник может быть также использован студентами медицинских, педагогических, ветеринарных, сельскохозяйственных, физкультурных учебных заведений, в которых преподается курс физиологии человека и животных.

Совершенно очевидно, что создание современного университетского учебника с его особой спецификой — дело отнюдь не простое и избежать здесь недочетов не так легко. Поэтому авторы будут глубоко признательны всем, кто сочтет возможным высказать по структуре, содержанию, иллюстрациям и другим сторонам издания замечания, пожелания, рекомендации.

*Доктор биологических наук,
профессор А. Д. Ноздрачев*

Введение

✓ Предмет физиологии. *Физиология* (от греч. *physis* — природа, *logos* — учение) — наука, изучающая закономерности функционирования живых организмов, их отдельных систем, органов, тканей и клеток. Рассмотрение частных функций подчиняется при этом задаче целостного понимания причин, механизмов, закономерностей взаимодействия организма с окружающей средой, его поведения в различных условиях существования, происхождения и становления в процессе эволюции, а также индивидуального развития. ✓

Осмысление физиологических механизмов непременно основывается на данных анатомии, гистологии, цитологии, бионики и других направлений биологических наук, объединяя их в единую систему знаний. В физиологии широко используют также методы физики, химии, кибернетики, математический аппарат. Будучи основанными на физических и химических закономерностях, физиологические явления тем не менее характеризуются собственными качественными особенностями. Они подчиняются возникающим в процессе эволюции закономерностям.

2. Основные разделы современной физиологии. Совокупность физиологических знаний подразделяют на ряд отдельных, но взаимосвязанных направлений — общую, частную и прикладную физиологию.

В *общую физиологию* включают сведения, касающиеся природы основных жизненных процессов, общих проявлений жизнедеятельности, таких, как метаболизм органов и тканей, свойства биологических мембран и отдельных клеток, общие закономерности реагирования организма и его структур на воздействие среды — раздражимость, возбудимость, процессы возбуждения и торможения. Сюда же относят особенности, обусловленные уровнем структурной организации, разными условиями существования и целым рядом других причин, среди которых выделяют исследования специфических особенностей функций организмов различных видов, а также представителей одного и того же вида, но находящихся на разных стадиях индивидуального развития. Следовательно, общая физиология описывает те качественно своеобразные явления, которые отличают живое от неживого.

(*Частная физиология* исследует свойства отдельных тканей (мышечной, нервной и др.), органов (печени, почек, сердца и пр.), закономерности объединения их в системы (система пищеварения, кровообращения, дыхания), а также физиологию отдельных классов, групп и видов животных (например, насекомых, птиц, хозяйственно полезных животных — оленей, овец, коров).

Прикладная физиология изучает закономерности проявлений деятельности организма, особенно человека, в связи со специальными

задачами и условиями. К числу таких разделов относят *физиологию труда*, разрабатывающую и обосновывающую мероприятия, которые связаны с рационализацией труда, с производственным обучением. *Физиология спорта* занимается изучением состояний организма при различного рода физических нагрузках, тренировках и т. д. Практической задачей *физиологии питания* является обоснование норм питания, диет, режимов для различных профессиональных и возрастных групп людей, живущих в разных природных условиях, а также при разных состояниях организма. Ряд специальных проблем, возникающих в результате пребывания организма при измененном барометрическом давлении, перегрузках, условиях, не встречающихся на Земле (невесомость), изучает *подводная и космическая физиология*. Влияния, оказываемые на организм внешней средой, и в этой связи особенности физиологических процессов у разных видов животных в зависимости от условий существования, изучает по преимуществу *экологическая физиология*. Исключительно важные в практическом отношении задачи решает большой раздел *физиологии сельскохозяйственных животных*. Задача этого раздела — повышение молочной, мясной и других видов продуктивности, т. е. изучение физиологии лактационного процесса, кормления, особенностей метаболизма, регуляции роста шерстного покрова, а в условиях промышленного звероводства — качества меха и т. д. Помимо названных развивается и ряд других имеющих прикладное значение разделов физиологии.

Физиологию принято также условно подразделять на *нормальную и патологическую*. Первая является теоретической основой практически всех медицинских и ветеринарных дисциплин. Она изучает закономерности жизнедеятельности здорового организма, механизмы адаптации функций к действию различных факторов, наконец, устойчивость организма. Действительно, без знания нормального течения физиологических процессов и функциональных отклонений нельзя лечить больного. В отличие от нормальной патологическая физиология рассматривает измененные функции больного организма, выясняет общие закономерности возникновения, развития и течения патологических процессов в организме, процессы компенсации и адаптации функций при заболеваниях, а также механизмы выздоровления и реабилитации.

Методы физиологических исследований. Физиология — экспериментальная наука, основным методом познания механизмов и закономерностей в ней является *эксперимент*, позволяющий не только ответить на вопрос, что происходит в организме, но и выяснить также, как и почему происходит тот или иной физиологический процесс, как он возникает, какими механизмами поддерживается и управляется. При изучении любого процесса обычно создают условия, в которых можно вызвать этот процесс и в последующем им управлять. В зависимости от того, какую цель преследует эксперимент, ему соответствует и определенный характер методических приемов.

Для глубокого проникновения в природу протекающих в организме процессов, доведения анализа до молекулярного уровня нервной,

мышечной или секреторной клетки (изолированных от всех основных процессов, которые происходят в организме) используют так называемые *аналитические исследования*. Значение их трудно переоценить, так как только в этих исследованиях может быть получено исчерпывающее представление об отдельной клетке, ее органеллах, возможностях и особенностях мембранных процессов и т. д.

Однако для понимания сложных аспектов жизнедеятельности, связей и взаимоотношений изучаемого организма с окружающей средой этого недостаточно. Поэтому возникает необходимость в другом направлении исследований, названном И. П. Павловым «синтетической физиологией». Она в отличие от «аналитической» считает своей задачей приближение условий эксперимента к естественным, наиболее соответствующим познанию жизнедеятельности организма.

На ранних этапах развития физиологической науки при изучении функций и значения того или иного органа особой популярностью пользовались методики удаления либо части, либо всего органа (*метод экстирпации*) с последующим наблюдением и регистрацией того, какими последствиями сопровождается вмешательство. В иных случаях изучаемый орган не удаляют, а пересаживают в том же организме на новое место или переносят в другой организм (*метод трансплантации*). Такой подход оказался особенно результативным при изучении функций эндокринных желез.

Для рассмотрения деятельности органов, расположенных в глубине тела и недоступных непосредственному наблюдению, используют *фистульный метод*. Суть его состоит в том, что один конец металлической или пластмассовой трубки вводят в полый орган (желудок, кишечник, желчный пузырь), второй — закрепляют на кожной поверхности.

Разновидностью этой методики может быть выведение протоков желез, таких, как околоушная или подчелюстная слюнные железы, на кожу. Вариантом подобного подхода может служить и *методика катетеризации*. В этом случае в кровеносные сосуды, сердце, протоки желез вводят тонкие синтетические трубки-катетеры, которые используют и для регистрации происходящих в изучаемых органах процессов, и для введения различных фармакологических веществ и препаратов.

Для того чтобы установить зависимость функции органа от влияния нервной системы, прибегают к *методике денервации*. При этом либо перерезают нервные волокна, иннервирующие орган, либо (для возбуждения деятельности органа) используют электрический или химический вид раздражения.

В последние десятилетия широкое применение нашли различные *инструментальные методики* в сочетании со стимуляцией мозговых или периферических структур у бодрствующих ненаркотизированных животных и регистрацией у них электрической активности посредством вживления макро- и микроэлектродов.

Принято различать следующие формы проведения физиологического эксперимента: острый, хронический, в условиях изолированного органа. *Острый эксперимент* обычно непродолжителен. В этом

случае наркотизированное и обездвиженное животное вскрывают для проведения искусственной изоляции органов и тканей, иссечения и стимуляции различных нервов, регистрации электрических потенциалов, введения лекарственных препаратов и т. д.

Хронический эксперимент требует специальной подготовки в виде определенно направленных хирургических операций и использования животного в опыте только после того, как оно оправится от хирургического вмешательства. В хроническом эксперименте применяют такие методические приемы, как наложение фистул, гетерогенные нервно-сосудистые анастомозы, пересадки различных органов, вживление электродов и т. д. Следует также заметить, что лишь в условиях хронического эксперимента возможно изучение сложных форм поведения с использованием методики условных рефлексов, различных инструментальных методик, телестимуляции и телеметрии. Условия хронического опыта, позволяющие наблюдать животное на протяжении недель, месяцев и даже лет, создают возможности неоднократного повторения на нем исследования, значительно повышая таким образом достоверность проводимых наблюдений.

Функции отдельных органов изучают не только в целом организме, но и при их изоляции из него. В этом случае извлеченному органу прежде всего создают необходимые условия: температуру, влажность или подачу специальных питательных растворов через сосуды изолированного органа (*метод перфузии*). Подобные условия необходимы по преимуществу для микрофизиологических экспериментов, когда в качестве объекта используют отдельную мышечную, нервную или другую клетку.

В последние годы наблюдаются значительные методические усовершенствования, которые коренным образом меняют самую технику эксперимента, способы регистрации процессов, обработки и оценки экспериментальных данных. Механические преобразователи сигналов вытеснены электронными системами, регистрация процессов все более осуществляется на магнитном носителе, и последующая обработка материалов ведется с помощью компьютерной техники.

Страницы истории. Возникновение физиологии произошло еще в древности в связи с потребностями медицины, лучшие представители которой отчетливо понимали, что помочь больному можно лишь зная об устройстве тела и отправлениях его органов. Дошедшие до нас сочинения мыслителей и врачей Китая, Индии, Греции, Рима свидетельствуют о том, что еще в глубокой древности производили вскрытие трупов и вели некоторые физиологические наблюдения, в результате чего уже тогда были собраны отдельные сведения о строении тела человека и животных и о происходящих в организме явлениях.

Однако нередко эти представления оказывались ошибочными в связи с тем, что они основывались не на точных наблюдениях и экспериментах, а на отвлеченных умозаключениях и догадках. Определенным этапом в развитии физиологических представлений явилось использование *вивисекционных приемов*, начало которым было

положено Клавдием Галеном (129—201) — классиком античной медицины, римским врачом и естествоиспытателем. Именно Гален впервые в истории ввел в практику медицины эксперимент, что и послужило основанием считать его одним из предшественников экспериментальной физиологии. Его эксперименты послужили основой для теорий, которые без каких-либо существенных изменений существовали почти 14 веков.

Зарождение физиологии как науки, которая изучает происходящие в организме процессы и объединяет их на основе наблюдений и экспериментов, относится в основном ко второй половине XVI — началу XVIII в. В этот период на смену феодализму пришел капитализм, что сопровождалось быстрым развитием астрономии, математики, механики. Именно в эти годы Н. Коперником было установлено движение Земли вокруг Солнца и заложен фундамент современной астрономии; И. Ньютон сформулировал главные положения механики и закон всемирного тяготения; философ Ф. Бэкон провозгласил, что действительным является только знание, основанное на опыте. В это же время анатом А. Везалий первым правильно описал особенности строения человеческого тела, а также создал первое руководство по экспериментированию на животных. Тем самым он привлек интерес к экспериментальному изучению физиологических вопросов, который на протяжении последующих веков уже никогда не угасал.

Важнейшим этапом в становлении физиологии принято считать 1628 год, когда английский врач и физиолог Уильям Гарвей опубликовал свою бессмертную книгу «Анатомические исследования о движении сердца и крови у животных», в которой изложил основы своего великого открытия — существования *кровообращения*. Почву для этого открытия подготовили исследования анатомов — А. Везалия, М. Сервета, Г. Фаллопия. Открытие кровообращения стало возможным благодаря тому, что Гарвей ввел в практику научных исследований новый прием — *вивисекцию*, или *живосечение*.

Этот прием предусматривает обнажение покровов и тканей тех или иных органов животных посредством определенных разрезов, что создает возможность прямого наблюдения за работой этих органов. Помимо того, эти наблюдения проводили с применением различных воздействий на наблюдаемый процесс. Представленная в книге У. Гарвея схема кровообращения в основном остается верной и поныне. Открытие кровообращения принято считать *датой основания физиологии животных*.

Правильность представлений о наличии замкнутой системы кровообращения подтвердил итальянский биолог Марчелло Мальпиги. Ему принадлежит открытие форменных элементов крови, альвеолярного строения легких, а также связи артерий с венами через капилляры, что не удалось доказать У. Гарвею.

К числу наиболее важных достижений XVII—XVIII вв. относится сформулированное французским философом, математиком, физиком и физиологом Рене Декартом представление об «отраженной деятельности организма». Декарт, используя такие факты, как закономерн



У. Гарвей (1578—1657)



Р. Декарт (1596—1650)

возникающее при прикосновении к роговице мигание, выдвинул понятие о *рефлексе*. По его представлению, в мозгу осуществляется механический переход животных духов с одних нервов на другие, а затем отражение от мозга (отсюда — рефлекс) как луч света от гладкой поверхности. Открытие Декарта определило дальнейшее развитие физиологии на материалистической основе и существенно поколебало идеалистические понятия о механизмах поведения животных и человека. Позже представление о нервном рефлексе, рефлекторной дуге, значении нервной системы как посредника между внешней средой и организмом получило развитие в трудах чешского анатома и физиолога Георга Прохаски (1749—1820).

В связи с достижениями физики и химии на смену описательно-анатомическому направлению в физиологии в эти годы пришли физические и химические методы исследования. Так, итальянец Дж. Борелли для объяснения движения животных использовал уже известные законы механики, а для изучения движения крови в сосудах — законы гидравлики. В 1738 г. англичанину С. Хейлсу посредством прямого измерений удалось установить величину кровяного давления у лошади в разных сосудистых областях. Тем самым было положено начало дальнейшим продуктивным исследованиям *гемодинамики*.

Француз Р. Реомюр и итальянец Л. Спаланцини изучали химизм пищеварения, француз А. Лавуазье пытался на основе химических закономерностей объяснить механизмы дыхания. Большое число работ по мышечным сокращениям принадлежит англичанину Ф. Глиссону. Он создал также представление о возбудимых тканях с их специфическими свойствами и особенностями. Большую роль в понимании мышечного сокращения сыграл У. Крун. Помимо того, ему удалось показать, что в акте дыхания активным компонентом являются мышечные

сокращения, легкие же растягиваются пассивно. Позже Д. Майовом была описана эластическая тяга легких.

К первой половине XVIII в. относится начало развития физиологии в России, чему в немалой степени способствовало создание Петром I в 1724 г. в Санкт-Петербурге Российской Академии наук, Академического университета и Академической гимназии. В Академии вопросами анатомии и физиологии последовательно занимались Д. Бернулли, Л. Эйлер, И. Вайтбрехт. Д. Бернулли измерил скорость движения крови в сосудах, И. Вайтбрехт высказал предположение, что движение крови происходит не только благодаря работе сердца, но и за счет сокращения стенок сосудов.

С 1738 г. физиологию как самостоятельную дисциплину начали преподавать в Академическом (позже Санкт-Петербургском — Петроградском — Ленинградском) университете. Известную роль в развитии физиологии сыграл основанный в 1755 г. Московский университет. В его составе в 1776 г. была открыта самостоятельная кафедра физиологии, которую возглавили М. И. Скиадан и И. И. Печь. В 1776 г. в Санкт-Петербурге была основана Медико-хирургическая академия, которая сыграла в последующем развитии физиологии исключительную роль. Первая диссертация по физиологии была защищена в 1794 г. Ф. М. Борсук-Моисеевым. В ней рассматривались вопросы регуляции дыхательной функции.

В эту эпоху в развитие физиологии внес значительный вклад М. В. Ломоносов, хотя физиология и не составляла предмета его специальных занятий. В 1748 г. он сформулировал основной закон естествознания — *закон сохранения материи и энергии*. Кроме того, физиология обязана М. В. Ломоносову тем, что он в отчетливой форме высказал мысль об образовании теплоты в самом организме. Будучи убежденным в материальной основе жизненных явлений, в том числе и ощущений, М. В. Ломоносов задолго до европейских ученых сформулировал *трехкомпонентную теорию цветного зрения*. Исключительно важной явилась и данная им же первая *классификация вкусовых ощущений*. Следовательно, вопросы физиологии были включены в чрезвычайно широкий круг научных интересов основоположника русской науки.

Несмотря на то что к началу XIX в. было получено достаточно большое количество материалов, характеризовавших работу кровообращения и дыхания, понимание организации функций других систем было несравненно меньшим либо не имело даже самых общих представлений. Последнее особенно относилось к соматической деятельности. Ее изучения физиология не касалась, отдавая всецело это направление служителям религии. Помимо того, в это время развитие физиологии в значительной мере сковывалось натурфилософией, которая особенно интенсивно развивалась в Германии.

В конце XVIII в. итальянский физик и естествоиспытатель Луиджи Гальвани доказал существование в тканях «животного электричества». Эти опыты совместно с результатами исследований К. Маттеуччи заложили фундамент для изучения природы основного физиологического явления — *процесса возбуждения*. Действию

электричества на животный организм посвящена книга профессора Медико-хирургической академии В. Петрова, первым открывшего превращение электричества в свет. В 1803 г. он опубликовал «Известия о гальвани-вольтовых опытах», в которых целая глава была посвящена вопросу «о действиях гальвани-вольтовой жидкости на тела живых, особливо животных».

Развитию этого направления значительно способствовали разработанные позже методы электрической стимуляции и механической графической регистрации физиологических процессов. В разработку этих методов и в теоретическое обоснование процесса биологических электрических токов большой вклад внесли Э. Дюбуа-Реймон, предоживший, кроме того, индукционный аппарат, и Л. Германн.

Особенно значительными эти успехи были в области физиологии нервов и мышц. Так, Э. Пфлюгером были установлены законы действия постоянного тока на возбудимую ткань, Г. Гельмгольцем определена скорость проведения возбуждения по нерву. Эти ученые своими исследованиями обосновали начало нового физико-химического аналитического направления в физиологии. И хотя такой подход несколько отодвинул изучение деятельности целого организма, тем не менее он сыграл важную роль в развитии физиологии.

Среди экспериментальных работ начала прошлого столетия выделяются ставшие классическими исследования англичанина Ч. Белла и француза Ф. Мажанди, установивших независимо друг от друга, что дорсальные корешки спинного мозга состоят из центростремительных чувствительных нервных волокон, вентральные — из центробежных двигательных. Тем самым был раскрыт анатомический субстрат спинальной соматической рефлекторной дуги и установлены некоторые особенности ее организации. В 1824 г. Ч. Беллом было высказано предположение о сенсорных влияниях, идущих от мышц при их сокращении.

В эти же годы М. Флуранс, изучавший роль различных отделов головного мозга и отдельных нервов в осуществлении произвольных движений, впервые сформулировал представления о пластичности нервных центров и ведущей роли коры больших полушарий мозга в регуляции произвольных движений. На дальнейшее развитие этого направления значительное влияние оказали исследования И. Мюллера и М. Галла, которые разработали *рефлекторную теорию* в том виде, какой она существовала до И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

Знаменательной датой истории физиологии в России явился 1836 год. В этом году профессор Московского университета А. М. Филомафитский выпустил первый том учебника «Физиология, изданная для руководства своих слушателей». Ему также принадлежит целый ряд исследований в разных областях физиологии. Одним из первых он изучил влияние эфирного наркотика в экспериментах на животных и поставил опыты по переливанию крови. Его сотрудник А. Н. Орловский первым отметил действие симпатического нерва на сердце. В это же время ученик Н. И. Пирогова А. П. Вальтер точно установил влияние нервной системы на висцеральные процессы. Он показал, что перерезка



К. Людвиг (1816—1895)

симпатических волокон, идущих в составе седалищного нерва, вызывает у лягушки расширение сосудов плавательной перепонки. Однако ни он сам, ни А. Н. Орловский, ни позже В. А. Басов в достаточной мере не оценили сделанных ими открытий.

В ряду экспериментальных работ, выполненных русскими физиологами того времени, особое значение имеет предложенная В. А. Басовым операция наложения хронической фистулы желудка собаки (1848). Тем самым впервые в физиологии была показана возможность проведения *длительного хронического эксперимента*. С этого момента отечественная физиология прочно удерживает первенство в изучении физиологии пищеварения.

К середине XIX в. физиология окончательно отделилась от анатомии и во всех университетах ее стали преподавать как отдельную науку. В это время определяющее значение для ее развития имели методические достижения. В 1847 г. К. Людвигом изобретен *кимограф*. Позже им же были предложены *манометр для регистрации кровяного давления* и *кровяные часы* для оценки скорости кровотока. Э. Мареем было разработано *приспособление для пневмографической регистрации* и т. д. Этим и другим приборам суждено было сыграть в экспериментальной физиологии значительную роль. Благодаря новым методическим подходам стали понятными такие стороны жизненных процессов, которые невозможно было бы ранее подметить. Например, была изучена связь между колебаниями давления крови в сосудах и фазами сердечного цикла (Э. Марей, К. Людвиг).

Ко второй половине прошлого столетия физиология пришла сформировавшейся областью естествознания, владея большим количеством фактов. Ее выводы основывались на экспериментальных данных и наблюдениях, однако эти выводы не были еще объединены общими представлениями о взаимосвязи функций организма. Последующее интенсивное развитие физиологии определялось успехами других

точных наук и было обусловлено мощным ростом производительных сил. Основой для быстрого развития физиологии, как и для других биологических дисциплин, явились три великих открытия: *закон сохранения и превращения энергии, клеточная теория* и создание *теории развития органического мира*. Благодаря открытию закона сохранения энергии вскоре удалось оценить многие физиологические процессы с энергетической стороны (В. В. Пашутин, А. А. Лихачев, В. Мейер, Э. Пфлюгер, М. Рубнер). Развитие клеточной теории со своей стороны позволило обнаружить тканевые структуры, с которыми связаны функции организма, например связь функции нервной системы с взаиморасположением нервных клеток и их отростков.

Развитию физиологии способствовали также успехи физики и химии, вооружившие физиологов рядом точных методических приемов, которые позволили не только количественно изучить физиологические процессы, но и охарактеризовать их физическую и химическую сущность. Успехи этих направлений оказались столь значительными в изучении физических свойств и химического состава различных органов и тканей живого организма, а также происходящих в нем превращений, что развились позже в самостоятельные физиологический и химический разделы физиологии. Они представлены сейчас родственными физиологии дисциплинами — *биофизикой* и *биохимией*.

Во второй половине прошлого века для исследования функций внутренних органов, особенно органов пищеварения, широкое распространение получила *экспериментально-хирургическая методика*. Это уже упоминавшиеся работы В. А. Басова, а также Л. Тири, Л. Велла, Р. Гайденгейна, И. П. Павлова и др. Наряду с этим было начато изучение роли разных отделов головного и спинного мозга в регуляции физиологических функций (Ф. Гольц, Г. Мунк, Е. Гитциг, Г. Фрич, Л. Лугани и др.). Физиологическая наука в России в эти годы представлена плеядой блестящих имен — И. М. Сеченов, А. И. Бабухин, Ф. В. Овсянников, А. Я. Данилевский, Н. О. Ковалевский и др. Каждый из них оставил глубокий след в науке, однако И. М. Сеченову и И. П. Павлову принадлежит заслуга создания новых направлений не только в России, но и в мировой физиологии.

И. М. Сеченов, вошедший в историю науки как «отец русской физиологии», мыслитель, впервые дерзнувший подвергнуть экспериментальному анализу самую сложную область природы — явление *сознания*. По окончании в 1856 г. Московского университета И. М. Сеченов в связи с отсутствием в российских медицинских учреждениях возможностей к экспериментальной физиологической работе первые годы провел в ряде зарубежных лабораторий. Еще работая в Вене у К. Людвига, И. М. Сеченов предложил новый принцип анализа газов крови; позднее в той же лаборатории, но другим русским физиологом И. Ф. Ционом были найдены центростремительные волокна, идущие от сердца, и аорты, рефлекторно изменяющие работу сердца и тонус сосудов; третий, Ф. В. Овсянников, сделал выдающееся открытие того времени — обнаружил в продолговатом мозгу центр регуляции сосудистого тонуса.



И. М. Сеченов (1829—1905)



Ф. В. Овсянников (1826—1906)

Научная деятельность И. М. Сеченова состояла из нескольких этапов. Он был первым, кому удалось извлечь и проанализировать растворенные в крови газы, установить относительную эффективность влияния различных ионов на физико-химические процессы в живом организме, обнаружить явление суммации в центральной нервной системе. Он также стал основоположником нового направления физиологии — *физиологии труда*.

Наибольшую славу русской науке доставило открытие И. М. Сеченовым (1862) *торможения в центральной нервной системе*. Тем самым создавалась необходимость в новом этапе разработки рефлекторной теории, определившей дальнейший ход развития учения о функции центральной нервной системы. Опубликование И. М. Сеченовым в 1863 г. гениального произведения «Рефлексы головного мозга» впервые ввело физиологические основы в понимание психической деятельности. В этой книге он писал, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы. Тем самым был нанесен решительный удар по идеалистическим представлениям о работе мозга и заложена основа для разработанной в дальнейшем И. П. Павловым *физиологии высшей нервной деятельности*. И. М. Сеченовым был обоснован также новый взгляд, согласно которому физическое и психическое начала в человеке рассматриваются в единстве. Кроме того, Сеченов доказал, что психика детерминирована внешними условиями и ее формирование зависит от воздействий внешних факторов.

Деятельность И. М. Сеченова относится к тому периоду физиологии, который принято называть *классическим*. Именно тогда были очерчены проблемы, имеющие широкое значение и остающиеся и сейчас принципиально важными.

В числе современников И. М. Сеченова, разрабатывавших вопросы



К. Бернар (1813—1878)



Н. Е. Введенский (1852—1922)

физиологии нервной системы, следует вспомнить имена А. И. Бабухина, установившего фундаментальный факт двусторонней проводимости нервного волокна; братьев Э. и Г. Веберов, которыми было открыто тормозящее действие блуждающего нерва на сердце; К. Бернара, который наблюдал изменение углеводного обмена после укола в определенный участок продолговатого мозга и которому принадлежат учение об иннервации сосудов, многочисленные открытия и создание новой отрасли знаний — *экспериментальной патологии*.

И. М. Сеченов воспитал целую плеяду талантливых учеников, сделавших значительные обобщения и оказавших таким образом существенное влияние на последующий ход развития физиологии. Среди них в первую очередь должны быть названы имена В. В. Пашутина, создавшего русскую школу общей патологии и предложившего вместе с А. А. Лихачевым точные способы измерения всей теплоты, образующейся в организме; П. А. Спири, открывшего так называемое сопряженное торможение в антагонистических центрах; крупнейшего фармаколога Н. П. Кравкова; выдающегося физиолога Б. Ф. Вериги, который установил особенности действия на ткани постоянного тока, а также выявил, что в переносе кровью углекислоты основную роль играют связывание и отдача гемоглобином кислорода; М. Н. Шатерникова, изучавшего общий обмен; А. Ф. Самойлова, крупнейшего исследователя электрических процессов в тканях; И. Р. Тарханова, известным открытием изменений электродвижущих сил кожных покровов под действием различных раздражителей на органы чувств человека (кожно-гальванический рефлекс).

Выдающимся учеником И. М. Сеченова в Петербургском университете был Н. Е. Введенский. Его имя по справедливости стоит в первом ряду имен физиологов России после И. М. Сеченова и И. П. Павлова. Диапазон сорокалетней научной деятельности Н. Е. Введенского иск-



И. П. Павлов (1849—1936)

лючительно широк — от исследования частных вопросов нервно-мышечной физиологии до создания общей теории о единстве основных физиологических процессов — возбуждения и торможения. При отведении токов действия ему впервые с помощью телефона удалось прослушать ритмику возбуждений в нерве. Сравнивая ритмы возбуждения в нерве и мышце, он открыл явления *оптимума* и *пессимума* раздражения.

Значительным достижением Н. Е. Введенского является его учение о *парабиозе*, возникновение которого он исследовал на нерве, мышце, железах, спинном мозгу. Это учение изложено в монографии «Возбуждение, торможение, наркоз» (1901). Согласно этому учению, между двумя противоположно проявляющимися состояниями ткани — возбуждением и торможением — существуют переходные стадии, которые связывают эти два процесса в одно динамически целое.

Таким образом, Введенский пытался с единой точки зрения объяснить всю сложность координационных отношений в организме. Продолжателем работы Н. Е. Введенского, углубившим и развившим его идеи, был А. А. Ухтомский. В этой или близких областях работали и другие представители русской физиологической науки.

На развитие отечественной и мировой физиологии огромное влияние оказали работы И. П. Павлова — выдающегося представителя естествознания, создателя учения о *высшей нервной деятельности* животных и человека. Еще в самом начале своего творческого пути, исследуя регуляцию и саморегуляцию кровообращения, И. П. Павлов установил существование специальных нервов, одни из которых усиливают, другие — задерживают работу сердца, третьи — способны изменять силу сердечных сокращений без изменения их частоты. И. П. Павлов объяснил это явление свойством данных нервов менять функциональное состояние сердечной мускулатуры уменьшая

павловский метод

ее трофику. Тем самым был заложен фундамент *теории о трофической иннервации тканей*, получивший позже дальнейшее развитие в исследованиях Л. А. Орбели и А. Д. Сперанского.

Одновременно с изучением сердечно-сосудистой системы И. П. Павлов исследовал физиологию пищеварения. Разработав и применив целый ряд тонких хирургических методов, он, по существу, создал заново физиологию пищеварения. Изучая динамику секреторного процесса желудочных, поджелудочной и слюнных желез, работу печени при употреблении разной пищи, И. П. Павлов показал их способность приспосабливаться к характеру возбуждательной секреции. В основе этих работ лежала идея *нервизма*, под которой И. П. Павлов понимал «физиологическое направление, стремящееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельности организма».

В 1897 г. И. П. Павлов обобщил результаты своих исследований в области физиологии пищеварения в книге «Лекции о работе главных пищеварительных желез», ставшей руководством для физиологов всего мира. В 1904 г. И. П. Павлову за работы в области физиологии пищеварения была присуждена Нобелевская премия.

Изучая связи организма с окружающей средой, осуществляемые под контролем нервной системы, И. П. Павлов пришел к заключению о *необходимости исследовать функции коры больших полушарий* головного мозга. Открытие им *условного рефлекса* позволило приступить к изучению психических процессов, лежащих в основе поведения животных и человека. И прежде всего определить главные закономерности образования и торможения условных рефлексов, установить типы высшей нервной деятельности, особенности ее нарушения при экспериментальных неврозах, разработать корковую теорию сна и гипноза, заложить фундамент учения о двух сигнальных системах. Результаты многолетних исследований И. П. Павлова послужили основанием для создания материалистического учения о высшей нервной деятельности, в соответствии с которым она осуществляется высшими отделами и регулирует взаимоотношения организма с окружающей средой.

И. П. Павлов подготовил большое число учеников, создавших в последующем свои научные направления. К их числу, в частности, относятся С. П. Бабкин, Л. А. Орбели, К. М. Быков, Г. П. Зеленый, Д. С. Фурсиков, А. Д. Сперанский, И. П. Разенков, Н. А. Рожанский, П. С. Купалов, Н. И. Красногорский, Г. В. Фольборг, А. Г. Иванов-Смоленский, П. К. Анохин, А. Э. Асратян, Д. А. Бирюков и многие другие. Под руководством И. П. Павлова в разные годы работали А. Ф. Самойлов, Е. Коноровский, У. Гантт. Проходивший в 1935 г. в Москве и Ленинграде под председательством И. П. Павлова Международный физиологический конгресс присвоил ему звание «старейшины физиологов мира».

В изучение *физиологии висцеральных функций* значительный вклад внесен казанской физиологической школой, которая явилась центром исследований дыхания, внутренней секреции и функциональной морфологии. Здесь, в Казани, Н. О. Ковалевский во второй

половине прошлого столетия заложил основы современных представлений о связи между кровообращением и дыханием. Он, в частности, обнаружил повышение артериального давления при накоплении в организме CO_2 . Его преемник Н. А. Миславский указал точное расположение дыхательного центра в продолговатом мозгу и впоследствии совместно с В. М. Бехтеревым определил закономерности реагирования внутренних органов на раздражение коры больших полушарий мозга. В его лаборатории были открыты местные рефлекторные дуги, изучено рефлекторное возбуждение сосудорасширяющих нервов, проанализирована роль нервных структур сердца в его деятельности. Несомненным достижением того времени явилось доказательство М. Н. Чебоксаровым нервной регуляции эндокринных желез, впервые установившим выделение адреналина при стимуляции чревного нерва.

К этому времени в общих чертах было разработано учение об *автономной нервной системе*, иннервирующей внутренние органы, сосуды, потовые железы, осуществляющей также трофическую функцию и регулирующую метаболизм всех тканей тела (У. Гаскелл, Дж. Ленгли, Н. А. Миславский, У. Кеннон, Л. А. Орбели и др.). Позже, в 60-х годах была доказана трехзвенная структура дуги автономного рефлекса и особенно подробно изучено ее чувствительное звено (В. Н. Черниговский, И. А. Булыгин).

Развитие исследований по физиологии сокращения мышц, тепловой способности пищевых веществ, действию на организм электрического тока и электромагнитных полей, наличию биотоков в головном мозгу, их изменениям и другим разделам физиологии принадлежит харьковскому профессору В. Я. Данилевскому, его ученикам и сотрудникам.

В это же время В. Ю. Чаговцом, работавшим в Киевском университете, была предпринята первая попытка использовать теорию и методы физической химии для решения физиологических проблем. При выяснении природы электрических явлений в живых тканях им была применена теория электролитической диссоциации С. Аррениуса. В. Ю. Чаговец полагал, что электрические потенциалы возникают из-за разной концентрации электролитов в ткани и что основу раздражения нерва составляют изменения концентрации ионов в стимулируемом участке.

На решение тех же проблем были направлены работы американца Дж. Леба, немцев Ю. Бернштейна и В. Нернста, русского физика и физиолога П. П. Лазарева. Однако представления В. Ю. Чаговца оказались наиболее точными, они пережили время и заложили основу современных гипотез (А. Ходжкин, А. Хаксли и др.) о природе *первого импульса* и нервного процесса. В СССР исследования ионных механизмов возбуждения в настоящее время особенно интенсивно проводят в Киеве под руководством П. Г. Костюка.

Характерной чертой физиологии XX в. явилось значительное расширение исследований. Стали быстро возникать лаборатории не только в европейских странах, но и в США, Японии, Китае, Индии, Австралии. Примерно в это время У. Кеннон, опираясь

на идею К. Бернара о постоянстве внутренней среды, создал ученые о *гомеостазе*. Под гомеостазом он понимал универсальное свойство живых организмов активно сохранять и поддерживать стабильность работы различных систем организма в ответ на воздействия, нарушающие эту стабильность, поддерживать динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций организма. Регуляторные механизмы, создающие это гомеостатическое состояние клеток, органов и систем целого организма, послужили основой для развития новой науки об управлении и переработке информации в любых системах (в коллективах людей, биологических системах, технических и др.) — *кибернетики*. Ее основателями стали физиолог А. Розенблют и математик Н. Виннер.

В позднейших работах, посвященных гомеостазу, нашла широкое распространение идея о главенстве гуморальных механизмов регуляции. В дальнейшем она получила воплощение и развитие в исследованиях канадского физиолога Г. Селье, который изучал *эндокринные механизмы реакции организма в ответ на стрессорные воздействия и ситуации*.

Важную роль в развитии физиологических знаний о механизмах рефлекторной деятельности организма сыграли открытия и обобщения английского исследователя Ч. Шеррингтона, установившего основные принципы *интегративной деятельности мозга*: реципрокное торможение, окклюзию, конвергенцию возбуждения на отдельных нейронах. Им было введено понятие о *синапсе*, определена его роль в механизмах возбуждения и торможения нервных клеток, обеспечивающих рефлекторные акты.

Ч. Шеррингтону также принадлежит учение о *рецептивных полях*, разделение рецепторов на экстероцепторы, интероцепторы, проприоцепторы. Изучив механизм координации спинальных рефлекторных дуг, он описал один из главных принципов работы нервной системы — *принцип общего пути*. При этом Шеррингтон установил количественное превосходство чувствительных проводящих путей над двигательными. Развивая представление Ч. Шеррингтона об интегративной деятельности нервной системы, в середине 50-х годов Дж. Экклс подробно рассмотрел мембранные механизмы синаптической передачи.

Начало изучения *механизмов поддержания позы* в пространстве и ее изменения при движениях положено голландским физиологом Р. Магнусом. Он создал новое представление о природе основных локомоторных актов (стояние, ходьба), о центральных аппаратах, управляющих координацией частей тела по отношению друг к другу, о роли лабиринтов внутреннего уха в управлении мышцами шеи, глаз и конечностей. Им установлено, что ствол мозга является местом, где сосредоточены рефлекторные механизмы равновесия, выпрямления и нормального положения тела в пространстве.

В рассмотренном периоде В. М. Бехтеревым была установлена *роль подкорковых структур в формировании эмоциональных и двигательных реакций* животных и человека; открыты ядра и прово-



Ч. Шеррингтон (1857—1952)

дящие пути мозга; выявлены функционально-анатомическая основа равновесия и ориентировки в пространстве, функции таламуса; определены в коре головного мозга центры движения и секреции внутренних органов; доказано, что двигательные поля коры больших полушарий являются основой индивидуально приобретенных движений.

Сильное влияние на развитие ряда гуманитарных наук и философии того периода оказали работы З. Фрейда. Им была сформулирована идея о *превалирующем значении инстинктов*, доминирующем значении несознательной деятельности мозга.

Развивая идеи Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомский сформулировал ведущий принцип работы головного мозга — *доминанту*; выявил ее характерные черты — повышение возбудимости в доминантном центре, стойкость этого возбуждения во времени, возможность его суммации, инертность возбуждения и торможение других рефлекторных механизмов, не участвующих в доминантной реакции. В настоящее время доминанта признана одним из основных механизмов деятельности мозга.

Значительные успехи были достигнуты в начале нашего столетия в области электрофизиологии, когда голландскому ученому В. Эйнтховену, а затем казанскому исследователю А. Ф. Самойлову удалось зарегистрировать электрические потенциалы сердца. В последующем благодаря применению электронных усилителей Э. Эдрианом и Д. С. Воронцовым были записаны электрические потенциалы нервных стволов.

Отечественным физиологом В. В. Правдич-Неминским была впервые осуществлена регистрация электрических проявлений деятельности головного мозга — *электроэнцефалография*. Его исследования были продолжены немецким физиологом Г. Бергером и учеником Н. Е. Введенского И. С. Беритовым (И. С. Бериташвили) с сотруд-



А. А. Ухтомский (1875—1942)



И. С. Бериташвили (1885—1974)

никами. Помимо того, И. С. Беритов создал ряд оригинальных направлений в нервно-мышечной физиологии и физиологии центральной нервной системы. Описание электрофизиологических механизмов образования условных рефлексов произвел М. Н. Ливанов.

Классические представления о характере распространения возбуждения в центральной нервной системе, представления о механизмах корково-подкорковых взаимоотношений, сна и бодрствования, наркоза, эмоций и мотиваций изменялись под влиянием открытий американским ученым Х. Мегуном и итальянским — Дж. Моруцци неспецифических активирующих и тормозных *влиятельной ретикулярной формации* на различные отделы мозга.

Эти исследования нашли продолжение в работах П. К. Анохина, сформулировавшего представление о специфическом характере восходящих активирующих влияний подкорковых образований на кору мозга при реакциях различного биологического качества. Подробному изучению подверглась и функция *лимбических структур мозга* (А. Мак-Лин, Э. Гельгорн, Х. Дельгадо, Б. Ананд). Было установлено их участие в регуляции висцеральных процессов, в формировании эмоций и мотиваций, что получило в будущем дальнейшее развитие в исследованиях П. В. Симонова, К. В. Судакова.

С изучением процесса возбуждения тесно связано развитие учения о химических передатчиках импульса в нервных окончаниях — *медиаторах*.

Начало исследований в этом направлении, положенное австрийским фармакологом О. Леви, было продолжено У. Кенноном и получило свое дальнейшее развитие в работах А. В. Кибякова, Х. С. Коштыянца, Е. Б. Бабского и др. А. В. Кибяков в опытах с перфузией возбужденного симпатического ганглия обнаружил появление биологически активных веществ, способных осуществ-



Л. А. Орбели (1882—1958)



Л. С. Штерг (1878—1968)

для передачу возбуждения. Значение этого опыта для всей теории химической передачи возбуждения невозможно недооценивать. В свою очередь, Х. С. Коштоянцу принадлежат *сравнительно-физиологические исследования*, показавшие, что на всех уровнях онтогенеза и филогенеза синаптические процессы имеют общую химическую основу и что синаптическая передача является результатом взаимодействия между процессами обмена веществ пре- и постсинаптических структур.

Большие успехи выпали на долю отечественных ученых в изучении физиологии автономной нервной системы. В то время как за рубежом рассматривали вопросы ее частной физиологии, Л. А. Орбели и его ученики А. Г. Гинецинский, А. В. Тонких и др., исследуя адаптационно-трофические влияния симпатической нервной системы на скелетную мускулатуру, органы чувств и центральную нервную систему, разработали представление о *трофической функции симпатической нервной системы*. Кроме того, Л. А. Орбели основал новое направление в науке — *эволюционную физиологию*.

Значительные рубежи достигнуты в области изучения работы сердца (Э. Старлинг, Л. Люис, А. Ф. Самойлов, С. Уиггерс), кровеносных сосудов (К. Гейманс, Г. Геринг, В. В. Парин, В. Н. Черниговский, Е. Нил, Г. П. Конради, Б. И. Ткаченко), капиллярного кровообращения (А. Крог, А. М. Чернух), механизмов дыхания и транспорта газов кровью (Д. Баркрофт, Дж. Халден, Д. Ван-Слайк, К. М. Крепс, В. Д. Глебовский, И. С. Бреслав), закономерностей выделительных функций (А. Ричардс, А. Г. Гинецинский, Ю. В. Наточин). Серьезное развитие получила *сравнительная физиология* (Х. С. Коштоянц, А. И. Карамян, В. Л. Свидерский, А. Д. Слоним, М. П. Рощевский).

Определенным достижением текущего столетия стало открытие



К. М. Быков (1886—1959)



П. К. Анохин (1898—1974)

химизма мышечного сокращения. В числе исследователей, работавших в этом направлении, выделяются немецкий биохимик О. Мейергоф, советские ученые В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова, венгр А. Сент-Дьерди, англичане Э. Хаксли и Дж. Ансон.

Новую главу физиологии благодаря исследованиям Н. И. Лунина и Б. А. Лаврова, польского ученого К. Функа составило учение о *витаминах*. Интенсивное развитие претерпела *эндокринология*, начиная с классических опытов Б. М. Завадовского с превращением пола птиц и работ других исследователей, открывших роль гормонов щитовидной железы в эмбриогенезе млекопитающих, влияние гипофизарных гормонов. Были выяснены химический состав и механизм действия ряда гормонов, многие из которых вскоре были синтезированы. Л. С. Штерн создала учение о *гематоэнцефалическом барьере* и *гистогематических барьерах* — регуляторах непосредственной внутренней среды органов и тканей. Были сформулированы представления о *единой системе нейрогуморальной регуляции* (Г. Н. Кассиль).

Наряду с этим на протяжении рассматриваемого периода развития физиологии, включающего первую половину нынешнего столетия, значительно расширились представления о *висцеральных функциях и их регуляции*. Среди этих функций одно из ведущих мест занимает *физиология пищеварения*. В. В. Савич, Г. В. Фольборт, И. П. Разенков продолжили традиции своего учителя И. П. Павлова и сосредоточили внимание на систематическом изучении моторной, секреторной и экскреторной функций желудочно-кишечного тракта. Был также проанализирован химизм и механизм регуляции процесса всасывания (Е. С. Лондон, Б. П. Бабкин, В. М. Бейлисс, А. Айви и др.). В последние десятилетия А. М. Уголевым был открыт и детально разработан механизм мембранного (пристеночного) пищеварения, описаны централь-



В. В. Парин (1903—1971)



В. Н. Черниговский (1907—1981)

ные гипоталамические механизмы регуляции голода и насыщения. К середине текущего столетия значительных успехов достигла *физиология питания*. М. Н. Шатерниковым, А. А. Покровским и другими были изучены энергозатраты людей различных профессий, разработаны научно обоснованные нормы питания.

✓ В текущем столетии большой вклад внесен в изучение *функциональных взаимоотношений коры головного мозга и внутренних органов*. К. М. Быков, изучая регулирующее влияние коры больших полушарий на работу внутренних органов, показал возможность изменения их деятельности условно-рефлекторным путем. Благодаря исследованиям В. Н. Черниговским проблем чувствительности внутренних органов, взаимоотношений с корой головного мозга, а также определению проекций афферентных систем внутренних органов в коре полушарий, таламусе, мозжечке, ретикулярной формации, подробному изучению безусловно-рефлекторной деятельности этих органов при раздражении интероцепторов механическим, химическим и другими агентами была открыта новая глава физиологии — *интероцепция*.

Работы Р. Гранита, В. Амассиана, Г. В. Гершуни, А. Л. Бызова и других внесли значительный вклад в развитие *физиологии сенсорных систем*. Большую роль в исследованиях функции центральной нервной системы сыграли работы Н. П. Бехтеревой по изучению корково-подкорковых отношений, М. Н. Ливанова по изучению механизмов памяти, П. Г. Костюка и А. И. Ройтбака по исследованию функции внутрицентральных межнейронных и нейрон-глиальных отношений, В. В. Фанарджяна по физиологии мозжечка, В. А. Говырина по нервной трофике, Э. А. Асратяна по изучению механизмов компенсации нарушенных функций нервной системы, П. В. Симонова, К. В. Судакова по физиологическим

механизмам эмоций и мотиваций. Существенным вкладом в эту проблему явились представления П. К. Анохина о *функциональных системах*, позволившие подойти к пониманию механизмов регуляции функций и расшифровке некоторых механизмов психических процессов.

В связи с космическими полетами возникла и развилась новая область знаний — *космическая физиология*. У ее истоков стояли А. В. Лебединский, В. Н. Черниговский, В. В. Парин, О. Г. Газенко, усилия и труды которых составили фундамент этого направления.

Физиология второй половины текущего столетия характеризуется не только определенными достижениями в области раскрытия механизмов деятельности органов, систем, организма в целом. Особенностью современной физиологии является углубление аналитического подхода со смещением направления исследований в сторону мембранных, клеточных процессов, описания биофизических аспектов механизма возбуждения и торможения. Знание количественных взаимоотношений между различными процессами, закономерностей их возникновения позволяет подойти к математическому моделированию этих процессов. Наряду с погружением в микромир и математическое моделирование продолжается также исследование деятельности целого организма со всеми его отправлениями.

1

Понятия клеточной физиологии

Живым клеткам, как и многоклеточным организмам, свойственны метаболизм, раздражимость, а в определенные периоды жизни рост и размножение. Некоторые из этих свойств (метаболизм, рост и размножение) подробно обсуждаются в курсах цитологии, биохимии, генетики и др.; раздражимость — сугубо физиологическое понятие. *Раздражимость (реактивность) клеток* — это их способность (свойство) активно отвечать на внешнее воздействие той или иной формой деятельности, например усилением метаболизма и роста, ускорением деления, выбросом секрета, движением, электрическим импульсом.

Реактивность живых клеток и многоклеточных организмов отличается от пассивной реактивности неживых тел (например, «реактивности» упругих тел в отношении действующих на них механических сил). Это отличие состоит в том, что энергия для реакции клеток возникает не за счет внешнего воздействия, а в результате внутриклеточных метаболических процессов, запускаемых внешним воздействием. Поэтому *энергия (сила) и форма реакции клетки не определяются энергией (силой) внешнего воздействия*.

Реакция может быть в ряде случаев пропорциональна действующей внешней силе, но и это не всегда так.

Среди различных форм клеточных реакций на внешние воздействия — *раздражители* выделяют возбуждение. *Возбуждением* клетки часто называют реакцию, проявляющуюся в особенно отчетливой внешней деятельности: в резком движении клетки (например, ее сокращении), генерации электрического сигнала, выбросе секрета. Приведенное определение понятия «возбуждение» можно назвать общебиологическим.

В специальной физиологической литературе возбуждением иногда называют активный электрический ответ клетки (так называемый потенциал действия), а сокращение и секрецию рассматривают как следствие электрической реакции.

Клетки, способные к возбуждению, — мышечные, нервные, железистые — называют *возбудимыми*. К возбудимым клеткам, т. е. к обладающим *возбудимостью*, относятся и элементы сенсорных

рецепторов — нервные окончания и специальные рецепторные клетки. Возбудимость всех этих клеток обеспечивает реактивность макроорганизмов. Возбудимость обнаруживается и у некоторых одноклеточных организмов.

В качестве внешних воздействий, вызывающих возбуждение, могут выступать механические, химические, звуковые и световые влияния. Для каждой возбудимой клетки весь набор внешних воздействий — *раздражителей* — делится на две неравные части: адекватные и неадекватные раздражители. *Адекватный* раздражитель соответствует данному виду клеток; он вызывает возбуждение даже при очень малой энергии (дозе) воздействия. Таков свет — для фоторецепторов, звук — для слуховых рецепторов, пахучие вещества — для обонятельных рецепторов и т. д. Для нервных и мышечных клеток многоклеточных организмов адекватными раздражителями являются электрические токи и некоторые химические агенты, продуцируемые другими клетками. Все прочие раздражители называют *неадекватными*.

Минимальная энергия (сила) раздражителя, необходимая для возбуждения клетки, называется *пороговой (порогом)*. В случае неадекватных раздражителей (например, механического воздействия на фоторецепторы или нервные волокна) она на много порядков превышает пороговую энергию для адекватных раздражителей. Возбудимость по отношению к раздражителю измеряют порогом раздражения; возбудимость обратно пропорциональна величине порога.

Возбуждение, возникнув в точке действия раздражителя, во многих случаях способно распространяться, охватывая всю клетку. Это тесно связано с электрическим ответом и имеет большое значение в деятельности нервной системы и особенно ее проводящих путей (нервная сигнализация).

Возбудимым клеткам при отсутствии достаточных раздражителей свойственно состояние *физиологического покоя*, которое, конечно, не равно полной бездеятельности, ибо сопряжено с текущим метаболизмом.

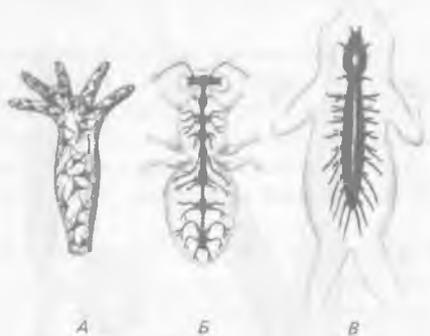
Некоторые внешние воздействия могут вызывать в клетках реакции с отрицательным знаком (уменьшение метаболизма, роста, снижение возбудимости по отношению к раздражителям). Такие реакции называют *торможением*. Торможение может вызываться как воздействиями из внешней среды, так и влияниями со стороны других клеток организма.

Явление торможения — важный феномен, широко используемый в процессах интеграции и координации клеточных функций в многоклеточном организме.

1.1. Общая физиология нервной системы

В организме человека и большинства животных особую роль играют нервная система и мышцы. *Нервная система* связывает между собой, объединяет (интегрирует) различные части многокле-

Рис. 1.1. Основные типы строения нервной системы. А — диффузный (кишечно-полостные); Б — цепочечный (членистоногие); В — трубчатый (центральная нервная система позвоночных)



точного организма. Мышцы играют роль двигателей, обеспечивающих подвижность, иначе говоря, активность организмов в их среде, а также механические функции внутренних органов (сердца, легких, кишечника и т. п.). Универсальность и чрезвычайная важность функций нервной системы и мышц, а также и то, что эти образования и формирующие их клеточные элементы изучены особенно подробно, оправдывает вынесение общих характеристик нервной системы и мышц в начало данного курса.

1.1.1. Основные типы строения нервной системы

Основными типами строения нервной системы разных представителей животного мира являются диффузный, узловой (в частности, цепочечный или лестничный) и трубчатый (рис. 1.1).

Диффузный тип нервной системы, присущий низшим многоклеточным (например, кишечнополостным), характеризуется приблизительно равномерным распределением нервных элементов во всем теле животного. *Узловой*, характерный для высших беспозвоночных, имеет концентрацию нервных элементов в узлах (особенно в подглоточном и надглоточном), которые связаны между собой коннективами, а с остальными частями организма — периферическими нервами. *Трубчатый* тип нервной системы характеризуется концентрацией нервных элементов в нервной трубке (мозгу) и особенно в расширениях оральной части этой трубки (головном мозгу). Этот тип присущ позвоночным, в том числе человеку. Головной и спинной мозг связан с остальными частями организма с помощью многочисленных нервов.

Нервные клетки. Нервная система человека и животных состоит из нервных клеток, тесно связанных с глиальными клетками. Нервные клетки у позвоночных и высших беспозвоночных имеют характерные отростки, отходящие от тела (сомы, или перикариона), в котором находится клеточное ядро.

Различают два вида этих отростков: *дендриты* и *аксоны* (рис. 1.2). По количеству отростков, отходящих от сомы, нейроны подразделяют

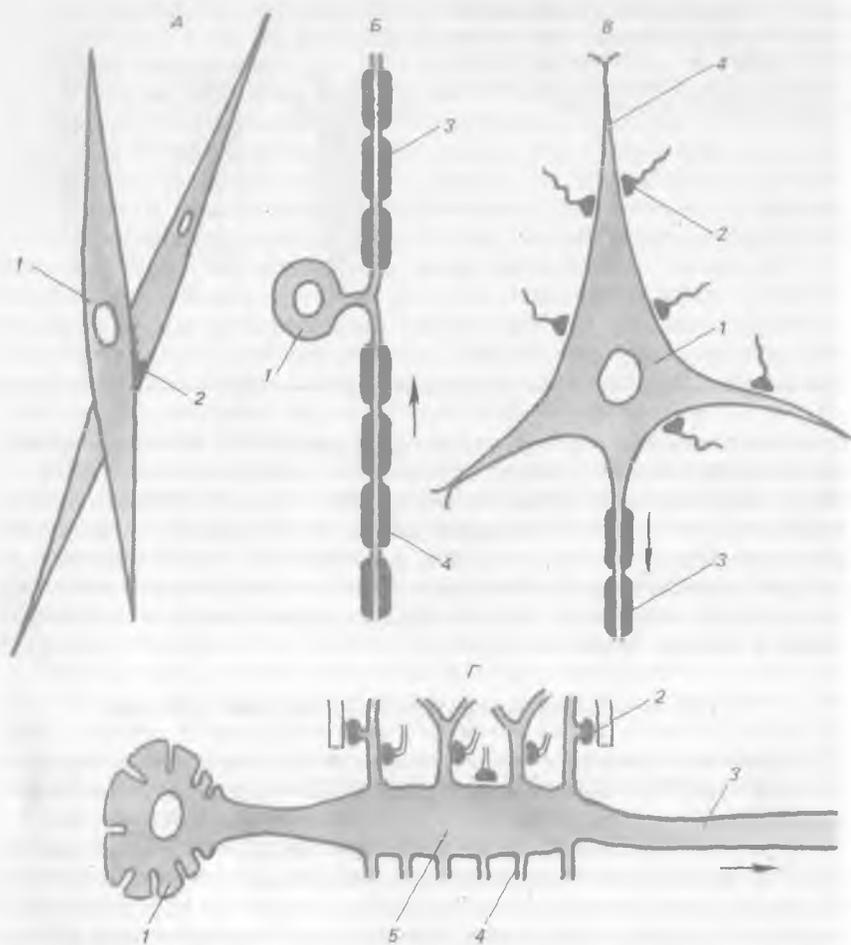


Рис. 1.2. Основные типы строения нейронов. А — веретенообразный (кишечнополостные); Б — псевдоуниполярный (сенсорный нейрон позвоночных); В — мультиполярный (позвоночные); Г — типичный нейрон ЦНС беспозвоночных:

1 — сома, 2 — синапс, 3 — аксон, 4 — дендрит, 5 — центральный отросток

на униполярные (имеют один отросток, отходящий от сомы), биполярные (имеют два отростка) и мультиполярные (имеют более двух отростков, отходящих от сомы).

Униполярные нейроны имеются у животных разных типов, но особенно широко они распространены у беспозвоночных, например у моллюсков и насекомых. У этих животных от тела нейрона отходит клеточный отросток, который переходит в так называемый центральный отросток, порождающий аксон и дающий множество дендритов. *Мультиполярные клетки* — это основной вид нейронов

у позвоночных. У низших беспозвоночных (кишечнополостных) нейроны обладают веретенообразной формой без четкого деления на тело и отростки.

Перикарионы нейронов обычно имеют размеры (диаметры) от 5 до 100 мкм. Отростки нервных клеток у высших позвоночных и беспозвоночных, особенно аксоны с диаметром от 1 до 6—10 мкм, могут быть очень длинными (до 1 м!). В особых случаях при слиянии аксонов (например, у головоногих моллюсков) формируются *гигантские аксоны*, диаметр которых может достигать 1 мм, что делает их очень удобными для исследования.

Нейрон, как и все прочие клетки, снаружи покрыт непрерывной оболочкой — *плазматической мембраной, плазмалеммой*. Она отделяет цитоплазму клетки с включенными в нее многочисленными органоидами (ядром, аппаратом Гольджи, митохондриями и т. п.) от внеклеточной жидкости. С помощью аксонов и дендритов нейроны контактируют между собой и с другими клетками, например с мышечными. Эти контакты имеют особое строение и называются *синапсами*.

Существуют различные типы синапсов (по структуре, функции, способу передачи сигнала, местоположению в системе и т. д.).

Чрезвычайно широко распространены так называемые *химические синапсы*, в которых передача осуществляется с помощью специального химического агента — локального передатчика-трансммиттера — *медиатора*, выбрасываемого *пресинаптическим нервным окончанием* и действующего на *постсинаптическую клетку*.

В составе нервной системы у позвоночных и беспозвоночных находятся и нейросекреторные клетки (у позвоночных, например, в гипоталамусе). Эти клетки вырабатывают нейрогормоны (физиологически активные вещества), которые выделяются в кровотоки и действуют на все чувствительные к ним клетки организма (см. гл. 6).

Глиальные клетки. К глиальным клеткам относятся олигодендроциты, астроциты, шванновские клетки и др. Они окружают нервные клетки и в некоторых местах тесно соприкасаются с ними. Число глиальных клеток в нервной системе примерно на порядок больше числа нейронов. Особую роль глиальные клетки играют в формировании так называемых *миелиновых оболочек* аксонов. Миелиновые оболочки формируются у позвоночных в ЦНС за счет отростков олигодендроцитов, а на периферии — за счет так называемых *шванновских клеток*. Эти клетки окутывают аксоны многослойными миелиновыми «муфтами» (рис. 1.3) так, что большая часть аксона оказывается покрытой ими, а открытыми остаются узкие участки между муфтами — *перехваты Ранвье*. Последние у таких волокон имеют особое функциональное значение.

Функция нервных клеток. Функция нервных клеток состоит в передаче информации (сообщений, приказов или запретов) с помощью нервных импульсов.

Нервные импульсы распространяются по отросткам нейронов и передаются через синапсы (как правило, от аксонной терминали на

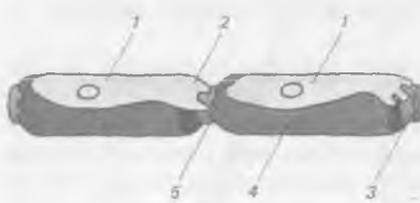


Рис. 1.3. Миелиновая «муфта» аксона позвоночного

Шванновская клетка «накручивается» на аксон и, теряя в намотанной части цитоплазму, формирует из своей мембраны плотный многослойный миелиновый футляр; 1 — шванновская клетка (ядерная часть, сохранившая цитоплазму), 2 — пальцеобразный отросток шванновской клетки, 3 — аксон, 4 — миелин, 5 — перехват Ранвье

сому или дендрит следующего нейрона). Возникновение и распространение нервного импульса, а также его синаптическая передача тесно связаны с электрическими явлениями на плазматической мембране нейрона.

1.1.2. Мембранные потенциалы нервных элементов

Для исследования электрических явлений в нервных (и других) клетках в настоящее время широко применяют микроэлектроды (стеклянные пипетки с очень тонким, примерно 0,5 мкм, кончиком), заполненные электролитом. В таком микроэлектроде электролит играет роль проводника тока, а стекло — изолятора. Если кончик микроэлектрода вводят внутрь клетки, то он регистрирует внутриклеточный потенциал (относительно наружного «индифферентного» электрода). В крупные нервные клетки (волокна) удается вводить и проволочные электроды. С помощью внутриклеточных электродов установлено следующее.

Мембранный потенциал покоя. У нейронов, как и у всех исследованных клеток животных и растений, поверхностная мембрана в покое *электрически поляризована*, т. е. имеет разный электрический потенциал наружной и внутренней поверхностей. В этом можно убедиться, если ввести внутрь клетки микроэлектрод, соединенный с регистрирующей установкой. Как только микроэлектрод попадает внутрь клетки, он мгновенно приобретает некоторый постоянный электроотрицательный потенциал по отношению к электроду, расположенному в окружающей клетку жидкости.

Величина внутриклеточного электрического потенциала у нервных клеток и волокон, например гигантских нервных волокон кальмара, в покое составляет около — 70 мВ.

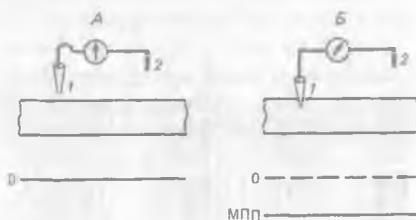
Эту величину называют *мембранным потенциалом покоя* (МПП). Во всех точках аксоплазмы этот потенциал практически одинаков.

При выведении кончика микроэлектрода из клетки возвратным движением или прокалыванием ее насквозь разность потенциалов между электродами скачкообразно исчезает (рис. 1.4).

Связь МПП с поляризацией мембраны клетки доказывает, например, опыт по удалению аксоплазмы из гигантского аксона кальмара. Лишенный аксоплазмы аксон при его перфузии солевым рас-

Рис. 1.4. Регистрация мембранного потенциала покоя:

А — микроэлектрод 1 еще не введен в нервное волокно; луч осциллографа показывает, что разность потенциалов у микроэлектрода и индифферентного электрода 2 равна нулю; Б — микроэлектрод введен в нервное волокно (прокол мембраны); он регистрирует постоянный отрицательный потенциал относительно внешнего раствора — мембранный потенциал покоя



твором (сходным по ионному составу с аксоплазмой) обнаруживает примерно такой же МПП, как и нормальный аксон.

Природа поляризации клеточной мембраны сегодня в основном определена. Чтобы ее понять, необходимо рассмотреть некоторые свойства самой мембраны, а также ионный состав внеклеточной среды и внутриклеточной жидкости. Мембрана, например, у аксона кальмара, как и у всех других клеток, — очень тонкая, но достаточно прочная оболочка. Согласно электронно-микроскопическим данным, ее толщина составляет 5—10 нм. Мембрана состоит из липидов, белков и мукополисахаридов. Бимолекулярный слой липидов является матриксом мембраны. Белки, вкрапленные в липидный матрикс, образуют каналы для воды и ионов, формируют ионные насосы и т. п. (рис. 1.5, А). Мукополисахариды, располагаясь в виде «деревьев» на поверхности мембраны, осуществляют рецепторные функции. Мембрана постоянно обновляется. При этом ее качества могут несколько меняться в зависимости от изменения программы соответствующих процессов синтеза.

Клеточная мембрана обладает значительными электрическим сопротивлением и емкостью. У аксона кальмара, например, удельное сопротивление мембраны (R_m)¹ составляет в покое 1000 Ом·см², а емкость (C_m) равна примерно 1 мкФ/см². Емкость мембраны, которая создается в основном ее липидным матриксом, довольно постоянна. Сопротивление мембраны проходящему току сильно зависит от состояния ее ионных каналов.

Мембрана легко проницаема для жирорастворимых веществ, молекулы которых проникают через липидный матрикс. Крупные водорастворимые молекулы, в том числе анионы органических кислот, по существу, совсем не проходят через мембрану (могут покидать клетку лишь путем экзоцитоза). В то же время в мембране нервного волокна существуют каналы, проницаемые для воды, для малых молекул водорастворимых веществ и для малых ионов.

Ионные каналы. Особое значение имеют каналы, проницаемые для ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} . В нервной мембране присутствуют специфические (селективные) натриевые, калиевые, хлорные и

¹ Здесь при расчете удельного сопротивления (R_m) значение в омах умножают (а не делят) на площадь мембраны, так как для пересекающего мембрану тока с ростом этой площади сопротивление уменьшается (а не растет).

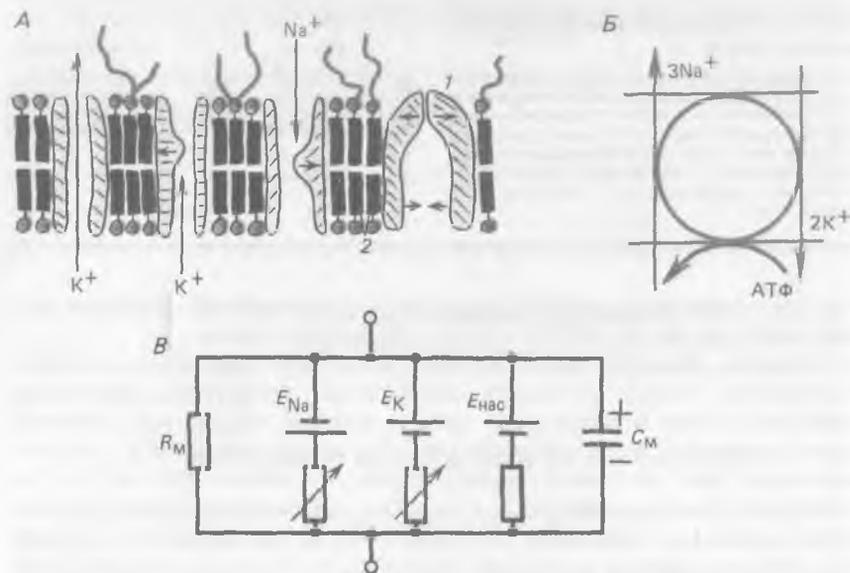


Рис. 1.5. Строение плазматической мембраны и ее механизмы, ответственные за мембранные потенциалы покоя и действия (упрощенная схема). А — участок мембраны (продольный срез); Б — условное изображение активного переноса ионов насосом за счет энергии АТФ; В — эквивалентная электрическая схема мембраны:

1 — насос, 2 — липидный матрикс; желтым цветом обозначены белковые макромолекулы, формирующие безворотный ионный канал, специальные натриевые и калиевые каналы с воротными механизмами и насос; горизонтальными стрелками показаны открытие (и закрытие) воротных устройств; вертикальными — направление движения ионов

кальциевые каналы, т. е. каналы, избирательно пропускающие только Na⁺ или K⁺, Cl⁻ или Ca²⁺. Эти каналы обладают воротными механизмами и могут быть открытыми или закрытыми. В гигантском аксоне кальмара много натриевых и калиевых каналов. В покое практически все натриевые каналы мембраны аксона закрыты, а большое число калиевых — открыто. *Определенное состояние ионных каналов мембраны (например, закрытое у натриевых, открытое у значительной части калиевых) очень важно для генерации МПП нервной клеткой.* Кроме того, в мембране находятся неспецифические каналы для ионной утечки, каждый из которых проницаем для K⁺, Na⁺ и Cl⁻ (больше всего для K⁺). Эти каналы не имеют воротных механизмов, они всегда открыты и почти не меняют своего состояния при электрических воздействиях на мембрану.

Ионный насос. *Важным условием для формирования МПП является отличие ионного состава аксоплазмы от ионного состава внешней среды.* τ_{эф}

В табл. 1.1 сопоставлен ионный состав аксоплазмы гигантского аксона и крови кальмара. Различия в этих составах постоянны и

в основном сводятся к тому, что в аксоплазме по сравнению с кровью меньше ионов Na^+ , больше K^+ и несравненно больше органических анионов. Последние не могут проникнуть через непрережденную мембрану наружу. Что касается катионных различий, то они являются результатом работы так называемого *натрий-калиевого насоса мембраны*, непрерывно откачивающего Na^+ из клетки в обмен на K^+ .

Т а б л и ц а 1.1. Ионный состав аксоплазмы и внешней среды гигантского аксона кальмара, ммоль/кг воды

| Вещества | Аксоплазма | Кровь | Морская вода |
|------------------------------|------------|-------|--------------|
| K^+ | 400 | 20 | 10 |
| Na^+ | 50 | 440 | 460 |
| Cl^- | 40—150 | 560 | 540 |
| Ca^{2+} | 0; 4 | 10 | 10 |
| Mg^{2+} | 10 | 54 | 53 |
| Изотионовая кислота | 250 | — | — |
| Аспарагиновая кислота | 75 | — | — |
| Глутаминовая кислота | 12 | — | — |
| Янтарная и фумаровая кислоты | 17 | — | — |
| АТФ | 0,7—1,7 | — | — |
| Аргининфосфат | 1,3—5,7 | — | — |
| H_2O | 865 | 870 | 966 |

Перенос ионов против градиентов их концентраций называют *активным ионным транспортом* в отличие от *пассивного транспорта* — утечки ионов.

Натрий-калиевый насос работает, потребляя энергию АТФ, его основным компонентом является фермент — *мембранная Na, K-АТФаза*. В норме АТФ поступает к насосу из аксональных митохондрий. Поэтому в лишенном аксоплазмы перфузируемом аксоне насос работает только при добавлении к перфузату АТФ. Для работы насоса, кроме того, требуется наличие в среде ионов K^+ , а внутри волокна — ионов Na^+ . Макромолекулярный механизм насоса работает лишь в случае присоединения к этой системе снаружи ионов K^+ , а изнутри клетки — ионов Na^+ (рис. 1.5, Б).

Утечка ионов. Поляризация мембраны при открытых калиевых каналах, т. е. при высокой калиевой проницаемости (P_{K}) мембраны и при наличии большого трансмембранного градиента концентраций K^+ ($[\text{K}^+]_{\text{вн}} \gg [\text{K}^+]_{\text{нар}}$), объясняется прежде всего хотя и очень небольшой, но существующей утечкой внутриклеточного K^+ в среду.

Утечка K^+ создает разность электрических потенциалов между средой и аксоплазмой в условиях, когда вход Na^+ в клетку или выход из нее органических анионов (что могло бы компенсировать

нарушения электронейтральности от потери K^+) исключены свойствами покоящейся мембраны.

В этой ситуации на мембране создается двойной электрический слой (снаружи — катионы, главным образом Na^+ , внутри — анионы, главным образом органических кислот), препятствующий дальнейшему выходу K^+ .

Рассмотрим некоторые подробности. Перемещение K^+ из клетки наружу осуществляется концентрационным градиентом этого иона, совершающим «осмотическую» работу ($A_{осм}$):

$$A_{осм} = RT \frac{[K^+]_{нар}}{[K^+]_{вн}}$$

где R — универсальная газовая постоянная, т. е. кинетическая энергия 1 моля ионов при абсолютной температуре $T = 1K$.

В силу возникающего мембранного потенциала ионы K^+ частично возвращаются в клетку, при этом совершается электрическая работа. $A_{эл} = QE = nFE$, где Q — количество электричества, n — валентность, F — число Фарадея (заряд 1 моля одновалентных ионов), E — потенциал. Если выход ионов K^+ из клетки преобладает над их возвращением, то постепенно растет $A_{эл}$ и несколько падает $A_{осм}$. В итоге на мембране достигается E , при котором $A_{эл} = A_{осм}$ для иона K^+ , т. е. калиевый равновесный потенциал, обозначаемый E_K . Из рассмотренного выше следует, что

$$E_K = \frac{RT}{F} \ln \frac{[K^+]_{нар}}{[K^+]_{вн}},$$

или упрощенно (при $t = 20^\circ C$)

$$E_K = 58 \lg \frac{[K^+]_{нар}}{[K^+]_{вн}} \text{ (формула Нернста).}$$

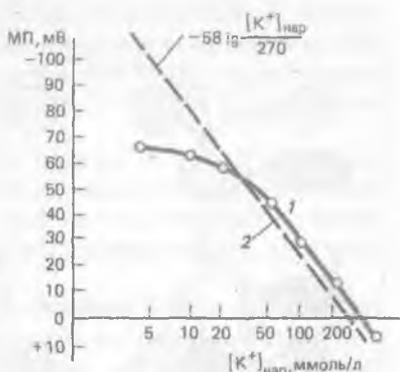
Разность между текущим значением мембранного потенциала (МП)¹ и E_K называют электрохимическим градиентом для K^+ . Электрохимический градиент — причина пассивного движения K^+ через мембрану в естественных условиях.

Справедливость этих представлений доказывается обратной зависимостью МП нервного волокна от $\ln [K^+]_{нар}$ (рис. 1.6). По тому же принципу может быть рассчитан электрохимический градиент для Na^+ (E_{Na}), Cl^- (E_{Cl}) или Ca^{2+} (E_{Ca}).

Мембранный потенциал покоя гигантского аксона кальмара (-70 мВ) близок к его E_K (-75 мВ), но не точно равен ему, так как МПП здесь формируется не только утечкой ионов K^+ ,

¹ МП обозначает любое значение потенциала мембраны, наблюдаемое как в состоянии покоя (МПП), так и в состоянии возбуждения.

Рис 1.6 Зависимость величины мембранного потенциала (МП) нервного волокна каракатицы от наружной концентрации K^+ (1) и величина МП, рассчитанная по уравнению Нернста для калиевого электрода (2)



но и утечкой ионов Na^+ и Cl^- . При этом поступление Cl^- в аксон ($E_{Cl} = -70$ мВ) повышает¹, а Na^+ — понижает МПП ($E_{Na} = 55$ мВ).

Итоговая величина E , создаваемого утечкой ионов K^+ , Na^+ и Cl^- , может быть достаточно точно рассчитана по формуле Гольдмана:

$$E = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_{нар} + P_{Na} [Na^+]_{нар} + P_{Cl} [Cl^-]_{вн}}{P_K [K^+]_{вн} + P_{Na} [Na^+]_{вн} + P_{Cl} [Cl^-]_{нар}}$$

где P — проницаемость мембраны для соответствующих ионов. Ее часто выражают в относительных величинах, принимая P_K за единицу. Для мембраны аксона кальмара в покое отношение $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1:0,04:0,45$.

Утечка ионов, прежде всего ионов K^+ , формирует так называемый *концентрационный потенциал* ($E_{конц}$) — основную часть реального МПП.

Прямой электрогенный эффект насоса. В перфузируемом чистым солевым раствором гигантском аксоне кальмара утечка ионов — это, по существу, единственный механизм формирования МПП, но в естественных условиях в образовании МПП участвует еще один, добавочный механизм — *прямой электрогенный эффект натрий-калиевого насоса* (рис. 1.7).

Прямой электрогенный эффект насоса (который следует отличать от косвенного, т. е. от участия насоса в создании концентрационных градиентов) состоит в поляризации мембраны, возникающей при неравенстве числа (q) ионов Na^+ и K^+ , которые переносятся в каждом цикле работы насоса.

Только если эти числа равны, насос работает электронейтрально. Если $q_{Na} > q_K$, то его работа увеличивает E_M (так происходит в

¹ Повышением МПП условно называют увеличение электроотрицательности внутренней поверхности мембраны.

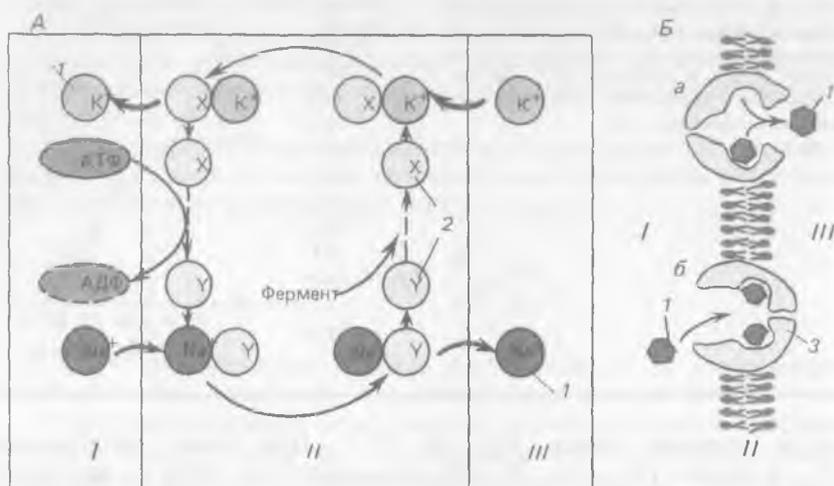


Рис. 1.7. Две гипотезы о механизме работы натрий-калиевого насоса мембраны. А — схема с перемещающимися внутримембранными частицами; Б — схема с мембранной макромолекулой, ритмически изменяющей свою конформацию:

I — внутриклеточная среда, II — мембрана, III — внеклеточная среда; 1 — транспортируемое вещество, 2 — транспортирующие частицы, 3 — макромолекула, ритмически меняющая свою конформацию (за счет энергии АТФ); а — конформация для отдачи вещества во внешнюю среду, б — конформация для приема вещества из клетки; стрелками показано направление движения частиц

нервных и мышечных клетках), если же $q_{Na} < q_K$, то E_M уменьшается, что, по-видимому, происходит в шванновских клетках. В нервных волокнах и клетках $q_{Na} / q_K = 3/2$.

Прямой электрогенный эффект насоса ($E_{нас}$) зависит не только от скорости переноса заряда насосом, но и от скорости утечки последних в противоположном направлении. В условиях стационарности электрический ток насоса ($I_{нас}$) равен току утечки (I_y), создаваемому за счет $E_{нас}$. Кроме того, ток утечки зависит от электрического сопротивления мембраны. Таким образом, $I_y = E_{нас} / R_M$, откуда $I_{нас} = E_{нас} / R_M$ и соответственно $E_{нас} = I_{нас} R_M$. У гигантского аксона кальмара R_M относительно мало и поэтому $E_{нас}$ тоже невелико (~ 1 мВ). В некоторых нервных клетках моллюсков, где R_M велико (мегаомы), $E_{нас}$ достигает десятка милливольт.

Электрогенный эффект насоса может быть быстро устранен или блокадой мембранной Na, K-АТФазы с помощью сердечных гликозидов (оубаина и др.), или снижением температуры до 5°C , или нарушением выработки АТФ (при действии динитрофенола и цианидов, гипоксии). Концентрационный потенциал при этом не исчезает, а снижается достаточно медленно по мере потери ионных градиентов на мембране. Реальный МПП складывается из $E_{конц}$ и $E_{нас}$.

В миелинизированных нервных волокнах у позвоночных потенциал покоя мембраны перехвата Ранвье составляет около — 70 мВ

(рис. 1.7). Его концентрационный компонент имеет в основном каллиевую природу, как и в аксоне кальмара. Электрогенный эффект ионного насоса в нормальной среде здесь близок к нулю и только при повышенной концентрации K^+ снаружи этот эффект усиливается настолько, что может достигнуть 3—4 мВ. Последнее происходит за счет усиления насосного тока.

Функция мембранного потенциала покоя. В самой мембране МПП проявляется как электрическое поле значительной напряженности (10^5 В/см). Это поле воздействует на макромолекулы мембраны и придает их заряженным группам определенную пространственную ориентацию.

Особенно важно то, что электрическое поле МПП обеспечивает закрытое состояние так называемых активационных ворот натриевых каналов и открытое состояние их инактивационных ворот (см. разд. 1.1.3). Этим обеспечивается состояние покоя и готовности к возбуждению.

Даже относительно небольшой сброс мембранного потенциала (частичная деполяризация) открывает активационные ворота этих каналов и выводит клетку из состояния покоя, дает начало возбуждению. При возбуждении используется электрическая энергия, накопленная в МПП.

1.1.3. Потенциалы и трансмембранные токи при возбуждении

Потенциал действия. Потенциал действия (ПД), или потенциал возбуждения нервных клеток (волокон), возникает в ответ на достаточное по силе раздражение. Потенциал действия — очень быстрый, кратковременный электрический процесс, поэтому для его регистрации необходим катодный осциллограф с широкополосным усилителем.

Классическое исследование параметров и механизма ПД проделано на гигантском аксоне кальмара с внутриклеточным раздражением и отведением внутриклеточного потенциала (рис. 1.8). В это нервное волокно (диаметром 0,5—1 мм) вводили на всю его длину два тончайших проволочных электрода. Один из них был раздражающим: через него в волокно подавали толчки тока того или иного направления, другой регистрировал электрический потенциал. При подаче короткого и слабого толчка выходящего тока (его направление определяют для положительных зарядов) внутриклеточный электрод регистрировал кратковременное падение МП, по форме и силе соответствующее толчку тока, но со сглаженными передним и задним фронтами, что определяется емкостью мембраны. Это так называемый *электротонический потенциал* (ЭП).

При подаче несколько более сильного толчка выходящего тока возникает эффект подпорогового раздражения: к электротоническому потенциалу присоединяется дополнительная деполяризация, называемая *подпороговым* или *локальным ответом* (ЛО). Локальным он называется потому, что и в экспериментальных, и в есте-

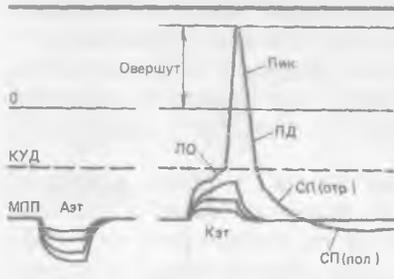


Рис. 1.8. Основные электрофизиологические феномены в нервном волокне:

Аэт — аналектрон, КУД — критический уровень деполаризации, Кэт — катлектрон, ЛО — локальный (подпороговый активный) ответ, МПП — мембранный потенциал покоя, ПД — потенциал действия, СП (отр и пол) — следовые потенциалы отрицательный и положительный (временные соотношения пика ПД и СП не выдержаны; отрицательный СП и особенно положительный СП значительно длительнее)

ственных условиях этот потенциал не распространяется далеко. При усилении стимула и достижении порога раздражения, т. е. критического уровня деполаризации (КУД), возникает потенциал действия (рис. 1.8). При толчке входящего тока любой величины образуется только электротонический потенциал.

В потенциале действия различают пик (спайк) и следовые потенциалы.

Пик ПД представляет собой кратковременную инверсию внутриклеточного потенциала. Он имеет очень быструю S-образную восходящую фазу и несколько более медленный спад. Общая длительность пика в данном объекте составляет около 3 мс; амплитуда пика 110 мВ, т. е. превышает МПП (70 мВ) на 40 мВ. Эту разницу называют овершутом¹. Вслед за пиком ПД регистрируются значительно более слабые и длительные отрицательный и далее положительный следовые потенциалы (рис. 1.8).

Потенциал действия имеет стандартные амплитуду и временные параметры, не зависящие от силы стимула, вызвавшего данный ПД (правило «все или ничего»).

При раздражении гигантского аксона выходящим током через проволочный электрод, введенный на всю длину волокна, все точки этого нервного проводника раздражаются практически равномерно, так что в них одновременно возникает и развивается ПД. Такой ПД, по существу, не распространяется и называется мембранным. В естественных условиях ПД возникает локально, а затем распространяется (проводится) вдоль волокна. Это распространяющийся ПД. Мембранный ПД более удобен для анализа. (В миелинизированном волокнах мембранный ПД получают при работе на изолированном одиночном перехвате Ранвье.)

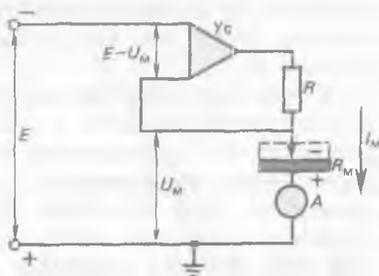
Потенциал действия — это электрический феномен, возникающий на плазматической мембране. Практически нормальный ПД возникает и в перфузируемом гигантском аксоне, лишенном аксоплазмы, при электрической стимуляции его мембраны.

Механизм потенциала действия. Причиной развития ПД является вызываемое критической деполаризацией мембраны открытие ее натриевых и калиевых каналов. Каналы, открываемые электрическим стимулом, называют потенциалозависимыми.

¹ От англ. overshoot — перелет.

Рис. 1.9. Методика фиксации потенциала мембраны (U_M) и регистрации трансмембранных токов (I_M):

U_c — усилитель, реагирующий выходным током на разность между задаваемым «извне» потенциалом E и U_M . В силу конструкции системы ток I этого усилителя, проходя через сопротивление мембраны (R_M), изменяет U_M так, что достигается равенство между U_M и E . При достаточном коэффициенте усиления усилителя и быстродействия системы U_M практически фиксируется на уровне E . При снижении E и вслед за ним U_M до КУД или более в мембране нервного волокна (кальмара) открываются потенциалозависимые натриевые и калиевые каналы, что порождает трансмембранные токи, которые и регистрируются на фоне поддерживаемого сниженного U_M .



Открытие потенциалозависимых каналов приводит к пассивному движению соответствующих ионов по их электрохимическим градиентам.

Вход ионов Na^+ в волокно обеспечивает восходящую фазу пика ПД, т. е. деполяризацию и инверсию потенциала на мембране, а несколько запаздывающий выход ионов K^+ участвует в создании нисходящей фазы пика — реполяризации.

При развитии пика ПД отношение $P_K : P_{Na} : P_{Cl}$ становится 1:20:0,45 (в покое оно составляет 1:0,04:0,45). Связь развития пика ПД с током Na^+ доказывается прямой зависимостью амплитуды ПД от электрохимического градиента Na^+ на мембране и достоверным переходом меченого ^{24}Na из среды в волокно при его возбуждении, причем в количестве, пропорциональном числу ПД. Связь нисходящей фазы ПД с током K^+ доказывается зависимостью хода этой фазы от электрохимического градиента K^+ на мембране.

Подробный анализ изменений мембранной проницаемости для ионов Na^+ и K^+ , основанный на измерениях токов этих ионов, стал возможным благодаря использованию методики фиксации («кламп») электрического потенциала мембраны. В обычных условиях мембранные токи (при данных концентрационных градиентах) зависят и от ионной проницаемости ($P_{Na,K}$), и от мембранного потенциала (МП). Мембранные токи могут точно характеризовать изменения $P_{Na,K}$ только при постоянном МП.

Для фиксации мембранного потенциала мембрана гигантского волокна (или какой-либо иной клетки) с помощью внутриклеточного и наружного электродов соединяется со специальной электронной схемой (рис. 1.9). Основной частью этой схемы является дифференциальный усилитель, сравнивающий МП с задаваемым от постороннего источника потенциалом E . Ток I на выходе усилителя определяется по направлению и значению разностью ($E - MP$), подаваемой на вход усилителя. Этот ток протекает через мембрану и создает на ней дополнительный скачок потенциала, который уменьшает абсолютную величину разности ($E - MP$). При большом коэффициенте усиления дифференциального усилителя и малой

величине R в цепи, подводющей ток, компенсирующий скачок потенциала на мембране может быть весьма приближен по величине к ($E - MP$), так что в итоге MP может стать приблизительно равным E .

В этой ситуации при достаточном быстродействии системы (при ее постоянной времени $\tau < 20$ мкс) любое, даже слабое случайное смещение MP немедленно компенсируется. Таким образом, MP фиксируется на величине E и вместе с тем управляется путем изменения этой величины E . Методика фиксации потенциала на мембране исключает любые смещения MP , в том числе потенциалы действия. Но она позволяет регистрировать и исследовать трансмембранные токи, возникающие при искусственном изменении MP . При фиксированной величине MP эти токи пропорциональны изменениям P_{Na} и P_K (рис. 1.9).

Если фиксированный MP равен потенциалу покоя, то трансмембранного тока практически нет. Если MP скачкообразно повышают, то возникает только направленный внутрь очень краткий ток дозарядки мембранной емкости и за ним постоянный ток утечки. Но если MP скачком снижают, то вслед за током разряда мембранной емкости на фоне тока утечки, направленного наружу, дополнительно возникает краткий, *быстрый ток внутрь* и за ним более длительный медленный ток наружу. Последние два тока — это ионные токи, текущие через натриевые и калиевые каналы, которые открываются с помощью деполяризации.

При устранении натриевого градиента на мембране путем замены части Na^+ на холин или доведения MP до величины $E = E_{Na}$ картина преобразуется: исчезает быстрый, направленный внутрь ток и выявляется в неосложненном виде медленный ток, направленный наружу. Того же можно добиться специфической блокадой натриевых каналов, применив *тетродотоксин* (ТТХ).

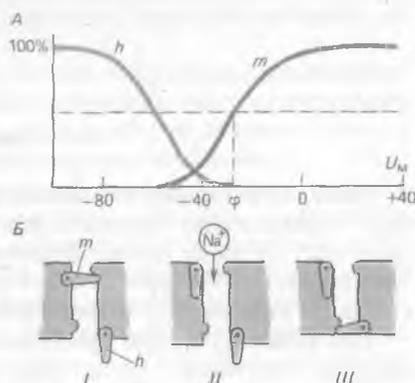
Таким образом, *быстрый направленный внутрь ток — это натриевый ток*. Картина его развития может быть получена путем геометрического вычитания медленного ионного тока из суммарного (рис. 1.9). Натриевый ток пропорционален натриевому электрохимическому градиенту и натриевой проницаемости (P_{Na}). *Медленный (задержанный) ионный ток — это калиевый ток*. Его значение пропорционально калиевому электрохимическому градиенту и P_K . Установлено, что этот ток устраняется блокадой калиевых каналов *тетраэтиламмонием* (ТЭА), прикладываемым снаружи, и ионами Cs^+ — изнутри.

Быстрый входящий I_{Na} и медленный выходящий I_K возникают практически одновременно, но I_{Na} быстрее развивается, достигая своего «потолка». Если MP возвращается к величине, характерной для покоя, то I_{Na} исчезает примерно в 10 раз быстрее, чем I_K , т. е. в массе натриевые каналы мембраны и активируются (деполяризацией), и деактивируются (реполяризацией) быстрее, чем калиевые.

Активация, деактивация и инактивация ионных каналов. Активация каналов определяется открытием их активационных ворот

Рис. 1.10. Работа ворот потенциалозависимых натриевых каналов мембраны. А — зависимость процента открытых h - и m -ворот от мембранного потенциала (U_m); Б — положение m - и h -ворот при покое (I), развитии пика ПД (II) и рефрактерности (III):

— активационные ворота, h — инактивационные ворота, φ — потенциал, при котором открыты m -ворота у 50% каналов



(соответствующим изменением конформации неких макромолекул), а деактивация — закрытием этих же ворот (рис. 1.10).

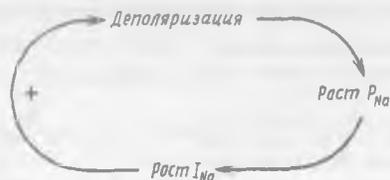
Возвращаясь к картине развития I_{Na} и I_K при длительной деполяризации (см. рис. 1.9) в условиях клампа, необходимо обратить внимание на то, что I_{Na} уже через 5 мс исчезает, несмотря на деполяризованное состояние мембраны (I_K при этом сохраняется).

Этот феномен называют *инактивацией натриевых каналов*. Его связывают с закрытием специальных инактивационных ворот в натриевых каналах. То, что здесь действительно существует специальный макромолекулярный механизм, доказано избирательным нарушением инактивации P_{Na} под влиянием фермента проназы. Схема срабатывания активационных ворот натриевых каналов, а также их инактивационных ворот при разных МП приведена на рис. 1.10.

Инактивация натриевых каналов, т. е. закрытие их инактивационных ворот, развивается вследствие деполяризации, как и активация, но позже, что и делает возможным развитие I_{Na} (а значит, и ПД в естественных условиях). Инактивация P_{Na} — очень важный механизм, который способствует прекращению пика ПД, развитию временной невозбудимости — *рефрактерности*. Инактивация Na-каналов устраняется после реполяризации мембраны.

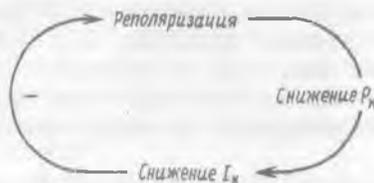
Ионные токи при развитии потенциала действия. Ионные токи формируют фазы пика ПД. Эти токи в общем сходны с токами, получаемыми при критической деполяризации в методике клампа, но развиваются и прекращаются они гораздо быстрее.

В процессе развития ПД действуют многие факторы, связанные прямыми и обратными связями. Например, на восходящей фазе ПД действует система факторов с *положительной обратной связью* (отмечена знаком «+»):



Здесь деполяризация увеличивает P_{Na} , а последняя порождает I_{Na} , усиливающий деполяризацию (пока и поскольку I_{Na} больше $I_K + I_y$). В силу этих отношений I_{Na} и восходящая фаза ПД развиваются с ускорением, а амплитуда ПД быстро достигает некоторого максимума, более или менее приближенного к E_{Na} .

На спаде ПД при реполяризации для I_{Na} действует та же система факторов, но с обратными знаками эффектов, а для калиевого тока — система факторов с отрицательной обратной связью (отмечена знаком «—»):



В итоге спад I_K несколько затягивается.

Если скрупулезно учесть все эти факторы и их взаимодействие, то можно из значения токов, получаемых при фиксации мембранного потенциала на разных уровнях, рассчитать форму нормального ПД. Показано совпадение расчетных параметров ПД и параметров ПД, регистрируемых в опыте.

Взаимодействие некоторых из этих факторов можно наглядно представить эквивалентной схемой (см. рис. 1.5, В).

Отрицательный следовой потенциал связан с остаточным I_{Na} и с накоплением K^+ в межклеточных щелях; положительный следовой потенциал — с остаточным I_K , но главным образом с электрогенной работой натрий-калиевого насоса мембраны, активируемого накоплением Na^+ под мембраной (из-за I_{Na} ПД), а K^+ — в межклеточных щелях. В некоторых нервных клетках сразу вслед за пиком развивается довольно значительный краткий положительный следовой потенциал. Его называют *андершут*¹, он создается остаточным I_K .

Расход ионов на пик одного проводящегося ПД в гигантском аксоне кальмара очень мал. Например, расход внутриаксонального K^+ при этом приблизительно равен одной миллионной доле внутреннего калиевого запаса.

¹ От англ. undershoot — недолет.

Пик ПД — весьма экономичный сигнал, практически не нарушающий ионных градиентов на мембране, энергией которых он питается.

Ионные градиенты на мембране — это «пружина», энергии которой может хватить на $5 \cdot 10^3$ ПД без подзарядки. Но для длительной работы волокна ионные градиенты нужно восстанавливать, что и обеспечивает работа натрий-калиевого насоса мембраны.

Рассмотрим *подпороговый локальный ответ (ЛО)* в нервном волокне. Этот ответ обладает в основном тем же механизмом, что и ПД. Его восходящая фаза определяется входящим I_{Na} , а нисходящая — выходящим I_K . Однако амплитуда ЛО (и его натриевый ток) пропорциональна силе подпорогового раздражения, а не стандартна, как у ПД, т. е. не подчиняется правилу «все или ничего».

Особенности потенциалов действия в соме нейрона. Необходимо остановиться на некоторых особенностях потенциалов действия в телах нейронов, подробно исследованных у моллюсков. Тела гигантских нейронов брюхоногих моллюсков — крупные образования, не имеющие на себе синапсов (синапсы у них находятся на так называемом центральном отростке). Большие размеры и однородность поверхности этих нейронов позволяют подробно исследовать электрические явления на их мембране. На препарате соматической мембраны при электрическом раздражении могут быть получены полноценные ПД. Удалось осуществить фиксацию потенциала такой мембраны, изучить трансмембранные токи при ее активации.

Мембранный потенциал покоя сомы невелик (-40 — 50 мВ); потенциал действия имеет овершут и достигает 100 мВ и более, по форме он схож с аксонным. Однако ионные механизмы ПД мембраны сомы нейрона моллюска имеют существенные отличия от известных механизмов для нервных волокон. Главное отличие состоит в том, что ПД здесь генерируется не только за счет входящего I_{Na} (как в аксоне), но и за счет входящего I_{Ca} .

В соматической мембране нейронов находятся *специальные кальциевые каналы*, открываемые деполяризацией.

Ток ионов Ca^{2+} через них осуществляется по электрохимическому градиенту. Эти каналы не блокируются ТТХ, но инактивируются кобальтом, верапамилом и препаратом D-600.

Кальциевый ток развивается медленнее натриевого и гораздо медленнее инактивируется (много секунд!). Значение этого тока даже при сохранении высокого концентрационного градиента Ca^{2+} чрезвычайно зависит от внутренней концентрации Ca^{2+} . Этот ток полностью подавляется (инактивируется), если $[Ca^{2+}]_{вн} = 5,8 \cdot 10^{-8}$ моль/л. При $[Ca^{2+}]_{вн} = 10^{-9}$ моль/л открываемая деполяризацией кальциевая проводимость максимальна. При обычных для среды значениях $[Ca^{2+}]_{нар}$ в этих условиях E_{Ca} приблизительно равен $+130$ или даже $+200$ мВ.

Особенности ионных каналов соматической мембраны, вероятно, имеют значение не только для электрогенеза. Можно думать, что

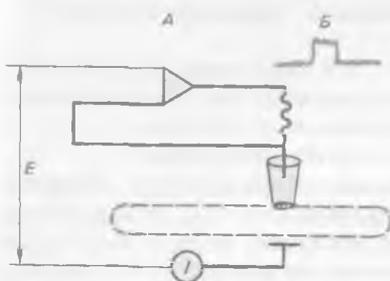


Рис. 1.11. Методика фиксации потенциала в малом «лоскуте» мембраны (печ-клампы)

Исследуемый участок мембраны ограничен краями кончика прилипшей к мембране микропипетки (микроэлектрода). Клетка (обозначена пунктиром) при этом может быть удалена (А). Если в исследуемом участке мембраны на короткое время открывается один натриевый канал, то его ток имеет относительно простую прямоугольную форму (Б).

они существенны и для обеспечения интенсивно протекающих вosome метаболитических реакций, чувствительных к $[Ca^{2+}]_{вн}$.

Шумы ионных каналов. Каждый из ионных каналов мембраны, обладающих воротными механизмами, даже при постоянстве МП и химического состава среды, не находится постоянно в однотипном положении: он то открывается, то закрывается. Эти переходы от закрытого состояния к открытому и обратно осуществляются по закону случая.

Хаотическое открытие и закрытие каналов, порождающее перемещение ионов, создает *электрический шум*. Для потенциалозависимых каналов соответствующее электрическое поле является фактором, резко увеличивающим вероятность их открытого состояния, что и создает эффект увеличения ионной проницаемости.

При исследовании динамики каналов определенного вида изучают электрический шум, создаваемый этими каналами в некотором небольшом участке мембраны в условиях фиксации МП и химической блокады прочих каналов. Например, в мембране гигантского аксона кальмара таким способом изучили шумы раздельно натриевых и калиевых каналов. Анализ этих шумов позволил рассчитать плотность расположения каналов в мембране и проводимость одиночного канала. Так, в гигантском аксоне кальмара плотность натриевых каналов оказалась равной 300 на 1 мкм^2 , средняя проводимость — 4 пС . В перехвате Ранвье амфибий плотность натриевых каналов 2000 на 1 мкм^2 , а средняя проводимость канала равна 8 пС .

При фиксации потенциала в изолированном очень малом участке мембраны удается регистрировать и токи одного канала (рис. 1.11). Так были обнаружены, например, токи одиночного натриевого канала и токи одиночного кальциевого канала. Эти токи имеют *прямоугольную форму* (рис. 1.11). Типичная *плавная форма ПД* является результатом одновременного открытия и закрытия массы каналов.

¹ пС (pS) — пикосименсы; сименс — обратный ом.

1.1.4. Электрическое раздражение и распространение возбуждения

Электрическое раздражение нервной клетки — это такое действие на нее электрического тока, которое вызывает ответ в форме потенциала действия.

В основе электрического раздражения, по современным представлениям, лежит *срабатывание*, т. е. открытие потенциалозависимых *активационных (m) ворот* натриевых каналов. Эти ворота, вероятно, формируются макромолекулярной структурой, имеющей полярные группы и поэтому изменяющей свою конформацию под влиянием электрического поля. Наличие таких поляризованных «воротных» молекул в мембране доказано регистрацией воротных токов. Они очень слабы и кратки, но точно связаны с условиями и моментами раздражения.

В натриевом канале существуют и *инактивационные (h) ворота*. Из схемы положений m - и h -ворот при разных фиксированных МП (см. рис. 1.10) видно, что m -ворота закрыты при нормальном МП и гиперполяризации, но открываются при деполяризации; h -ворота открыты при нормальном потенциале мембраны и гиперполяризации, но закрываются при деполяризации. Выше было указано, что если бы в Na-каналах при деполяризации m - и h -ворота срабатывали одновременно, то Na-каналы не могли бы открыться.

Так как скорость срабатывания m -ворот выше, активация обгоняет инактивацию, что приводит к кратковременному открытию натриевых каналов, т. е. к *возбуждению*, к развитию натриевого тока, а в естественных условиях и ПД (или ЛО).

Причины существования критического уровня деполяризации. В условиях клампа процент каналов с открытыми m -воротами плавно растет с деполяризацией. Как же при этом объясняют наличие резко обозначенного КУД и порога для ПД? Рассмотрим некоторые подробности протекания ионных токов при развитии электротонических потенциалов, ЛО и ПД и прежде всего токов, текущих через мембрану нервного волокна в клампе на разных уровнях МП (рис. 1.12).

Из рис. 1.12 видно, что на уровне мембранного потенциала покоя трансмембранных токов нет. При гиперполяризации возникает пассивный ток утечки, направленный внутрь. При слабых деполяризациях регистрируется ток утечки, идущий наружу. Если МП фиксировать на более низких уровнях (усилить деполяризацию), то к току утечки добавляются I_{Na} , направленный внутрь, и I_K , идущий наружу. Возникает алгебраическое сложение токов, в котором $I_{Na} < I_K + I_y$. При еще более сильной деполяризации $I_{Na} > I_K + I_y$. Суммарный трансмембранный ионный ток здесь имеет входящее направление. Важно обратить внимание на точку на оси потенциалов, где $I_{Na} = I_K + I_y$. Что же происходит в нервном волокне при указанных сдвигах МП в естественных условиях?

В области гиперполяризации и очень слабой деполяризации, где действуют только токи утечки, развиваются неосложненные элек-

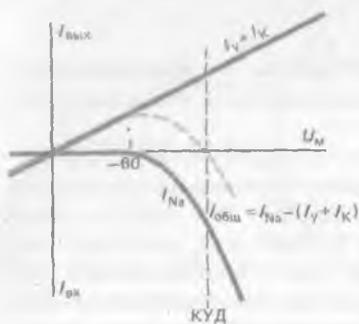


Рис. 1.12. Соотношение значения различных трансмембранных токов при кратких деполяризациях в методике фиксации потенциала

Общий ток имеет значение, равное разности входящего натриевого тока и выходящих токов (калиевого и утечки). Критический уровень деполяризации (КУД) разделяет области преобладания выходящих токов (подпороговую) и входящего тока (сверхпороговую)

тронические потенциалы, пропорциональные стимулам. В области слабой деполяризации, где $I_{Na} < I_K + I_L$, к катэлектротоническому (деполяризационному) потенциалу добавляется ЛО (см. рис. 1.8). Это связано с тем, что током Na^+ частично компенсируется утечка деполяризующего тока «мимо» мембранной емкости. Локальный ответ тем больше, чем сильнее деполяризующий толчок, так как тем больше в нем доля I_{Na} . Амплитуда ЛО варьирует от 0 до 20 мВ, суммарный ток при этом имеет выходящее направление и не поддерживает, а ослабляет деполяризацию. Здесь нет саморазвития процесса деполяризации.

При больших деполяризациях, когда $I_{Na} > I_K + I_L$, суммарный трансмембранный ток имеет входящее направление; он усиливает деполяризацию. При этом в силу уже рассмотренной положительной обратной связи I_{Na} быстро растет, доводя МП до значения, более или менее близкого к E_{Na} . Так развивается ПД. Стандартность, максимальность амплитуды ПД и ее независимость от силы стимула определяются рассмотренными обстоятельствами.

Величина МП, при которой $I_{Na} = I_K + I_L$, соответствует КУД, а если считать от исходного значения МП, то порогу раздражения. Для коротких стимулов в этой пограничной точке равновероятно, что процесс изменения МП пойдет на убыль (ЛО) или произойдет лавинообразное развитие деполяризации и инверсия знака потенциала мембраны (ПД). Так возникает резкая граница между подпороговыми и сверхпороговыми деполяризациями.

Величина КУД зависит от чувствительности m -ворот натриевых каналов к деполяризации (ϕ -потенциал на рис. 1.10). Последняя тем больше, чем меньше концентрация Ca^{2+} в среде, и наоборот. Это объясняется влиянием Ca^{2+} на состояние поверхности мембраны. Но КУД зависит также и от концентрации натрия в среде $[Na^+]_{нар}$, и от процента исходно инактивированных Na -каналов. Чем больше этот процент, тем меньше I_{Na} , а значит, тем большая нужна деполяризация (КУД) для развития ПД. Наружный Ca^{2+} препятствует инактивации натриевых каналов. Таким образом, влияние Ca^{2+} на КУД сложно. Так как I_K и I_L ослабляют действие I_{Na} , то для

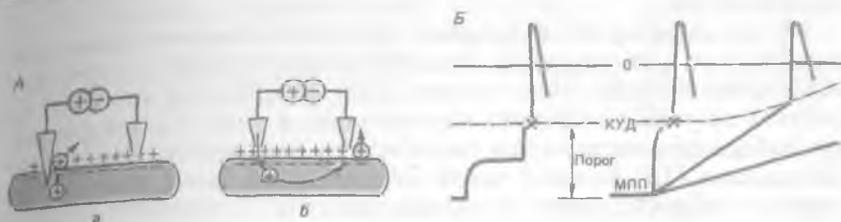


Рис. 1.13. Значение направления электрического тока, его силы и крутизны для раздражения (т. е. вызова ПД). А — эффективное направление электрического тока при внутриклеточном (а) и внеклеточном (б) раздражениях; Б — порог раздражения, КУД и их изменение при медленном нарастании силы тока

величины КУД имеет значение также состояние специфических калиевых каналов и каналов тока утечки.

Законы электрического раздражения нервных и мышечных элементов. *Полярный закон*: раздражение обеспечивается только деполяризующим внешним током, т. е. внешним током выходящего направления.

Именно такой ток деполяризует мембрану — снижает мембранный потенциал (рис. 1.13). В случае приложения к объекту двух внешних раздражающих электродов полярный закон гласит: при включении тока раздражение возникает в области катода (здесь ток имеет выходящее направление). Для внутриклеточного раздражения при включении тока необходимо, чтобы внутриклеточный электрод имел положительный знак.

Для получения ответа в форме ПД необходимо, чтобы сила раздражающего тока имела *пороговое* или *сверхпороговое* значение, т. е. чтобы МП падал до КУД или еще более. Смысл этого «закона порога» уже разъяснен выше. Необходимо лишь отметить, что пороговая деполяризация мембраны ($U_{\text{пор}}$) равна МП — КУД, а пороговая сила тока ($I_{\text{пор}}$) составляет $U_{\text{пор}}/R_{\text{вх}}$, где $R_{\text{вх}}$ — входное сопротивление объекта для электрического тока. И если, к примеру, в некотором объекте МП = -70 мВ, КУД = -50 мВ, а $R_{\text{вх}} = 20$ МОм, то $U_{\text{пор}} = 20$ мВ, а $I_{\text{пор}} = 20 \text{ мВ} / 20 \text{ МОм} = 1 \cdot 10^{-9}$ А.

В условиях, когда деполяризующий ток дается не прямоугольным толчком, а усиливается от нуля постепенно, ПД может вообще не возникнуть, если при этом КУД (порог) смещается в позитивную сторону и изменяющийся в том же направлении МП его не «догоняет». Отсюда вытекает *закон крутизны раздражения*, констатирующий, что для раздражения деполяризующий ток должен нарастать достаточно круто (рис. 1.13).

Позитивное смещение КУД при длительной деполяризации называют *аккомодацией*. Аккомодация объясняется частичной инактивацией натриевых каналов и активацией калиевых. Аккомодационную способность измеряют величиной *критического наклона*, или

критического градиента, линейно нарастающего стимула (т. е. деполяризации).

Не все нервные (и мышечные) элементы обладают одинаковой способностью к аккомодации. Чувствительные нервные (и некоторые мышечные) волокна имеют низкую аккомодационную способность. В ответ на очень медленно нарастающий и даже на постоянный ток выходящего направления они отвечают постоянно ритмическими повторными ПД. Каждый такой ПД возникает лишь после исчезновения рефрактерности от предыдущего ПД (о понятии рефрактерности см. ниже).

Относительно высокая аккомодационная способность моторных нервных волокон определяется главным образом мощной медленной активацией части их калиевых каналов, порождаемой длительной деполяризацией мембраны. Если R_K заранее блокируют тетраэтиламмонием (ТЭА), то аккомодационная способность моторных волокон ослабляется и приближается к таковой у чувствительных волокон.

Пороговая сила деполяризующего тока (но не КУД!) в известной мере зависит от *длительности действия раздражающего тока*. Эта зависимость выражается кривой силы — длительности порогового раздражения (рис. 1.14).

Кривая силы — длительности демонстрирует, что толчки тока длительнее так называемого *полезного времени* имеют одинаковую пороговую силу вне зависимости от их длительности; эту силу называют *реобазой*. Более краткие толчки тока имеют тем более высокий порог, чем они короче (закон гиперболы).

Основная причина последней зависимости заключается в действии мембранной емкости. Очень краткие токи просто не успевают зарядить эту емкость до КУД. Поэтому такие токи необходимо усиливать настолько, чтобы коротким толчком было унесено пороговое количество зарядов ($Q_{пор}$). Однако $Q_{пор} = I_{пор}t$, откуда и возникает гиперболическая зависимость между пороговыми I и t (*закон гиперболы*).

Приведенное объяснение кривой силы — длительности изложено несколько упрощенно, так как здесь не учитывается ЛО, добавляющийся к деполяризующему толчку в пороговой точке. Помимо реобазы важным параметром кривой силы — длительности является *хронаксия* — минимальная длительность раздражающего тока в две реобазы. У разных объектов хронаксии различны. Это связано главным образом с различиями входной емкости, точнее величины τ , которая равна $R_{вх} C_{вх}$.

Рассмотрим *действие длительного подпорогового толчка деполяризующего тока* (рис. 1.15). Такой ток в процессе действия вызывает *физический катэлектротон*, т. е. постоянно поддерживающееся сниженное значение МП. Применяя на этом фоне дополнительные краткие деполяризации, можно измерить порог при катэлектроне ($I_{пор}$). В первые моменты он снижен, так как снижен МП при неизменном КУД. Это снижение порога называют *физиологическим катэлектротоном*. Но при длительном катэлектротоне

Рис. 1.14. Значение длительности толчка тока (стимула) для его раздражающего действия. А — рост порога при укорочении прямоугольного деполяризующего толчка; Б — кривая зависимости порогового значения I от его длительности (t) и ее параметры:

1, 2, 3 — толчки тока (стимулы) и вызываемые ими каталектронические потенциалы



порог растет из-за сильного смещения КУД в позитивную сторону. Это катодная депрессия, связанная с инактивацией Na-каналов.

При действии гиперполяризующего тока порог для деполяризующих толчков сначала повышен, так как повышен МП при неизменном КУД. Этот рост порога называют *физиологическим анэлектротроном*. Затем порог падает из-за смещения КУД в негативную сторону. Последний эффект связан с устранением стационарной инактивации части Na-каналов.

Если гиперполяризующий ток достаточно силен и длителен, то его выключение может иногда сопровождаться развитием ПД или даже серии ПД (*анодоразмыкательное раздражение*). При этом, однако, нет нарушения полярного закона, так как при выключении гиперполяризующего тока МП падает до исходного уровня, а КУД оказывается смещенным к нему. И если МП падает до КУД, то, естественно, наступает раздражение.

Изменение электровозбудимости при возбуждении. *Электровозбудимость* обратно пропорциональна порогу электрического раздражения; ее обычно измеряют на фоне покоя.

При возбуждении эта величина изменяется. Изменение электровозбудимости в ходе развития пика ПД и после его завершения включает последовательно несколько фаз. 1. *Абсолютная рефрактерность*, т. е. полная невозбудимость, определяемая сначала полной занятостью «натриевого» механизма, а затем инактивацией натриевых каналов (это примерно соответствует пику ПД). 2. *Относительная рефрактерность*, т. е. сниженная возбудимость, связанная с частичной натриевой инактивацией и развитием калиевой активации. При этом порог повышен, а ответ (ПД) снижен. 3. *Экзальтация* (повышенная возбудимость, супернормальность, появляющаяся от следовой деполяризации). 4. *Субнор-*

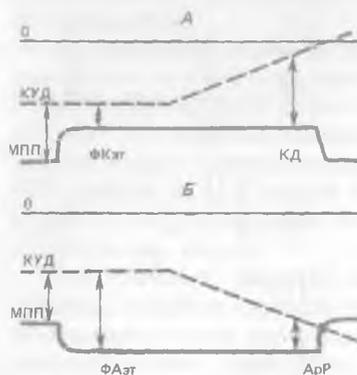


Рис. 1.15. Изменение мембранного потенциала и критического уровня деполяризации при действии длительных токов разного направления. А — при деполяризации; Б — при гиперполяризации:

АрР — анодозамыкательное раздражение при сниженном пороге, КД — катодная депрессия (рост порога), ФАэт — физиологический анелектротон (порог повышен), ФКэт — состояние физиологического катэлектротона (порог снижен); стрелками указаны текущие величины порога раздражения

мальность (пониженная возбудимость), возникающая от следовой гиперполяризации. Амплитуды ПД на фазе следовой негативности несколько снижены, а на фоне следовой позитивности — несколько повышены.

Наличие рефрактерных фаз обуславливает прерывистый (дискретный) характер нервной сигнализации, а ионный механизм ПД обеспечивает стандартность ПД (нервных импульсов). В этой ситуации изменения внешних сигналов кодируются лишь изменениями частоты ПД (частотный код) или изменением количества ПД.

Фазы измененной возбудимости, сопровождающие развитие ПД, определяют возможности ритмической активности нервной клетки (волокна). Максимально возможный ритм активности, лимитированный длительностью абсолютной рефрактерной фазы (АРФ), часто обозначают как показатель лабильности (L) — функциональной подвижности (Н. Е. Введенский), $L = 1/АРФ$. У нервных волокон показатель L достигает 1000 и даже 2000 в 1 с.

Распространение физического электротона. Физический электротон — это измененная величина МП, создаваемая пропусканием через данный участок мембраны электрического тока от внешнего (для данного участка мембраны) источника.

Различают катэлектротон (Кэт), создаваемый выходящим током, и анелектротон (Аэт), создаваемый входящим током. Приставки кат- и ан- указывают на то, что такие токи и состояния возникают в области приложения к волокну катода и анода.

Физический электротон — «пассивное» явление, определяемое внешним током и физическими свойствами покоящейся мембраны. При действии анода, т. е. входящего тока, происходит дозарядка мембранной емкости до некоторого более высокого потенциала. При действии катода, т. е. выходящего тока, происходит разрядка мембранной емкости. Аналогично источнику выходящего тока действует перерезка или прокол мембраны, закорачивающие заряженную

(МПП!) мембрану саму на себя. Во всех этих случаях электротон (Эт) развивается по определенным единым законам. Ниже описан простейший случай действия точечного источника входящего тока в гигантском аксоне кальмара.

Рассмотрим сначала Аэт в области приложения электрода. В момент включения и выключения прямоугольного толчка входящего тока (эта форма тока является простейшей и вместе с тем свойственной реальным элементарным генераторам тока — одиночным каналам) Аэт не вполне точно повторяет форму этого толчка. Передний и задний фронты Аэт оказываются сглаженными. Это определяется наличием мембранной емкости (C_M). Постоянная времени разрядки этой емкости ($\tau = R_M C_M$) составляет около 1 мс. Ясно, что при этом толчки с $t < \tau$ дают существенно сниженный Эт. Величина физического электротона (Аэт и Кэт) при прочих равных условиях пропорциональна силе тока (I) и величине сопротивления мембраны (R_M), точнее величине входного сопротивления объекта ($R_{вх}$), включающего R_M и R_I (сопротивление аксоплазмы).

В шарообразной клетке $R_{вх} \approx R_M/S$, где R_M — удельное сопротивление мембраны, S — площадь мембраны (сопротивлением аксоплазмы R_I можно пренебречь). В нервном волокне, о котором идет речь здесь и далее, ток, подаваемый от точечного источника (рис. 1.16), проходит через всю мембрану, но имеет разную плотность вблизи и вдали от электрода. В этом случае в отличие от шарообразной клетки $R_{вх}$ определяется довольно сложной формулой

$$R_{вх} = \frac{1}{\pi} \sqrt{\frac{R_M R_I}{d^3}}$$

где R_M и R_I — удельные сопротивления мембраны и аксоплазмы. Из этой формулы следует, что $R_{вх}$ сильно зависит от d — диаметра волокна, а именно: $R_{вх} \approx 1/\sqrt{d^3}$.

Действительно, при одной и той же силе тока электротонические изменения на мембране тем больше, чем тоньше данное нервное (или мышечное) волокно. Этим обстоятельством, к примеру, объясняют тот факт, что во многих случаях химических сигналы (медиаторы) специализированных рецепторных клеток (например, в сетчатке, кортисовом органе, в электрорецепторах) воспринимаются тонкими чувствительными нервными окончаниями (снабженными соответствующими хеморецепторами), так как только в тонких волокнах слабый ток хеморецепторного участка способен создать значительный катэлектротон, необходимый для генерации ПД (нервного импульса).

Электротон, возникший в связи с действием точечного источника, распространяется вдоль нервного волокна. Это определяется кабельными свойствами нервного проводника: R_M велико, а R_I относительно низко (аналогия с изолированным проводом). Если источник тока действует достаточно долго, то вдоль волокна (в обоих направлениях от электрода) устанавливается определенный градиент электротона

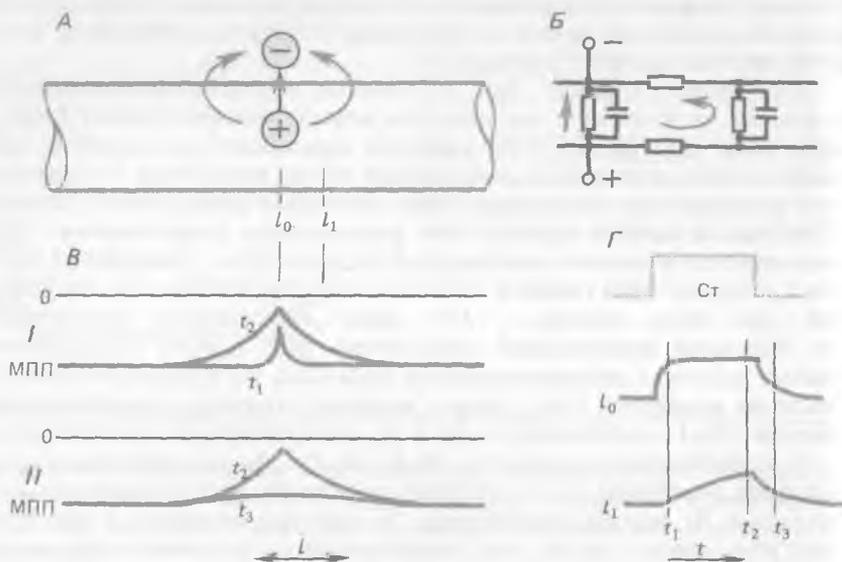


Рис. 1.16. Распространение физического электротона по мембране гигантского нервного волокна. А — распределенный выход тока от внутриклеточного источника; Б — эквивалентная электрическая схема для правой части волокна в районе выхода тока; В — затухание электротонических изменений МПП вдоль волокна (l) в моменты включения (t_1), протекания (t_2) и выключения (t_3) тока; Г — развитие электротонического эффекта прямоугольного стимула (Ст) во времени для точек l_0 и l_1 :

I, II — процессы возникновения и исчезновения электротона

(около анода — градиент гиперполяризации, около катода — деполаризации). Величина электротона (U) экспоненциально убывает с расстоянием (x) при удалении от источника:

$$U = U_0 e^{-x/\lambda},$$

где U_0 — электротон в точке приложения электрода; λ — постоянная длины, на которой электротон снижается в e раз (т. е. \approx до 37 %). Согласно этой формуле, при $x = \lambda$ $U = 37 \% U_0$; при $x = 4\lambda$ $U = 2 \% U_0$. Постоянная длины зависит от R_M , R_I и диаметра волокна (d):

$$\lambda = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{R_M}{R_I} d}.$$

Таким образом, λ тем больше, чем больше R_M и d . Следовательно, в толстых волокнах Эт при прочих равных условиях распространяется дальше, чем в тонких.

Специального внимания заслуживают моменты становления и исчезновения градиентов Эт в нервном волокне. Здесь особую роль играет мембранная емкость (C_M). В момент включения источника

входящего тока C_m берет его ток на себя, шунтируя таким образом R_m в данной точке. При этом C_m заряжается через R_I (рис. 1.16) (в случае катэлектротона — разряжается через R_I). Так как величина R_I тем больше, чем дальше соответствующий участок мембраны, зарядка (или разрядка) C_m разноудаленных участков мембраны происходит с разной скоростью. Быстрее прочих заряжается (разряжается) мембрана, ближайшая к источнику, медленнее всех — наиболее удаленная часть мембраны.

Таким образом, электротон распространяется от точки исходного изменения МП (подэлектродного участка) в соседние области, но это распространение идет с затуханием (декрементом).

При прочих равных условиях скорость распространения Эт пропорциональна величине λ_m и обратно пропорциональна величине C_m . При выключении источника тока Эт исчезает в силу разрядки C_m через R_m в каждой точке волокна (в случае катэлектротона — в силу дозарядки). Но ближний и дальний Эт исчезают не одинаково быстро. Более медленному спаду дальнего Эт способствует выравнивающий ток, текущий между ближним и дальним участками мембраны.

Распространение Эт — важный механизм клеточной сигнализации. С помощью распространения Эт (главным образом Кэт) осуществляется функциональная связь между различными участками мембраны в клетках, не генерирующих ПД (глия, эпителий, так называемые тонические мышечные волокна). Электротонические сигналы используются в телах нейронов и в дендритах таких мультиполярных нейронов позвоночных, как альфа-мотонейроны, клетки Пуркинье мозжечка, гигантские пирамидные клетки коры и крупные нейроны ретикулярной формации ствола мозга. Во всяком случае, показано, что электрические сигналы подпороговой силы, генерируемые в дендритах, регистрируются в соме в виде слабых колебаний ее потенциала.

Распространение потенциалов действия. Возбуждение (ПД), как и электротон, распространяется в аксонах, телах нервных клеток, а также иногда и в дендритах. Однако проведение возбуждения в отличие от распространения электротона происходит без снижения амплитуды ПД и без снижения скорости, т. е. *бездекрементно*.

Механизм проведения возбуждения, как хорошо теперь известно, включает в себя два компонента: раздражающее действие катэлектротонического сигнала, порождаемого локальным ПД, на соседний участок электровозбудимой мембраны и возникновение ПД в этом соседнем раздражаемом участке мембраны.

Проведение ПД — это нечто вроде эстафеты, в которой каждый участок вдоль волокна выступает сначала как раздражаемый, а затем как раздражающий последующий участок.

То, что ПД распространяется с помощью катэлектротона, доказывает факт *перескока Кэт*, порождаемого нервным импульсом, через узкий участок инактивированной мембраны (отравленной или охлажденной). Хотя сам по себе этот участок не генерирует ПД, но ПД, возникающий в доблоковой области, вызывает за участком

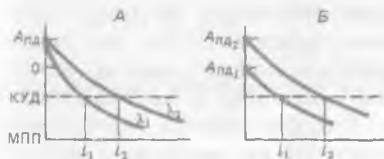


Рис. 1.17. Зависимость дальности раздражающего действия электротонической петли (и соответственно скорости распространения ПД) от величины λ (А) и амплитуды ПД (Б):

$A_{\text{пд1}}$ и $A_{\text{пд2}}$ — разные амплитуды потенциала действия, λ_1 и λ_2 — различные величины λ

блока катэлектротонический сдвиг потенциала, на вершине которого можно определить ЛО. Иногда здесь возникает и ПД. В последнем случае возбуждение как бы «перескакивает» через инактивированный участок и распространяется дальше.

Скорость распространения ПД в немиелинизированных (т. е. не имеющих иегиновой оболочки) нервных волокнах, как и скорость (v) распространения электротона, пропорциональна величине λ ; она тем больше, чем толще волокно ($\lambda \sim \sqrt{d}$) и чем ниже сопротивление внешней среды. Например, в гигантском аксоне кальмара $v_{\text{пд}}$ в морской воде больше, чем в воздухе, на 80—140 %.

Проведение возбуждения зависит не только от λ , но также от амплитуды ПД (величины электротонического сигнала порождаемого ПД) и от пороговой деполяризации, точнее — от отношения этих двух величин, называемого гарантийным фактором (ГФ). Обычно $\text{ГФ} = 5 + 7$ (т. е. ПД в 5—7 раз выше порога). Если $\text{ГФ} = 1$, то проведение ненадежно, если $\text{ГФ} < 1$, то проведения нет. Ясно, что чем выше ГФ, тем эффективнее раздражение соседнего участка (рис. 1.17).

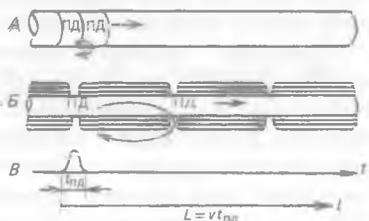
Назовем реальные скорости в некоторых немиелинизированных нервных проводниках. В гигантском аксоне кальмара $v = 25$ м/с (при $d = 0,5$ мм), в тонких волокнах позвоночных — около 1 м/с (при $d = 1$ мкм).

Протяженность возбужденного участка (L) нервного волокна при развитии пика ПД (одиночного) определяется следующим образом: $L = t_{\text{пд}} v_{\text{пд}}$. В самом деле, если ПД возник в некоторой точке и распространяется вдоль по волокну, то к моменту, когда в начальной точке этот ПД завершится, он проделает путь $L = t_{\text{пд}}$ (в начальной точке) $v_{\text{пд}}$ (рис. 1.18). В гигантском аксоне кальмара $L = 1$ мс \cdot 25 мм/мс = 25 мм. В тонких немиелинизированных волокнах при $t_{\text{пд}} = 1$ мс и $v_{\text{пд}} = 1$ мм/мс протяженность возбужденного участка $L = 1$ мс \cdot 1 мм/мс = 1 мм. (В мышечных волокнах позвоночных при $t_{\text{пд}} = 2$ мс и $v_{\text{пд}} = 3$ мм/мс протяженность возбужденного участка $L = 6$ мм.)

Проведение возбуждения в миелинизированных нервных волокнах, характерных для «скоростных линий» нервной связи у позвоночных животных, осуществляется тем же способом, что и в немиелинизированных, однако здесь существуют некоторые важные особенности. Миелиновые муфты, каждая из которых формируется одной шванновской клеткой, являются хорошими электроизоляторами: у миелина $R = 0,16$ МОм \cdot см², $C = 0,005$ мкФ/см².

Рис. 1.18. Распространение ПД в немиелинизированном (А) и миелинизированном (Б) волокнах и схема формирования пространственной «волны возбуждения», бегущей вдоль нервного волокна (В)

Протяженность возбужденного участка (L) равна скорости (v) распространения пика ПД, умноженной на его длительность ($t_{\text{пд}}$)



Поэтому в миелинизированном волокне проводят электрические токи и генерируют в ответ на них ПД, по существу, только узкие ($l = 1$ мкм) оголенные участки, расположенные между муфтами, — *перехваты Ранвье*. Распространение ПД здесь осуществляется скачкообразно — *сальтаторно*¹ — от перехвата к перехвату.

Миелиновые сегменты гораздо протяженнее перехватов ($l = 1000 + 2000$ мкм против 1 мкм), поэтому такая форма функционирования проводника экономична в смысле расхода ионов, нагрузки на ионный насос и обеспечивает существенно большие скорости проведения возбуждения (рис. 1.18).

В миелинизированных волокнах $v = Kd$, где K — коэффициент пропорциональности (для амфибий $K = 2$, для млекопитающих $K = 6$). Таким образом, в волокнах с $d = 20$ мкм скорость v у млекопитающих равна примерно 120 м/с (мм/мс). Протяженность волны возбуждения у них при длительности ПД = 0,4 мс составляет 120 мм/мс \cdot 0,4 мс = 48 мм.

Проведение ПД в *участках резкого изменения свойств нервного проводника*, таких, как область перехода миелинизированного нервного волокна в оголенное и разветвленное окончание, имеет свои особенности. Площадь мембраны нервного окончания обычно значительно (на два порядка) больше площади перехвата Ранвье. При таком соотношении площадей проведение ПД из перехвата в окончание (например, моторное) несколько замедлено и имеет сниженный ГФ. Это объясняется падением плотности локального раздражающего тока в окончании.

Проведение из окончания (например, сенсорного) в перехват ускорено и облегчено из-за концентрации тока ПД окончания в перехвате, хотя амплитуды ПД в перехвате и в терминали могут быть одинаковыми. Аналогичная ситуация наблюдается в участках разветвления магистральных нервных волокон (а также проводящих ПД дендритов); так как рабочая площадь мембраны в неразветвленной части меньше, чем в разветвленной, то проведение ПД из первой во вторую происходит с некоторым замедлением и при

¹ От лат. salto — прыжок.

снижении ГФ. Наоборот, синхронные ПД ветвей взаимно облегчают себе вход в неразветвленную часть проводника.

Наконец, сходные явления имеют место в участках резкого изменения диаметра проводника, например в районе перехода тела нейрона в начальный сегмент аксона или дендрит. Здесь взаимодействующие соседние участки мембраны также имеют существенно разную по величине рабочую площадь. И это обстоятельство при прочих равных условиях способствует проведению ПД из расширенного сегмента в суженный, например из сомы в дендрит, и затрудняет проведение в противоположном направлении.

Электрофизиология нервного ствола. Нервный ствол, или нерв, представляет собой пучок множества нервных волокон, покрытых у позвоночных общими эпителиальной и соединительно-тканной оболочками.

Обычно нерв включает в себя волокна различного типа и разного диаметра. Например, седалищный нерв лягушки содержит двигательные волокна (аксоны мотонейронов), чувствительные (аксоны чувствительных клеток) и автономные (аксоны нейронов симпатических ганглиев). Моторные и наиболее толстые чувствительные волокна этого нерва миелинизированы, симпатические — не имеют миелиновой оболочки, покрыты одним слоем шванновских клеток.

Все эти волокна в покое обладают поляризованной поверхностной мембраной. Если нерв перерезать и соединить его поврежденную и продольную поверхность с регистрирующим устройством, то отводится *потенциал повреждения*, или *потенциал покоя* (ПП). Потенциал нормальной точки нерва относительно поврежденной имеет обычно небольшую величину — 20—30 мВ, он меньше МПП волокон нерва, что объясняют шунтирующим действием межволоконных щелевых пространств. Если в сегменте нерва, расположенном между электродами, заменить (перфузией) межклеточную жидкость на раствор сахарозы (*сахарозный мостик*), то ПП нерва «поднимается»¹ до —70 мВ. Его величина, по существу, отражает величину МПП наиболее толстых волокон, генерирующих основную часть внешнего тока.

Нервы у позвоночных состоят из *трех основных групп волокон* (А, В и С), различающихся по электровозбудимости, скорости развития ПД, его компенсации и скорости проведения (все эти показатели в ряду А — В — С падают). *Группа А* включает наиболее толстые хорошо миелинизированные моторные и чувствительные волокна; *группа В* — слабомиелинизированные, преганглионарные волокна автономной нервной системы; *группа С* — немиелинизированные, постганглионарные (симпатические) волокна. *Группа А* неоднородна, в ней можно выделить подгруппы

¹ Увеличение отрицательного значения потенциала в поврежденном участке или внутри клетки условно обозначают как рост потенциала.

Т а б л и ц а 1.2. Волоконный спектр седалищного нерва лягушки

| Группы волокон | Диаметр, мкм | Пороги электрического раздражения (относительно А α) | Скорость проведения, м/с |
|----------------|--------------|--|--------------------------|
| А α | 18,5 | 1—1,6 | 42 |
| А β | 14 | 1,6—2,9 | 25 |
| А δ | 11 | 3,3—4,5 | 17 |
| С | 0,4—0,5 | 100—300 | 2,5 |

Т а б л и ц а 1.3. Волоконный спектр нервных стволов кошки

| Группы мотонных и сенсорных волокон (по Эрлангеру и Гассеру) | Диаметр, мкм | Пороги электрического раздражения (относительно А α) | Длительность пика ПД ¹ | Отрицательный следовой потенциал (ОСП) | | Положительный следовой потенциал | | Скорость проведения, м/с |
|--|--------------|--|-----------------------------------|--|--------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|--------------------------|
| | | | | длительность, мс | амплитуда СП, % к амплитуде ПД | длительность, мс | амплитуда СП, % к амплитуде ПД | |
| А α | 13—22 | 1,0 | 0,4 | 15—20 | 5 | 40—60 | 0,2 | 70—120 |
| А β | 8—13 | | | | | | | 40—70 |
| А γ | 4—8 | | | | | | | 15—40 |
| А δ | 1—4 | | | | | | | 5—15 |
| В | 1—3 | 11,7 | 1,2 | ОСП нет | | 100—300 | 10 | 3—14 |
| С | 0,5—1,0 | 100,0 | 2,0 | 50—80 | | 300—1000 | | 0,5—2 |

¹ Приблизительно ту же величину имеют и абсолютные рефрактерные фазы.

альфа, бета, гамма, дельта; в этом ряду названные показатели тоже падают. Соотношения свойств этих групп волокон демонстрируются в табл. 1.2 и 1.3.

Необходимо заметить, что указанные соотношения порогов электрического раздражения групп волокон не отражают точного соотношения электровозбудимости их мембран. Относительно высокие пороги тонких волокон при их раздражении в нервном стволе определяются в основном тем обстоятельством, что тонкие волокна по сравнению с толстыми обладают более высоким входным сопротивлением. В них входит такая малая часть раздражающего тока, что при пороговой силе для А (альфа)-волокон она совершенно

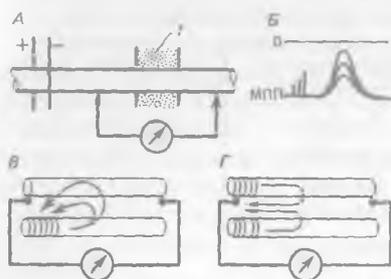


Рис. 1.19. Развитие пика составного потенциала действия нервного ствола (пучка). А — отведение ПД нерва с сахарозным мостиком (I); Б — рост амплитуды ПД при усилении стимула, т. е. увеличении числа активных волокон; Б' — распределение петель токов при активности одного волокна; Г — то же, при активности всех волокон в пучке (в данном случае из двух волокон)

недостаточна для создания на мембране более тонких волокон сколько-нибудь существенной деполяризации. По этой же причине (высокое R_I) отводимые от ствола (внеклеточно) ПД тонких волокон предстают значительно меньшими, чем ПД толстых волокон.

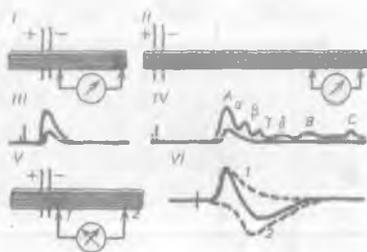
Суммарная электрическая активность нерва создается его волокнами, каждое из которых генерирует свой стандартный по амплитуде и временным параметрам ПД, распространяющийся в обе стороны от точки, к которой приложено раздражение. Суммарный электрический сигнал нерва зависит от числа активных волокон, синхронности их активности, способа отведения и других обстоятельств.

Рассмотрим случай так называемого *однофазного отведения*, при котором один отводящий электрод (активный) расположен на нормальном участке ствола, а другой (индифферентный) — на поврежденном, где волокна деполяризованы полностью (рис. 1.19). Пусть применяют искусственное раздражение и раздражающий электрод (катод) находится достаточно близко ($l = 3$ мм) от активного отводящего электрода, а нерв помещен в непроводящую среду (масло или воздух). Здесь сильное одиночное раздражение приводит к синхронному возбуждению всех волокон, при этом активный отводящий электрод регистрирует суммарный ПД нерва, по форме приближающийся к ПД отдельного А (альфа)-волокна, но немного более затянутый во времени. Этот ПД нерва, однако, не подчиняется правилу «все или ничего». При пороговом раздражении он ничтожно мал, с увеличением силы стимулов постепенно растет, достигая максимума, равного при обычных условиях 5—10 мВ, а в условиях сахарозного мостика — 50—100 мВ.

При дальнейшем увеличении силы стимула этот ПД несколько удлиняется во времени. Все изменения амплитуды и длительности пика ПД нерва при усилении стимула определяются ростом числа активных волокон, подключением к низкопороговым и быстрым А (альфа)-волокнам более высокопороговых медленных бета-, гамма-, дельта-волокон группы А, затем В- и, наконец, С-группы.

Рост амплитуды суммарного («составного») ПД нерва при увеличении числа синхронно активных волокон не имеет в своей основе истинного сложения их электродвижущих сил (ЭДС). Волокна в нерве подключены не последовательно (лишь тогда бы их ЭДС складывались), а параллельно. Причину роста составного ПД при

Рис. 1.20. Дисперсия во времени компонент составного однофазного ПД нерва и формирование двухфазного ПД. I, II, — отведения ПД при малой и большой дистанциях проведения; III, IV — формы составных ПД при этих дистанциях и разных силах раздражения; V, VI — двухфазное отведение и формирование двухфазного ПД из однофазных ПД, отводимых от точек 1 и 2:



При сильном раздражении и большой дистанции проведения составной ПД распадается на ряд ПД, порождаемых волокнами с разной скоростью проведения возбуждения

увеличении числа активных волокон можно понять, рассмотрев схему на рис. 1.19, из которой следует, что неактивные волокна шунтируют активные. При активизации неактивных волокон этот шунт снимается. (Кроме того, при этом падает суммарное внутреннее сопротивление источника.)

Рассмотрим случай, когда при тех же прочих условиях существенно (до 80—100 мм) *увеличено расстояние между раздражающим электродом* (катодом) и *активным отводящим электродом* (рис. 1.20). При этом в ответ на пороговые раздражения или при небольшом их превышении возникает в общем такой же *A* (альфа)-пик. По мере роста предъявляемых стимулов этот пик не просто увеличивается, а осложняется рядом дополнительных, следующих за ним, более поздних пиков. Это *A* (бета)-, *A* (гамма)-, *A* (дельта)-, *B*- и *C*-пики. Такое распределение — результат отставания от *A* (альфа)-импульса импульсов *A* (бета)-, *A* (гамма)-, *A* (дельта)-, *B*- и *C*-волокон, называемое их *дисперсией во времени*. Степень дисперсии одиночного залпа первоначально синхронных нервных импульсов тем больше, чем больше дистанция проведения и чем больше различия в скорости проведения у импульсов волокон разных групп (рис. 1.20).

Рассмотрим вариант так называемого *двухфазного отведения ПД*, при котором оба электрода расположены на нормальных неповрежденных участках нерва. Это отведение применяют в тех случаях, когда нервный проводник надо сохранить в целости. При двухфазном отведении картина сложна, даже если дистанция проведения мала и нет существенной временной дисперсии волоконных сигналов. В этом случае каждый из двух электродов отводит свой составной ПД (ПД в своей точке), которые алгебраически складываются на входе регистрирующего прибора. Из схемы (рис. 1.20) следует, что при этом сложении образуется двухфазная волна и что в силу несимметричности пиков ПД первая фаза этой волны выше второй, а вторая — длиннее первой. При большой дистанции проведения эти фазы, кроме того, осложняются соответствующими дополнительными пиками.

Наконец, рассмотрим так называемое *фокальное отведение* (рис. 1.21) пика ПД нервного ствола, расположенного в проводящей

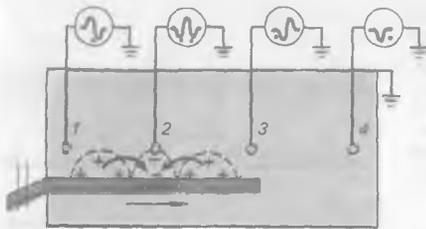


Рис. 1.21. Отведение пика распространяющегося ПД нерва лягушки электродами, расположенными в проводящей среде на некотором расстоянии от нерва

Нерв помещен на фильтровальной бумаге, пропитанной раствором Рингера; показаны формы ПД, регистрируемые в месте входа волны возбуждения в участок, который расположен на бумаге (1), в середине этого участка (2), в его конце (3) и за его пределами (4); объяснение см. в тексте

среде. При таком отведении один электрод приближен к нерву, а второй (индифферентный) — «бесконечно» удален. Этот случай моделирует регистрацию электрического сигнала нейрона или группы нейронов в мозгу с помощью внеклеточного микроэлектрода. Такой вариант отведения проанализирован в опыте на седалищном нерве лягушки, который был расположен на листе фильтровальной бумаги, смоченном раствором Рингера. С помощью регистрации фокальным электродом потенциалов, возникающих в разных точках проводящей среды в определенные моменты возбуждения нерва (например, при достижении вершины А (альфа)-пика ПД в средней части нерва), были получены картины электрического поля в проводящей среде вокруг активного нерва.

Представленная на рис. 1.21 схема — это изображение электрического поля на плоскости. Мысленно вращая рисунок вокруг оси нерва, можно получить соответствующее объемное поле. Важно заметить, что нерв в тот момент, когда он оказывается возбужденным в средней части, имеет вид генератора с тремя полюсами — двумя плюсами по концам и минусом в средней части. Электрическое поле в среде также имеет три соответственные зоны, разделенные на плоскости линиями (а в объеме поверхностями) нулевых сдвигов потенциала (U). По мере удаления от нерва в любую сторону величины сдвигов U падают, на краях фильтровальной бумаги они близки к нулю.

При распространении возбуждения нерва (его составного ПД) слева направо так же движется и порождаемое им электрическое поле в среде. При этом электрод, находящийся на средней линии, регистрирует трехфазный сигнал (+ - +) тем более слабый, чем дальше этот электрод отнесен от нерва (в поперечном к его оси направлении). Если отводящий фокальный электрод помещают в месте зарождения поля ПД (на рис. 1.21 левый край фильтровальной бумаги, где нерв выходит на нее из масляной ванночки, в которой он контактирует с раздражающими электродами), то при прохождении ПД регистрируется двухфазный сигнал (- +). Если же фокальный электрод помещают на правом краю бумаги, куда нерв не доходит, а соответственно и ПД, то при прохождении ПД регистрируют однофазный сигнал положительной полярности.

Эти формы фокального электрического сигнала, порождаемого по-

лем проводящегося ПД, — трехфазная, двухфазная и однофазная — характерны соответственно для случаев прохождения ПД мимо электрода, зарождения ПД около электрода и ухода от него и, наконец, движения ПД к электроду с остановкой «на полпути».

Все рассмотренные до сих пор варианты записи электронной программ возникают при синхронной электрической активности волокон нервного ствола в условиях синхронного электрического раздражения нерва. Но в *естественных условиях* отдельные волокна нервного ствола чаще получают асинхронное раздражение (тоже электрическое) из своих индивидуальных источников, например моторные волокна из тел мотонейронов, а чувствительные — из рецепторов. Волокна нервного ствола при этом работают асинхронно, а чувствительные и двигательные, кроме того, проводят ПД в разных направлениях. При этом суммарная электрическая активность нервного ствола оказывается очень ослабленной, ее анализ весьма труден.

Электрические взаимоотношения работающих соседних волокон в нервных стволах. На схеме (см. рис. 1.19) видно, что соседние волокна подключены друг к другу как шунты через межклеточную щель. Если одно из этих волокон работает, то внешние петли тока, порождаемого его ПД, затекают в соседние волокна, используемые, таким образом, как часть внешней проводящей среды. Сила тока этих петель при активности малого числа волокон далеко не достаточна для раздражения. Поэтому в условиях *асинхронной активности* волокна функционируют вполне изолированно друг от друга.

Однако при *синхронной активации* значительной части волокон нерва их ПД порождает более сильный внешний ток, приближающийся к пороговому для неактивированных (возбудимых) волокон. При этом возможно раздражение неактивных волокон или, например, ускорение проведения импульсов по более медленным волокнам за счет добавления соседнего электрического влияния от более быстро проводящих. Этот эффект называют *эфаптической¹ передачей возбуждения*.

Если синхронно и в одной точке нерва возбуждается большая часть его волокон, например все А-волокна, то возникает еще один эффект: происходит *взаимное вычитание внешних петель биотоков соседних возбужденных волокон*. Это приводит к снижению сил токов, связывающих возбужденные участки волокон с покоящимися, подлежащими раздражению. В итоге на несколько процентов падает скорость проведения их ПД и ГФ этого проведения. В нормальном проводнике такое снижение ГФ практически не сказывается на функции. Но если нерв локально обработан каким-либо повреждающим агентом и в этом месте (участок *парабиоза*, по Н. Е. Введенскому) его волокна исходно имеют $ГФ \approx 1$, то синхронный залп ПД волокон нерва, распространив-

¹ От греч. эфас — прикосновение.

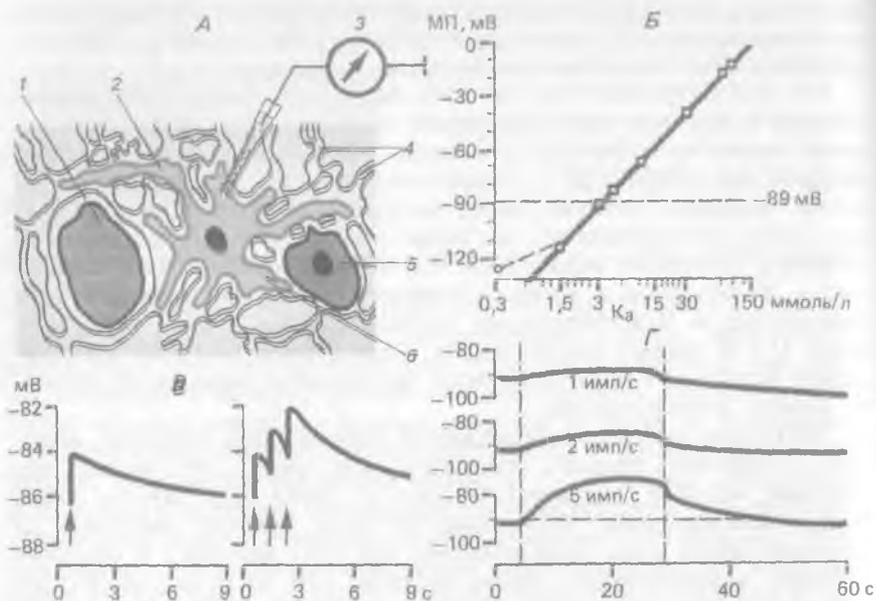


Рис. 1.22. Мембранный потенциал глиальной клетки (астроцита) и его зависимость от наружной концентрации K^+ . А — методика внутриклеточной регистрации мембранного потенциала; Б — зависимость МПП от $[K^+]_{нар}$ в стационарных условиях; В — изменения МП глиальной клетки при активации соседних нейронов одним и тремя импульсами (обозначены стрелками), приводящей к временному росту $[K^+]_{нар}$ в межклеточной щели; Г — те же эффекты при ритмических раздражениях с различными частотами:

1 — капилляр, 2 — «ножка» клетки. 3 — потенциометр, 4 — межклеточные щели, 5 — нейрон, 6 — глиальная клетка

шись до участка парабиоза, может не пройти через него из-за рассмотренного дополнительного снижения ГФ и чем больше волокон синхронно возбуждено, тем вероятнее такой блок.

1.1.5. Межклеточные пространства в нервной системе

Сома-дендритные комплексы нейронов и нервные волокна (аксоны) в ЦНС окружены глиальными элементами. Щели между клетками, как правило, не превышают 15 нм. Таким образом, объем межклеточной жидкости, с которым возбужденные нейроны осуществляют обмен ионами, невелик.

При возбуждении нейроны принимают из межклеточной жидкости Na^+ (или Ca^{2+}) и отдают в нее K^+ , что может приводить при узости межклеточных щелей к изменению ионного состава межклеточной среды.

С помощью калийселективных микроэлектродов показано, что при ритмической активности нейронов мозга (как и мышечных волокон в мышцах) концентрация свободного K^+ в прилежащих межклеточных щелях может возрасти до 10 ммоль/л и более. Это приводит к частичной деполяризации нейронов, вследствие чего возможно еще более сильное их возбуждение (*судорожные разряды*).

В поддержании концентрации K^+ межклеточных щелей в допустимых пределах большую роль играют *глиальные клетки* (астроциты и др.).

Глиальные клетки не имеют электровозбудимости, т. е. соответствующих каналов для Na^+ и Ca^{2+} , но обладают высокой проницаемостью для ионов калия (высокая P_K). Их МПП приблизительно равен E_K (рис. 1.22) и, таким образом, достаточно точно отражает величину $[K^+]_{нар}$, что используют в экспериментах.

Астроциты связаны друг с другом проницаемыми для ионов контактами и составляют *синцитий*, по которому может распределяться принятый избыток K^+ . Это явление обозначают как *эффект пространственного буфера*. По-видимому, аналогичную роль могут выполнять и другие нейроглиальные элементы, в частности шванновские клетки, окружающие периферические нервные проводники (у беспозвоночных, например у кальмаров) или формирующие миелиновые муфты (у позвоночных). Глиальные элементы помимо отмеченных функций (изоляционной и участия в ионном гомеостазе) обладают и иными, например участие в обмене медиаторов.

1.1.6. Аксонный транспорт

Потенциалы действия, развивающиеся на плазматической мембране аксона или сома-дендритного комплекса, оказывают стимулирующее действие на внутриклеточные процессы. Это связано с влиянием на ферменты клетки проникающих в нее ионов Na^+ и особенно Ca^{2+} , действующих через специальный белок кальмодулин.

Таким образом, распространяющийся ПД влечет за собой быструю волну активации внутриклеточных процессов.

Вместе с тем внутри аксона (и других частей нервной клетки) происходят закономерные перемещения материалов (белковых частиц, органоидов), прямо не связанные с ПД и имеющие совсем другие скорости. Эти перемещения материалов хорошо изучены в аксонах; здесь они получили название *аксонный транспорт*. Существует два вида аксонного транспорта: быстрый и медленный.

Быстрый аксонный транспорт — это, например, транспорт везикул, митохондрий и некоторых белковых частиц от тела клетки к окончаниям аксона со скоростью у млекопитающих 250—400 мм/сут. Он осуществляется *специальным транспортным механизмом*. Этот транспорт не нарушается при отделении аксона от тела клетки, но прекращается при разрушении внутриаксонных структур — микро-

трубочек и нейрофиламентов (разрушение производится колхицином, винбластином), а также при отсутствии в аксоне АТФ и Ca^{2+} . В связи с этим предполагают, что механизм, осуществляющий этот быстрый транспорт, подобен механизму скольжения нитей при мышечном сокращении (см. разд. 1.2.4).

Считают, что нейрофиламенты перемещаются («скользят») вдоль микротрубочек, имеющих боковые выросты, которые, видимо, своими движениями и обеспечивают скольжение нейрофиламентов. Энергия для этого процесса извлекается из АТФ, расщепляемого ферментативно при объединении белковых структур нейрофиламентов и выростов микротрубочек в присутствии Ca^{2+} . Один из этих белков играет роль АТФазы. Транспортируемые частицы крепятся на нейрофиламентах и как бы перевозятся на них. Этот процесс можно наблюдать и в выдавленной из аксона аксоплазме.

Быстрый аксонный транспорт везикул (с медиатором для синапсов) происходит в дистальном направлении — *антероградный* транспорт. Существует и обратный — *ретроградный* — быстрый транспорт лизосом, везикул, мультивезикулярных тел, возникающих в окончаниях аксона в ходе пиноцитоза, который протекает с захватом некоторых веществ (например, ацетилхолинэстеразы, периферических факторов, регулирующих синтез белка в соме нейрона, а также некоторых вирусов, токсинов и пероксидазы хрена — маркера, используемого в экспериментах). Скорость этого транспорта ≈ 220 мм/сут (у млекопитающих). Скорости быстрого транспорта, и антероградного и ретроградного, не зависят от типа и диаметра аксона, хотя у холоднокровных (пойкилотермных) позвоночных они ниже, чем у теплокровных (гомойотермных).

Медленный аксонный транспорт — это перемещение всей массы белков цитоплазмы (микротрубочек, нейрофиламентов, РНК, каналов, насосов и т. п.) в дистальном направлении, создаваемое за счет интенсивных синтетических процессов в перикарионе. Медленный аксоток обнаруживает себя при тугой перетяжке нерва лигатурой, сдавливающей аксоны. При этом в дистальной части аксона диаметр уменьшается, а в проксимальной — перед перетяжкой образуется вздутие — «наплыв цитоплазмы».

Медленный аксоток движется со скоростью около 1—4 мм/сут. Он прекращается при отделении сомы от аксона и не нарушается факторами, разрушающими микротрубочки (колхицином, винбластином).

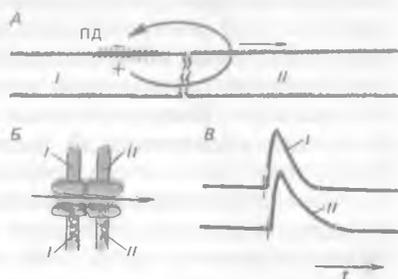
Медленный аксонный транспорт имеет особое значение в процессах роста и регенерации аксонов (дендритов) и их разветвлений.

1.1.7. Физиология синапсов

Синапсами называют специализированные контакты между нервными клетками или между нервными и эффекторными клетками, используемые для передачи сигналов.

Синапсы можно классифицировать: 1) по их *местоположению* и *принадлежности* соответствующим клеткам — нервно-мышечные, нейро-нейрональные, а среди последних — аксосоматические, ак-

Рис. 1.23. Строение и работа возбуждающего (электротонического) синапса септированного аксона. А — раздражение постсинаптической клетки (II) петлей тока ПД пресинаптической клетки (I); Б — участок близкого прилегания пре- (I) и постсинаптической (II) мембран с поперечным каналом, обеспечивающим протекание ионного тока; В — соотношение во времени (t) пре- (I) и постсинаптического (II) ПД



со-дендритические синапсы; 2) по знаку их действия — возбуждающие и тормозящие; 3) по способу передачи сигналов — электрические (в которых сигналы передаются электрическим током) и химические (в которых передатчиком, трансмиттером сигнала, или посредником, медиатором, является то или иное физиологически активное вещество). Существуют и смешанные — электрохимические — синапсы.

Во всех синапсах содержатся такие компоненты, как пресинаптическая мембрана, постсинаптическая мембрана и разделяющая их синаптическая щель.

Электрические синапсы возбуждающего действия. О существовании таких синапсов предполагали давно, но выявлены и изучены они были лишь в последнее время. Возбуждающие электрические синапсы имеются в нервной системе и беспозвоночных и позвоночных животных, но наиболее изучены они у беспозвоночных. Всем синапсам этого типа свойственны очень узкая синаптическая щель (около 5 нм) и очень низкое удельное сопротивление сближенных пре- и постсинаптических мембран для проходящего через них электрического тока.

Это низкое сопротивление, как правило, связано с наличием поперечных каналов, пересекающих обе мембраны, т. е. идущих из клетки в клетку (щелевой контакт). Диаметр каналов составляет около 1 нм. Каналы образуются белковыми молекулами (полуканалами) каждой из контактирующих мембран, которые соединяются комплементарно (рис. 1.23). Эта структура легко проходима для электрического тока.

Схема передачи возбуждения в электрическом синапсе подобна схеме проведения ПД в гомогенном нервном проводнике. Здесь петля тока, порождаемого пресинаптическим ПД, раздражает постсинаптическую мембрану.

Важно заметить, что поперечные каналы объединяют клетки не только электрически, но и химически, так как они проходимы для многих низкомолекулярных метаболитов. Поэтому возбуждающие электрические синапсы с поперечными каналами формируются, как правило, между клетками (например, нейронами) одного вида специализации.

Электрические синапсы, передающие возбуждение, не вполне однородная группа. Они различаются по значению коэффициента передачи ($K_{\text{п}}$) электрического сигнала, т. е. по отношению получаемого изменения потенциала (ΔU) на постсинаптической мембране к задаваемому ΔU на пресинаптической мембране, и по отсутствию или наличию выпрямляющих свойств, т. е. по тому, передается ли в них электрический сигнал двусторонне или односторонне. Рассмотрим конкретные примеры.

У кольчатых червей и раков есть так называемые *септированные гигантские аксоны*, состоящие из последовательно соединенных отростков нервных клеток. Эти отростки связаны между собой щелевыми контактами — электрическими синапсами с двусторонней передачей. Удельное сопротивление септ (т. е. пар мембран, пронизанных поперечными каналами) здесь очень низко и составляет примерно $1 \text{ Ом} \cdot \text{см}^2$ (при $R_{\text{м}} = 1000 \text{ Ом} \cdot \text{см}^2$). Однако септы имеют малую площадь и у каждой из них общее $R \approx 0,2 \text{ МОм}$. Поэтому в синапсе $K_{\text{п}} = 0,37$, а передача ПД по той же причине происходит с некоторой задержкой (0,05 мс).

Аналогичные электрические синапсы, но с меньшим $K_{\text{п}}$ ($\approx 0,15 \div 0,19$) существуют между некоторыми нейронами (аксонами, дендритами) в нервной системе моллюсков, а также в мозгу рыб и млекопитающих. Через эти синапсы пресинаптические ПД не передаются, а проходят лишь порождаемые ими электротонические подпороговые сигналы. Такие синапсы способствуют синхронизации разрядов связанных клеток при их общем раздражении из других источников.

Электрический синапс может иметь высокий $K_{\text{п}}$ и обеспечивать распространение ПД лишь в тех случаях, когда постсинаптическая клетка меньше пресинаптической или хотя бы не слишком превосходит ее по размерам. Иначе происходит резкое падение плотности пресинаптического тока на постсинаптической мембране.

Пример *электрического синапса с односторонней передачей возбуждения* — синапс между латеральным гигантским волокном (Л-аксоном командного нейрона) и гигантским моторным волокном (М-аксоном мотонейрона) у рака. В этом синапсе $K_{\text{п}}$ в ортодромном направлении (Л \rightarrow М) равен 0,25, а $K_{\text{п}}$ в антидромном направлении (М \rightarrow Л) составляет 0,005. По-видимому, антидромный сигнал закрывает каналы. При амплитуде пресинаптического ПД, равной, например, 120 мВ, ΔU на постсинаптической мембране (в моторном волокне) составит 30 мВ и этого достаточно для вызова ПД. При искусственном вызове постсинаптического ПД (в 120 мВ) на пресинаптической мембране возникает деполяризация, равная примерно 0,6 мВ и совершенно недостаточная для вызова пресинаптического ПД. Задержка при ортодромной передаче в этом синапсе равна 0,1 мс. Рассмотренный синапс таким образом обеспечивает управление мотонейроном со стороны латерального волокна.

Общими свойствами возбуждающих электрических синапсов являются: *быстродействие* (оно превосходит таковое химических синапсов); *слабость следовых эффектов при передаче* (это свойство

делает электрические синапсы непригодными для интегрирования, суммации последовательных сигналов); высокая надежность передачи возбуждения (при высоком K_n).

Однако возбуждающие электрические синапсы не лишены некоторой пластичности, т. е. они могут возникать при благоприятных условиях и исчезать при неблагоприятных. Например, при повреждении одной из контактирующих клеток ее электрические синапсы с другими клетками ликвидируются.

Химические синапсы возбуждающего действия. В отличие от электрических химические синапсы имеют относительно широкую синаптическую щель, составляющую 20—50 нм, и высокое сопротивление синаптических мембран. Поперечных каналов, связывающих клетки, здесь нет. Другим характерным признаком химического синапса является наличие в пресинаптической нервной терминали большого числа пузырьков — пресинаптических везикул диаметром около 50 нм. Эти везикулы заполнены медиатором — химическим передатчиком (раздражителем).

Классическим представителем группы химических синапсов является возбуждающий *нервно-мышечный синапс* скелетной мускулатуры позвоночных, действующий с помощью медиатора *ацетилхолина* (Ах).

В нем, как и в любом химическом синапсе, пресинаптический ПД не может петлей своего тока возбудить постсинаптическую клетку; K_n здесь не превышает 0,001. Ток, который выходит через пресинаптическую мембрану, здесь почти целиком уходит через широкую синаптическую щель мимо постсинаптической клетки, обладающей значительным входным сопротивлением. Небольшая же часть этого тока, которая все же входит в постсинаптическую клетку, вызывает лишь ничтожное изменение ее МП.

Суть работы химического синапса состоит в следующем. Пресинаптический ПД работает как инициатор нейросекреторного акта. При развитии ПД терминали (а также и при искусственной деполяризации) в нее из среды входят ионы Ca^{2+} . Это стимулирует практически синхронный выброс медиатора в синаптическую щель из 100—200 пресинаптических везикул, каждая из которых содержит порцию — квант Ах. Большинство исследователей полагают, что этот выброс медиатора осуществляется путем *экзоцитоза* — опорожнения везикулы в синаптическую щель. Существует и другая точка зрения: квант медиатора аккумулирован в особых участках пресинаптической мембраны — *операторах*, которые и выбрасывают Ах в щель, а везикулы — это лишь депо Ах и других веществ.

Выход медиатора сильно зависит от величины деполяризации терминали. Эта крутая зависимость объясняет резкое снижение выхода медиатора при падении амплитуды ПД терминали. В нормальных условиях в ответ на нервный импульс высвобождается около миллиона молекул Ах (в каждом кванте — везикуле — их примерно 10^4). Медиатор диффундирует к постсинаптической мембране, где для него существуют рецепторы (*холиноре-*

цепторы — Хр). При взаимодействии Ах и Хр в последних открываются проницаемые для Na^+ и K^+ ионные каналы с $d \approx 0,65$ нм. Так как холинорецепторов и соответственно каналов много, сопротивление постсинаптической мембраны сильно падает, что приводит к ее частичной деполяризации, т. е. к развитию *возбуждающего постсинаптического потенциала* (ВПСП).

Для нервно-мышечного синапса ВПСП называют *потенциалом концевой пластинки* (ПКП). Потенциал концевой пластинки, в свою очередь, создает ток, раздражающий соседнюю с постсинаптической электровозбудимую мембрану мышечного волокна, что и порождает в ней ПД.

Таким образом, химическое звено в синапсе выполняет функцию усилителя.

Синаптическая задержка, т. е. время от прихода нервного импульса до развития постсинаптического ответа, в химическом синапсе составляет около 0,2—0,5 мс, причем основная часть этого времени тратится на процесс *секреции медиатора*. Химический синапс — это «вентильный механизм», рабочий сигнал в нем передается односторонне (что не исключает обратных связей).

ВПСП (ПКП) — локальный потенциал, который электротонически распространяется по мембране. С помощью внутриклеточных микроэлектродов и методики фиксации потенциала можно изучить токи, проходящие через активируемую постсинаптическую мембрану. В подобных экспериментах, варьируя ионный состав среды, установили, что Ах открывает в постсинаптической мембране каналы, пропускающие катионы Na^+ , K^+ , но не пропускающие анионы Cl^- .

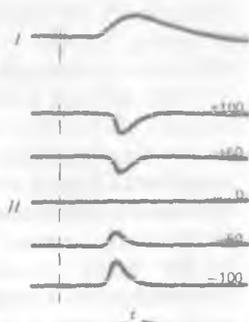
Ток концевой пластинки (ТКП) и в клампе, и в обычных условиях представляет собой результат движения ионов Na^+ и K^+ по их электрохимическим градиентам. При обычных значениях МП (-80 , -60 мВ) ток Na^+ направлен внутрь, а ток K^+ — наружу, причем первый больше второго и суммарный (здесь разностный) ток является входящим. При МП, равном нулю, $I_{\text{K}} = I_{\text{Na}}$ и суммарный ток равен нулю. При МП = 10, 20 мВ и т. д. $I_{\text{K}} < I_{\text{Na}}$ и суммарный ток имеет выходящее направление.

Мембранный потенциал, при котором $I_{\text{K}} = I_{\text{Na}}$ и суммарный ток равен нулю, называют *потенциалом реверсии ТКП* (E_p ТКП). По тем же причинам ПКП на фоне нормальных МП (-90 , -70 и т. д.) развивается как деполяризация. При МП, равном нулю, ПКП отсутствует, а при положительных МП развивается как гиперполяризация.

Формы ТКП (в клампе) и ПКП (рис. 1.24) несколько различаются. ТКП короче, основная его часть по длительности соответствует восходящей фазе ПКП. Соответственно у ПКП лишь восходящая фаза создается трансмембранными ионными токами. Относительно более медленный спад ПКП определяется постепенной зарядкой мембранной емкости и пропорционален τ_m .

Помимо *рабочих ПКП* (ВПСП), инициируемых нервным импульсом, в нервно-мышечных синапсах существуют спонтанные,

Рис. 1.24. Форма ПКП (I) и формы ТКП (II) при фиксации потенциала на разных уровнях (указаны значения в милливольтях)



обычно редкие миниатюрные ПКП (ВПСП), составляющие доли милливольты и обозначаемые МПКП (МВПСП). Они отражают спонтанный выброс одиночных квантов медиатора (т. е. содержимого одиночных везикул, что составляет около 10^4 молекул Ах) и реакцию на них постсинаптической мембраны. Как уже указывалось, рабочий ПКП складывается из 100—200 МПКП, это число называют *квантовым составом ПКП*.

Амплитуда у многоквантового ПКП (30—40 мВ) больше, чем у МПКП, по следующей причине. МПКП и ПКП порождаются током, возникающим в связи с открытием каналов в постсинаптической мембране. Этот ток проходит последовательно через открытые каналы и так называемое входное сопротивление волокна. Так как входное сопротивление гораздо меньше, чем сопротивление канала холинорецептора, то изменение потенциала мембраны тем больше, чем больше действует каналов. При многоквантовости ПКП активируется больше постсинаптических каналов, чем при МПКП.

С помощью микропипетки с оплавленными (гладкими) краями кончика, прижимаемой к поверхности мышцы в районе синапса, можно осуществить фиксацию потенциала и отведение токов от подлежащего малого участка постсинаптической мембраны, который содержит лишь один холинорецептор (Хр) (см. рис. 1.11). Это методика *печ-клампа*¹. При введении в такую микропипетку раствора, содержащего Ах, Na^+ и др., холинорецептор то открывает для ионов Na^+ свой ионный канал в связи со случайной рецепцией Ах, то закрывает его (при разобщении Хр и Ах).

Оказалось, что при этом ток одиночного Хр-канала развивается мгновенно, сохраняет некоторое время постоянное значение и мгновенно исчезает («прямоугольная» форма). Средняя проводимость Хр-канала составляет 20—30 пС, а среднее время «жизни», т. е. открытого состояния канала, — примерно 1 мс. Форма МТКП, как видно из рис. 1.11, отличается от формы тока канала. Причина

¹ От англ. patch — лоскуток.

этого явления заключается в том, что при МТКП Хр-каналы открываются не совсем одновременно и это замедляет подъем МТКП, а время жизни у массы каналов сильно варьирует, что создает экспоненциальный спад МТКП.

Рассмотрим некоторые подробности работы *возбуждающего химического синапса на спинальном мотонейроне кошки*. Этот нейрон имеет шаровидную сому ($d = 70$ мкм), от которой отходит множество конических дендритов и один аксон. Сомы и дендриты густо покрыты нервными окончаниями — синаптическими бутонами и отростками глиальных клеток. Синаптических бутонов на одном мотонейроне может быть около 10 000. Нервные волокна, направляющиеся к мотонейрону, на расстоянии в 100—20 мкм от него теряют миелиновую оболочку и истончаются (до 0,5—2 мкм в диаметре). Синаптические бутоны содержат везикулы. Синаптические щели имеют ширину 20 нм; МПП мотонейрона — 60—80 мВ.

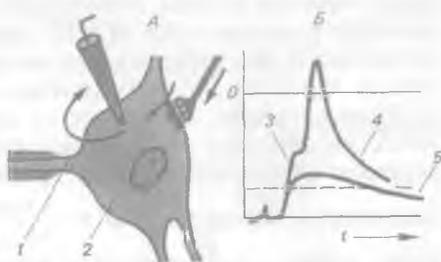
Возбуждающий постсинаптический потенциал, возникающий в соме при приходе одиночного залпа импульсов соответствующих афферентных волокон, развивается как деполяризация с временем возрастания ($t_{\text{в}}$), равным 1,5—2 мс, и постоянной времени спада (τ), равной 4,7 мс. Амплитуда такого ВПСП, возникающего под одиночным (унитарным) синаптическим входом (т. е. входом от одного афферентного волокна), невелика (0,12—0,24 мВ) и стандартна. Она не зависит от силы раздражения волокна. Но если раздражается многоволоконный задний корешок или периферический нерв, то ответный ВПСП больше и его амплитуда увеличивается с усилением раздражения. Последнее объясняется увеличением количества синхронно активных синаптических входов на данном нейроне, т. е. количества синхронно возникающих элементарных ВПСП. Причины роста амплитуды здесь по существу те же, что и в случае роста ПД нервного ствола (см. разд. 1.1.4). Важно заметить, что ВПСП одиночных синаптических входов имеют очень низкий квантовый состав (один-два).

Возбуждающий постсинаптический потенциал мотонейрона определяется *трансмембранным ионным током*, по времени соответствующим восходящей фазе ВПСП. Этот ток возникает из-за того, что медиатор афферентов (глутамат или субстанция P) открывает ионные каналы в постсинаптической мембране. Характер трансмембранного ионного тока был определен в опытах с электрофоретическими инъекциями различных ионов в мотонейрон через микроэлектроды (у кошки и лягушки) и в экспериментах с вариациями межклеточной ионной среды (у лягушки). Оказалось, что ток, порождающий ВПСП, и соответствующий ток при фиксации потенциала (в «клампе») — это пассивный (т. е. текущий по электрохимическому градиенту) натриевый ток, слабо шунтируемый калиевым током. Потенциал реверсии ВПСП составляет от 3 до 5 мВ. Падение $R_{\text{вх}}$ (рост проводимости) в момент развития ВПСП невелико — всего 5 %.

Возбуждающие постсинаптические потенциалы соседних синаптических входов на мембране начального сегмента аксона и сомы

Рис. 1.25. Регистрация (А) и временное течение ВПСП и ПД (Б) в мотонейроне спинного мозга позвоночного при одиночной стимуляции группы возбуждающих (Ia) заднекорешковых волокон:

1 — начальный сегмент аксона, 2 — сома-дендритный комплекс, 3 — потенциал действия начального сегмента, 4 — потенциал действия сома-дендритного комплекса, 5 — ВПСП



нейрона суммируются между собой. Так же суммируются и *последовательно возникающие ВПСП*. Когда общая деполяризация достигает определенной величины (КУД), возникает ПД нейрона. Однако существует особенность. Дело в том, что аксонный холмик (начальный сегмент аксона) имеет приблизительно в три раза более низкий относительно сомы порог электрического раздражения. Ток, порождаемый ВПСП, выходит через все внесинаптические участки мембраны нейрона, но в этих условиях именно в аксонном холмике он порождает ПД. Считают, что холмик играет роль триггера — «спускового крючка». Отсюда ПД распространяется в аксон, а также ретроградно в сому (рис. 1.25). Последнее, видимо, необходимо для согласования аксонального и соматического метаболизма.

На электрограмме, которую записывают с помощью внутриклеточного электрода, введенного в сому, ПД начального сегмента аксона и ПД сома-дендритного комплекса слиты в общий ПД, хотя эти компоненты можно различить. Ступенька на переднем фронте ПД — по существу ПД начального сегмента, сниженный расстоянием (λ в сома-дендритном комплексе составляет около 400 мкм). Интересна особенность ПД сомы мотонейрона: он содержит те же компоненты, что и аксональный ПД, только с более сильным следовым положительным потенциалом.

В *интернейронах* спинного мозга кошки картина синаптического возбуждения несколько иная. Например, в интернейронах — клетках Реншоу — в ответ на одиночный возбуждающий синаптический залп регистрируется длительный ВПСП, порождающий длинную серию ПД. По-видимому, в синапсах этих клеток имеются условия для существенного продления действия медиатора (Ах), а внесинаптическая мембрана этих нейронов обладает очень низкой accommodationальной способностью. В клетках Реншоу триггерной зоной является не аксонный холмик, а соматическая мембрана, прилегающая к синаптическим районам. Их очень краткий ПД (время пика — 0,5—1,0 мс) не имеет сильного следового положительного потенциала. Такими свойствами, вероятно, обладают многие вставочные нейроны (интернейроны) ЦНС.

Среди нейронов ЦНС у разных животных, особенно у насекомых (а также среди элементов сетчатки глаза позвоночных), существуют

и такие клетки, которые никогда не генерируют ПД. У них либо очень короткие аксоны, либо их нет вовсе и роль выходного элемента выполняет дендрит. Их ВПСП, возникающие в соме, могут электротонически распространяться до окончания аксона (дендрита), побуждая его к секреции медиатора.

Таким образом, в отличие от электрических возбуждающие химические синапсы: 1) передают сигнал относительно медленно; 2) передают сигнал всегда односторонне; 3) имеют достаточно высокую надежность передачи ($\Gamma\Phi = \frac{A_{\text{впсп}}}{\Delta U_{\text{пор}}} \approx 2$); однако их надежность резко падает при некоторых изменениях в межклеточной среде, особенно при снижении $[Ca^{2+}]$; 4) обнаруживают значительные следовые процессы, что делает их способными суммировать (интегрировать) последовательные сигналы.

Синапсы тормозного действия. *Синаптическим торможением* обозначают влияние пресинаптической нервной клетки, прекращающее или предотвращающее возбуждение постсинаптической нервной клетки (или иной клетки-мишени).

В тормозном синапсе происходит изменение знака действия: пресинаптическое возбуждение (ПД) порождает постсинаптический тормозный процесс или состояние.

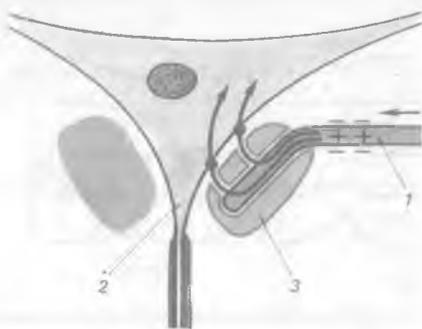
Известны два варианта тормозных синапсов: электрические (встречающиеся очень редко) и химические (основной вариант).

Электрический тормозный синапс образуется, например, нервным окончанием на выходном сегменте маутнеровского нейрона у рыб. Два таких нейрона, расположенные симметрично в продолговатом мозгу, «командуют» противоположно направленными изгибами хвоста. Когда один из них возбуждается, другой — заторможен. Отчасти это торможение обеспечивается терминалью аксона клетки-антагониста (или дополнительной вставочной клетки), формирующей тормозный электрический синапс. В рассматриваемом синапсе тормозящая терминаль обвивает выходной сегмент и вся эта конструкция погружена в глиальную чашечку (рис. 1.26).

Между терминалью и постсинаптической клеткой здесь нет плотного соединения или щелевого контакта. Тормозящее влияние развивается за счет действия внешней петли тока, порождаемого пресинаптическим ПД. Пресинаптический ПД, видимо, останавливается перед глиальной чашечкой. При этом часть его тока, проходящего через терминаль, идет прямо в начальный сегмент аксона маутнеровской клетки и существенно гиперполяризует его. Выход тока из клетки при этом распределен по ее широкой сома-дендритной части и не производит там существенной деполаризации (рис. 1.26). Гиперполяризующий ток мгновенно тормозит разряд ПД в начальном сегменте аксона (триггерной зоне) маутнеровской клетки, но это продолжается лишь во время действия пресинаптического ПД, т. е. на протяжении нескольких миллисекунд. Описанное электрическое торможение далее поддер-

Рис. 1.26. Работа тормозного электрического синапса на начальном сегменте маутнеровского нейрона рыбы:

1 — тормозное нервное окончание, 2 — начальный сегмент аксона маутнеровского нейрона; 3 — глияльная чашечка; красными стрелками обозначены входящие (гиперполяризующие) токи высокой плотности



живается тормозным действием более инертных химических синапсов.

Структура химического синапса тормозного действия (ширина синаптической щели, наличие пресинаптических везикул) в общем соответствует таковой для возбуждающих химических синапсов. Существует предположение, что тормозные пресинаптические окончания всегда снабжены особыми уплощенными везикулами, однако, видимо, это не является общим правилом.

Рассмотрим физиологию химических синапсов тормозящего действия, например, тормозный нервно-мышечный синапс рака, реализующий свое действие с помощью медиатора *гамма-аминомасляной кислоты* (ГАМК). Общая схема работы этого синапса (роль пресинаптического ПД и Ca^{2+}) совпадает с рассмотренной выше работой синапсов возбуждающего действия. Только ГАМК, взаимодействуя с рецептором, открывает в постсинаптической мембране селективные хлорные каналы. Это приводит к движению ионов Cl^- по электрохимическому градиенту.

Так как в данном объекте $E_{Cl} = -80$ мВ, то при менее негативном МП (-70 — -50) ионы Cl^- входят в мышцу и тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП) имеет вид гиперполяризации. При более негативном МП (-90 — -100) Cl^- выходит из мышечного волокна. При этом ТПСП развивается как небольшая деполяризация. При МП = -80 мВ движения ионов Cl^- , а значит, и ТПСП практически нет (E_p ТПСП) (рис. 1.27).

Торможение за счет *хлорного механизма* осуществляется следующим образом. Если МП мышечного волокна низок и ТПСП развивается как гиперполяризация, то это повышает порог раздражения. Если же МП = -80 мВ и изменения МП отсутствуют, то торможение все же осуществляется за счет действия «хлорного шунта», т. е. за счет компенсации входящего (при возбуждении) натриевого тока идущим через открытые хлорные каналы током ионов Cl^- .

В тормозных синапсах, так же как и в возбуждающих, помимо вызванных имеются спонтанные *миниатюрные ТПСП* (МТПСП). Их рабочие ТПСП также формируются из массы МТПСП, возникающих одновременно в ответ на выброс 100—200 квантов ГАМК.

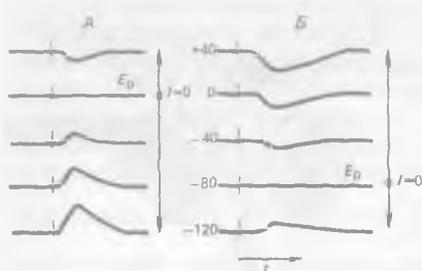


Рис. 1.27. Возбуждающий (А) и тормозный (Б) постсинаптические потенциалы мышечного волокна рака (ВПСП и ТПСП) при разных величинах МП мышечного волокна:

E_p — потенциал реверсии ВПСП и ТПСП; стрелки, направленные вверх и вниз, обозначают ток, идущий наружу и внутрь соответственно

Рассмотрим *химические тормозные синапсы в ЦНС позвоночных*. При раздражении афферентов антагонистического нерва в спинальном мотонейроне (например, у кошки) возникает тормозный постсинаптический потенциал — ТПСП (рис. 1.28). Это происходит на 0,5 мс позже, чем появление ВПСП, что объясняется существованием дополнительного нейрона и синапса в тормозном пути. Этот специальный тормозный нейрон выбрасывает тормозный медиатор — *глицин*.

При нормальном исходном МПП (–70 мВ) ТПСП мотонейрона имеет вид слабой (1–5 мВ) гиперполяризации. Величина этого ТПСП зависит от числа одновременно активируемых тормозных синапсов. При активации одного синапса ТПСП (*унитарный ТПСП*) очень мал (≤ 220 мкВ). По-видимому, этот ТПСП соизмерим по амплитуде с МТПСП, и, следовательно, квантовый состав передачи в элементарных тормозных синапсах здесь невелик (единицы квантов). Если МПП естественно или искусственно смещается в сторону деполяризации, то амплитуда ТПСП растет, когда же МПП увеличивается, то ТПСП падает и далее меняет свой знак.

Развитие ТПСП связано со значительным увеличением ионной проводимости постсинаптической мембраны во время его восходящей (активной) фазы. В мотонейронах спинного мозга кошки $R_{вх}$ при этом уменьшается с 1–2 до 0,5 МОм. Спад ТПСП мотонейрона пассивен и определяется перезарядкой мембранной емкости.

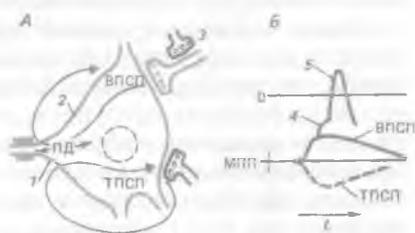
Ионный механизм восходящей фазы ТПСП был определен в опытах с электрофоретической инъекцией в мотонейрон ионов Cl^- . Оказалось, что добавка Cl^- в нейрон сразу же извращает знак ТПСП, а дальнейшее увеличение внутренней концентрации Cl^- неуклонно увеличивает амплитуду инвертированного ТПСП.

Эти и другие данные позволяют заключить, что ТПСП в мотонейронах позвоночных определяются открытием в постсинаптической мембране главным образом хлорных каналов (по некоторым данным, также и селективных калиевых каналов).

При низком МПП и обычной внутренней концентрации Cl^- открытие хлорных каналов приводит к току Cl^- внутрь клетки и развитию *гиперполяризационного ТПСП*. При высоких МПП и обычной внутриклеточной концентрации Cl^- то же открытие хлорных каналов при-

Рис. 1.28. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение мотонейрона спинного мозга позвоночного. А — гиперполяризация начального сегмента аксона петлей тока ТПСР; Б — форма и полярность ТПСР на фоне сниженного МП:

1 — начальный сегмент аксона, 2 — сома-дендритный комплекс, 3 — тормозный синапс на возбуждающей пресинаптической терминали (о механизме пресинаптического торможения см. в тексте), 4 — потенциал действия начального сегмента, 5 — потенциал действия сома-дендритного комплекса.



водит к току Cl^- наружу и развитию *деполяризованного ТПСР*. В мембране мотонейрона, по-видимому, существует специальный ионный насос, поддерживающий $[Cl^-]$ на нормальном уровне.

Тормозный эффект ТПСР здесь (как и в сходном нервно-мышечном синапсе рака) основывается на двух механизмах. Во-первых, это электротоническое действие гиперполяризованного ТПСР на триггерную зону (холмик); ТПСР порождает ток, который входит в холмик и повышает его МП. Во-вторых (и это главное!), имеет значение *действие хлорного шунта на ВПСР*. Открытие хлорных каналов как бы закорачивает ток ВПСР и не дает ему подействовать на триггерную зону нейрона (холмик).

Хлорный механизм используют не только тормозные синапсы мотонейронов позвоночных. На этой же основе действуют многие тормозные синапсы ЦНС, например тормозные химические синапсы на маутнеровских клетках рыб и нейронах ЦНС улитки. Но это не единственный механизм постсинаптического торможения. В некоторых объектах, таких, как нейроны легочных моллюсков, аналогичный тормозный эффект возникает за счет открытия калиевых каналов и избирательного повышения калиевой проницаемости. В симпатических ганглиях, видимо, имеются также и синапсы, тормозящие постсинаптическую клетку посредством повышения МП за счет активации медиатором электрогенного транспорта ионов.

Рассмотренные выше варианты синаптического торможения могут быть названы *постсинаптическими*. Но существует особый вариант торможения, который называют *пресинаптическим*.

Этим термином в отличие от постсинаптического торможения условно называют снижение или выключение активности данной клетки за счет синаптического торможения оканчивающейся на ней возбуждающей терминали.

Такое торможение подробно описано для нервно-мышечного прибора ракообразных, моторные терминали которого имеют на себе аксо-аксональные тормозящие синапсы. В этих синапсах торможение определяется действием ГАМК, открывающей хлорные каналы моторной терминали. Последний эффект шунтирует ее натриевые каналы и тем самым снижает амплитуду пресинаптического ПД. В результате синаптическая передача моторного импульса ослабля-

ется или исключается. При одиночном импульсе тормозного аксона длительность пресинаптического торможения составляет 6—7 мс.

Максимальный тормозный эффект получается, если тормозный импульс достигает аксо-аксонального синапса за несколько миллисекунд, до прихода сюда ПД возбуждающего аксона. Пресинаптическое торможение предупреждает или заранее исключает развитие постсинаптического возбуждения, но оно не может повлиять на уже развившееся постсинаптическое возбуждение, причем при пресинаптическом торможении в постсинаптической клетке не обнаруживается ни ТПСР, ни изменений электровозбудимости.

Аналогичное пресинаптическое торможение при раздражении антагонистических мышечных (и кожных) нервов обнаружено в области терминалей возбуждающих мотонейронов спинного мозга кошки. Найдено, что эти терминали в моменты торможения деполяризуются. Торможение (и деполяризация) даже после одиночного антагонистического залпа весьма длительно (100—200 мс), что, возможно, связано с повторными активациями тормозящего синапса. Вероятно, медиатором в этом тормозном аксо-аксональном синапсе является ГАМК. Причины деполяризации терминалей сложны. Начальная деполяризация здесь может быть связана с увеличением хлорной проницаемости. Видимо, имеющийся на мембране терминали градиент ионов Cl^- таков, что открытие хлорных каналов приводит к выходу Cl^- из терминали и к ее частичной деполяризации.

Деполяризация терминали и открытие хлорного шунта снижают ее ПД и в силу этого уменьшают квантовый состав передачи в возбуждающем синапсе. Существуют, кроме того, данные о том, что при пресинаптическом торможении в среде вокруг тормозимой терминали растет концентрация ионов K^+ . Они могут выбрасываться из самой терминали, мотонейрона и других близлежащих клеток. Рост наружной концентрации K^+ опять-таки снижает МП терминали и ослабляет ее ПД. Пресинаптическое торможение представлено в различных отделах ЦНС позвоночных и беспозвоночных.

В научной литературе используют понятие *вторичное торможение*, т. е. блокирование ПД постсинаптической клетки из-за избыточной активности возбуждающих синапсов. Возможность такого торможения обнаружил Н. Е. Введенский (1886) в опыте на нервно-мышечном препарате. Этот блок определяется развивающейся деполяризацией мембран, сопровождаемой инактивацией их натриевых каналов.

Изменение функции химических синапсов в ходе ритмической активности. В химических синапсах при их частой ритмической активности наблюдается два рода явлений: сначала некоторое *облегчение* (усиление), а затем *депрессия* (ослабление) передачи, т. е. рост, а затем падение амплитуды постсинаптических потенциалов (ПСП). Оба феномена в основном определяются изменениями в пресинаптическом механизме передачи.

Работа этого механизма, как уже отмечалось, состоит в выбросе некоторого количества квантов медиатора в ответ на нервный импульс. Кванты медиатора — это его более или менее стандартные

порции, состоящие из нескольких тысяч молекул (в нервно-мышечном синапсе, например, из 10 000 молекул Ах). Каждая такая порция содержится в синаптической везикуле, и ее выброс, видимо, соответствует опорожнению в синаптическую щель одной везикулы, находящейся на стартовой позиции вблизи пресинаптической мембраны.

Количество квантов медиатора, высвобождающихся вслед за одним нервным импульсом (*квантовый состав передачи*), зависит от двух факторов: от средней вероятности (p) выброса каждого кванта, готового к высвобождению (т. е. находящегося на стартовой позиции), и от числа квантов на стартовых позициях (n). Количество выбрасываемых при одиночной передаче квантов медиатора $m = np$. При стандартности амплитуды пресинаптического ПД и прочих равных условиях p зависит от наружной концентрации Ca^{2+} в синаптическом районе.

При развитии ПД нервного окончания через открывающиеся потенциалозависимые кальциевые каналы в нервное окончание снаружи поступает некоторое количество Ca^{2+} . Это прямо показано в опыте на гигантском синапсе кальмара с помощью экворина (вещества светящихся медуз), реагирующего высвечиванием на малые дозы Ca^{2+} . При введении экворина в пресинаптическую терминаль можно зарегистрировать свечение при каждой синаптической передаче. Поступление Ca^{2+} необходимо для выброса квантов медиатора. При снижении $[\text{Ca}^{2+}]$ снижается и вероятность выброса. В бескальциевой среде $p \approx 0$, выброс квантов медиатора в ответ на нервный импульс не происходит, однако ионофоретическая подача Ca^{2+} к синапсу мгновенно восстанавливает передачу.

Начальный рост ПСП (облегчение) при ритмической активности определяется ростом квантового состава и связано с увеличением p вследствие нарастания фоновой внутритерминальной концентрации Ca^{2+} . Это нарастание происходит благодаря тому, что при каждой передаче наружный Ca^{2+} поступает в терминаль и некоторое его количество (след) остается в рабочей зоне к моменту следующей передачи.

Феномен облегчения особенно отчетлив в синапсах с исходно низкой вероятностью выброса квантов, например в «резервных» синапсах мозга (и мышц). Облегчение передачи здесь может продолжаться и после частой ритмической активности (*посттетаническое облегчение* или *посттетаническая потенция*), причем довольно длительно (минуты).

Отчетливое облегчение в этих случаях связано с тем, что p исходно низка, т. е. далека от насыщения ($p_{\text{max}} = 1$), и с тем, что при низкой величине p запас готовых к высвобождению квантов (n) истощается мало, а значит, слаба депрессия, способная маскировать облегчение.

Депрессия передач (падение ПСП) связана с падением квантового состава. Она отчетливо выявляется при высоких величинах p , когда с каждой передачей изымается значительная часть (фракция) запаса n . При этом t прогрессивно снижается от передачи к передаче, однако

не падает до нуля. Дело в том, что активность нервного окончания и идущее в нем истощение запаса квантов каким-то образом мобилизуют процесс восполнения запаса. В итоге достигается равновесие траты и восполнения n , внешне выражающееся в стабилизации квантового состава передачи на некотором уровне.

Явления облегчения и депрессии при ритмической передаче имеют особое развитие в некоторых синапсах ЦНС. Здесь они выступают как факторы синаптической пластичности, причем облегчение участвует в «проторении» новых путей (в сенситизации — повышении чувствительности к раздражителям при формировании временных связей), а депрессия участвует в развитии так называемой *габитуации* (см. разд. 3. 15).

В экспериментах m (квантовый состав ПСП или передачи) определяют, деля среднюю амплитуду ПСП (ВПСП или ТПСП) на среднюю амплитуду спонтанных миниатюрных потенциалов в данном синапсе в данный момент времени, т. е. на среднюю величину постсинаптической электрической реакции, вызываемой одним квантом медиатора. Существуют и другие, более сложные методы оценки m , n и p .

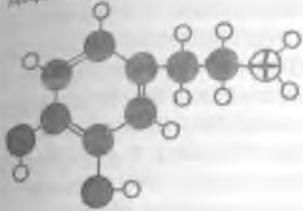
Общая характеристика синаптических медиаторов. В предыдущих разделах были рассмотрены механизмы передачи возбуждающего и тормозного сигнала через некоторые химические синапсы. При этом основное внимание обращалось на электрические явления в этих синапсах. В данном разделе речь пойдет о *химических характеристиках* известных сегодня медиаторов, об их отношении к постсинаптическим «мишеням», об организации синтеза, хранения, выброса медиаторов из нервных окончаний, об удалении медиаторов из синаптической щели после осуществления передачи, а также о веществах — специфических блокаторах различных химических синапсов.

Медиаторы, выявленные к настоящему времени у животных и человека, составляют довольно разнородную группу веществ. Это *моноамины*: ацетилхолин, дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин; *аминокислоты*: ГАМК (гамма-аминомасляная кислота), глутамат (глутаминовая кислота), глицин, таурин и др. Все эти вещества содержат в молекуле положительно заряженный атом азота. Их структурные формулы и молекулярные массы показаны на рис. 1.29. К медиаторам относится хорошо известное макроэргическое вещество — АТФ (аденозинтрифосфат). И наконец, большая группа веществ — *нейропептидов*, — по-видимому, также может быть отнесена к медиаторам (хотя некоторые из них играют скорее роль гормонов, «модуляторов» синаптической передачи, действующих через кровотоки). Это вещество Р, метэнкефалин, лейэнкефалин, эндорфин, нейротензин, АКТГ (адренокортикотропин), ангиотензин, окситоцин, вазопрессин, вазоактивный кишечный пептид, соматостатин, тиролиберин, бомбезин, холецистокининоподобный пептид, карнозин.

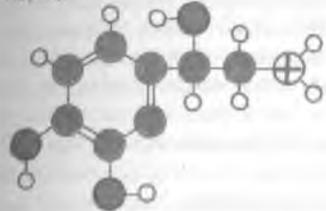
В мозгу позвоночных некоторые из этих пептидов участвуют в передаче информации о потребности организма в питье (ангиотен-

МОНОАМИНЫ

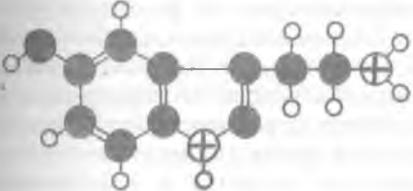
Дофамин



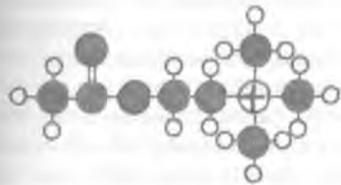
Норадреналин



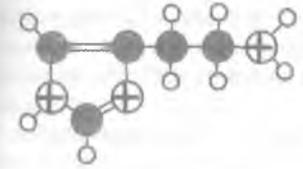
Серотонин



Ацетилхолин

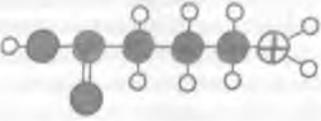


Гистамин

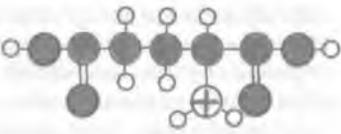


АМИНОКИСЛОТЫ

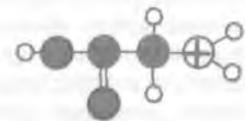
Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)



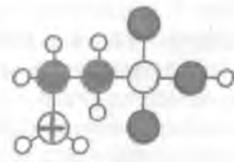
Глутаминовая кислота



Глицин



Таурин



- Углерод
- Кислород
- ⊕ Азот
- Сера
- Водород

Рис. 1.29. Модели структурных формул основных медиаторов

зин), в половой активности (люлиберин). Вещество *P* играет роль медиатора, который используется в синапсах нейронов, передающих сигналы боли, а эндорфины и энкефалины — в синапсах нейронов, осуществляющих блокирование болевых импульсов.

Низкомолекулярные медиаторы синтезируются в пресинаптических нейронах и накапливаются в их везикулах. Синтез медиаторов происходит из соответствующих предшественников и требует энергии. Он протекает в перикарионе, откуда везикулы быстрым аксоном перемещаются к нервным окончаниям. Однако в некоторых случаях (например, в нервно-мышечных синапсах и в синапсах электрических органов рыб) синтез *Ax* и его упаковка в везикулы идет отчасти в самих нервных окончаниях.

Образование пептидов-медиаторов (модуляторов) происходит более сложным путем: сначала в пресинаптической клетке синтезируется полипептид — прогормон; затем из него через стадию прогормона путем последовательного укорочения цепи аминокислот образуется активный пептид.

Для обозначения синапсов используют терминологию, указывающую на конкретный медиатор. Так, синапсы, в которых передача («работа») осуществляется с помощью ацетилхолина, называют *холинэргическими*¹. Таким же образом строятся и обозначения синапсов, действующих с помощью других медиаторов (норадренэргические, ГАМК-эргические, серотонинэргические и т. д.).

Выявление среди массы нервных элементов клеток определенной эргичности достаточно трудоемко. Относительно легко выявляются лишь нейроны, содержащие катехоламины (дофамин, норадреналин) и серотонин, которые при их обработке формальдегидом и глицерофосфорной кислотой образуют продукты, флуоресцирующие в ультрафиолетовых лучах. Сложным процессом является и улавливание медиаторов в околклеточной среде, так как их количества здесь невелики. Наиболее чувствительными, пригодными для этих целей пока остаются *биологические методы тестирования* (например, выявление в жидкостях ацетилхолина по реакции на него таких высокочувствительных мишеней, как гладкие мышцы легкого лягушки, сердце лягушки, спинная мышца пиявки).

Один нейрон, как правило, синтезирует и использует один медиатор во всех своих терминалях (*принцип Дейла*). Но из этого правила возможны исключения: использование одним нейроном не одного, а нескольких медиаторов (*Ax + АТФ* или *Ax + пептид*), но, видимо, всегда в одном и том же сочетании.

Выброс всех медиаторов (секреция их квантов) из нервных окончаний соответствующих нейронов происходит под влиянием пресинаптического ПД при использовании внешнего Ca^{2+} , который входит в деполяризованную терминаль и действует с помощью белка — кальмодулина, фосфорилирующего мембранные белки в активной зоне синапса.

Молекулярные мишени медиаторов. Естественно, что большому

¹ От греч. *ergon* — работа.

количеству различных медиаторов соответствует большое количество постсинаптических рецепторов, которые называют соответственно *ацетилхолинорецепторами* или просто *холинорецепторами*, *адренорецепторами*, *серотонинорецепторами*, *ГАМК-рецепторами* и т. д. Эти рецепторы представляют собой белковые или более сложные макромолекулы (гликопротеины, липопротеины), содержащие участки, которые комплементарны к соответствующим медиаторам и вместе с тем способны так или иначе контролировать состояние мембраны и субмембранных структур постсинаптической клетки.

Выше уже было показано, что в холинорецепторах скелетной мышцы позвоночного при взаимодействии с Ах открывается катионный канал, пропускающий Na^+ в клетку. Это создает не только деполяризацию (ВПСП), но и метаболические эффекты. Здесь подключаются ионы Ca^{2+} , высвобождаемые из внутриклеточных депо и действующие на метаболические системы клетки через кальмодулин. При взаимодействии ГАМК с ГАМК-рецепторами в этих рецепторах открываются каналы для Cl^- , что приводит к развитию ТПСП, а вероятно, и внутриклеточных процессов, контролируемых хлором.

Некоторые рецепторы медиаторов (в частности, адренорецепторы и рецепторы многих нейропептидов) связаны не с ионными каналами, а с мембранной макромолекулой, например ферментом *аденилатциклазой*. Молекула аденилатциклазы, однократно активируемая медиатором, катализирует превращение множества молекул цитозольного АТФ в *циклический АМФ* (усилительный механизм). Циклический АМФ (цАМФ), диффундируя в клетку, активирует многие ферменты (их называют цАМФ-зависимыми), в частности *протеинкиназы*, и таким образом *стимулирует клеточный метаболизм*.

Циклический АМФ называют *вторичным посредником* или мессенджером между пресинаптическим ПД и метаболическим ответом постсинаптической клетки: он разрушается ферментом фосфодиэстеразой.

В естественных условиях обнаруживается довольно сложное взаимодействие между системой Ca^{2+} — кальмодулин и аденилатциклазной системой. Например, показано, что Ca^{2+} , поступающий в нервную клетку (моллюска), через кальмодулин активирует фосфодиэстеразу и таким образом снижает уровень цАМФ в клетке. Но цАМФ необходим для поддержания открытого состояния Са-каналов. Таким образом, снижение уровня цАМФ закрывает Са-каналы, прекращая поступление Ca^{2+} в клетку (пример саморегуляции $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{вн}}$).

Помимо рассмотренной аденилатциклазной системы описаны аналогичные ей гуанилатциклазная система, система фосфолипазы С и др.

Фермент *гуанилатциклаза*, активируясь под влиянием рецепторов некоторых медиаторов, катализирует превращение гуанозинтрифосфата (ГТФ) в циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ), играющий роль мессенджера, который передает сигнал от мембраны к внутриклеточным ферментам.

Мембранный фермент *фосфолипаза С*, активируемый под влиянием, например, так называемого М-холинорецептора (см. ниже), катализирует образование из мембранных липидов (фосфоглицеридов, фосфоинозитидов) диацилглицерола и инозитолтрифосфата (ИТФ). Эти вещества также являются мессенджерами, влияющими на клеточный метаболизм. Кроме того, ИТФ провоцирует выброс Ca^{2+} из внутриклеточных депо и через это — открытие особых *кальцийзависимых калиевых каналов* в мембране постсинаптической клетки.

Постсинаптические (а также и найденные на некоторых нервных окончаниях пресинаптические) рецепторы высокочувствительны к соответствующим медиаторам. Например, холинорецепторы реагируют на появление Ах в концентрации 10^{-8} моль/л, хотя рабочая концентрация Ах в синаптической щели около холинорецептора достигает 10^{-4} — 10^{-2} моль/л. Однако чрезмерно длительное действие медиатора, в частности ацетилхолина, на соответствующие рецепторы приводит к снижению чувствительности этих рецепторов к медиатору, что называют *десенситизацией рецепторов*. Механизм десенситизации до сих пор не выяснен, но известно, что ее развитию способствует избыток в среде ионов Ca^{2+} .

Ранее предполагали, что каждому пресинаптическому медиатору соответствует специфическая реакция постсинаптической клетки — возбуждение или торможение в той или иной форме. Однако это не так: одному медиатору чаще всего соответствует не один, а множество различных рецепторов. Например, ацетилхолин в нервно-мышечных синапсах скелетных мышц у позвоночных действует на так называемые *Н-холинорецепторы* (чувствительные к никотину), которые открывают широкие каналы для Na^+ (и K^+), что порождает ВПСП (ПКП). В ваго-сердечных синапсах этот же ацетилхолин действует на *М-холинорецепторы* (чувствительные к мускарину), открывающие под его действием селективные каналы для K^+ , в связи с чем здесь генерируются ТПСП.

Показано, что в нервной системе моллюсков имеются холинорецепторы нескольких типов: открывающие каналы для Na^+ (возбуждающие), открывающие каналы для K^+ (тормозные) и открывающие каналы для Cl^- (тормозные). По-видимому, возможны разные комбинации рецепторов и каналов (или иных рабочих механизмов мембраны, например аденилатциклазы, гуанилатциклазы и т. п.).

Таким образом, характер пресинаптического медиатора сам по себе не предопределяет характера постсинаптического эффекта. Последний задается свойствами постсинаптических механизмов, хотя у некоторых медиаторов (например, ГАМК) пока обнаружены лишь эффекты одного знака (тормозные).

Отработавшие в синапсе медиаторы подвергаются инактивации тем или иным путем. Ацетилхолин, например, разрушается (гидролизуется) ферментом ацетилхолинэстеразой, которая присутствует в синаптической щели и встроена в постсинаптическую мембрану. Образовавшиеся при этом гидролизе физиологически неактивные

золин и ацетат далее всасываются нервным окончанием. Норадреналин расщепляется моноаминоксидазой, а также катехолометилтрансферазой. Кроме того, в неизменном состоянии он подвергается обратному всасыванию.

Для многих медиаторов (аминокислот, пептидов) обратное всасывание (обратный захват, аптейк) является главным способом прекращения их действия.

Химические синапсы могут изменять свое состояние под влиянием некоторых гормонов, циркулирующих в крови, и веществ, высвобождаемых постсинаптическими клетками (обратная связь). Все эти вещества называют модуляторами синапсов. К локальным постсинаптическим модуляторам синаптической функции предположительно относят, например, простагландины (ненасыщенные оксикарбоновые жирные кислоты), обладающие высокой физиологической активностью, но быстро инактивирующиеся и потому действующие локально. Простагландины, высвобождаемые из клеток, влияют на многие звенья синаптического процесса, например на секрецию медиатора, работу аденилатциклаза и т. д.

В настоящее время известно довольно много фармакологических веществ, способных модифицировать работу химических синапсов; среди них есть блокаторы нейросекреции, рецепторов, систем, разрушающих медиатор (табл. 1.4).

Существуют также специфические блокаторы хеморецепторных каналов. Многие из показанных в табл. 1.4 веществ используют в качестве лечебных средств (атропин, эзерин) или токсических агентов для борьбы с вредителями в сельском хозяйстве (ФОС). Кроме того, все эти вещества применяют в качестве «химических инструментов» при исследованиях синапсов. В частности, меченый

Т а б л и ц а 1.4. Некоторые вещества, блокирующие синаптические функции

| Синапсы | Блокаторы секреции медиаторов | Блокаторы рецепторов медиаторов | Блокаторы систем, разрушающих медиаторы | Примечание |
|---|-------------------------------|--|---|---|
| Нервно-мышечный холинэргический с Н-холинорецепторами | Ботулиновый токсин; Mg^{2+} | D-тубокурарин (кураре), α бунгаротоксин | Эзерин, фосфорорганические соединения (ФОС) | |
| Автономный (холинэргический) с М-холинорецепторами | То же | Атропин | То же | |
| Тормозящий синапс в ЦНС (глицинэргический) | Mg^{2+} | Стрихнин | | Разрушение медиатора замеднено обратным всасыванием |
| Тормозящий синапс (ГАМК-эргический) | Mg^{2+} | Бикукулин, пикротоксин, пенициллин | | То же |

змеиный яд — α -бунгаротоксин — используют для выявления холинорецепторов, а также для выделения комплекса яд — холинорецептор из мембраны для последующего изучения изолированных холинорецепторов.

Трофические влияния, передаваемые через синапсы. Помимо передачи возбуждающих или тормозных сигналов, которые имеют функциональное значение, синапсы обеспечивают *трофические* (т. е. затрагивающие рост и дифференцировку) взаимодействия контактирующих клеток, реализуемые с помощью трофических факторов белковой природы (вероятно, аккумулируемых в «темных» везикулах).

Трофические факторы обеспечивают метаболическое поддержание необходимой структуры и свойств этих клеток. Двусторонние трофические взаимодействия предполагают во всех синапсах, но изучены главным образом *ортодромные трофические влияния* в нервно-мышечных синапсах позвоночных.

Наиболее отчетливые результаты в этом отношении получены на так называемых *тонических нейромоторных единицах* амфибий. У тонических единиц каждое мышечное волокно имеет множество холинэргических синапсов от ветвей двух-трех малых (гамма) мотонейронов. Холинорецепторы у них сосредоточены в синаптических районах, а мышечная мембрана лишена электровозбудимости, в ней нет потенциалозависимых натриевых каналов и соответственно не возникают проводящиеся ПД. Сокращения тонического волокна запускаются прямо от ВПСП, которые из-за множественности синапсов электротонически действуют на все волокно.

Денервация тонических волокон (перерезка гамма-аксонов) через некоторое время приводит к изменению их свойств. В денервированных волокнах холинорецепторы оккупируют всю поверхность их плазматической мембраны. Кроме того, в этой мембране появляются натриевые каналы, а следовательно, электровозбудимость и ПД. Последнее свидетельствует о том, что синтез макромолекул — натриевых каналов — здесь имеет место лишь при денервации. В нормальных условиях он репрессирован. Реиннервация (гамма-аксонами) восстанавливает исходные свойства тонических волокон.

Анализ трофических явлений с оценкой скорости развития процессов и применением блокаторов быстрого аксотока (колхицин, винбластин) привел к заключению, что трофические факторы, регулирующие синтез и распределение холинорецепторов по мышечной мембране, передаются из перикариона гамма-мотонейрона с быстрым аксотоком, атрофические факторы, запрещающие синтез натриевых каналов, — с медленным аксотоком.

Денервация приводит к изменению свойств скелетных мышечных волокон и у млекопитающих: к замедлению быстрых мышц и ускорению медленных, т. е. к потере дифференцировки, достигнутой в онтогенезе.

Эффекты денервации мышц в какой-то мере имитируются действием токсинов, нарушающих синаптическую передачу, — токсина ботулизма и дифтерийного токсина.

Известны косвенные данные и о существовании *антидромных трофических влияний* в нейромоторных синапсах (дегенерация моторных нейронов при потере их связи с мышечными клетками).

Таким образом, относительно медленные и мало заметные трофические влияния через синапсы, идущие параллельно с осуществлением сигнальных функций, важны для поддержания (и развития) структур контактирующих клеток, а значит, и для поддержания и развития нормальной сигнальной функции синапсов.

1.1.8. Нервные сети и основные законы их функционирования

Нервная система человека и животных может быть представлена как система нейронных цепочек, передающих возбуждающие и тормозные сигналы (*нервная сеть*).

Существуют значительные количественные различия нервных сетей у разных видов позвоночных и беспозвоночных. Так, у человека нервная система включает 10^{10} элементов, у примитивных беспозвоночных — около 10^4 нейронов (их нервная система называется малонейронной). Однако в строении и функционировании всех нервных систем имеются общие черты.

В нервной системе позвоночных и беспозвоночных можно выделить следующие категории нейронов: 1) *чувствительные (сенсорные)* нейроны, формирующие чувствительные нервные окончания — *рецепторы*; 2) *двигательные*, возбуждающие (а у беспозвоночных также и тормозящие) мускулатуру нейроны; сюда же можно отнести нейроны, запускающие работу электрических органов (рыб) и желез; все эти нейроны называют *эффекторными*; 3) *вставочные* нейроны, передающие сигналы от сенсорных к эффекторным.

Особую категорию составляют так называемые *командные вставочные клетки*, которые благодаря связям со множеством эффекторных нейронов запускают более или менее сложные поведенческие акты.

Все эти клетки наиболее подробно изучены в *малонейронной нервной системе моллюсков* (например, у аплизии). Там осуществлена идентификация многих крупных элементов, которые имеют стандартное положение в ганглиях и стандартные функции у всех особей. Предполагают, что такую же жесткую регламентацию структуры и свойств могут иметь и некоторые нейроны высших животных.

Во всех изученных нервных системах (сетях) обнаружены *дивергенция путей*, передающих те или иные сигналы; *конвергенция путей*, передающих информацию в высшие, а также в исполнительные центры; *различные варианты тормозных связей* между элементами нервных цепочек.

Дивергенция и конвергенция путей. *Дивергенция пути* — это контактирование одного нейрона со множеством нейронов более высоких порядков (рис. 1.30, А). Так, у позвоночных существует разделение аксона чувствительного нейрона, входящего в спинной мозг, на множество веточек (*коллатералей*), которые направляются



Рис. 1.30. Дивергенция (А) и конвергенция (В) путей в нервной системе

Показано на примере сенсорных аксонов и нейронов ЦНС позвоночного; аналогичные отношения наблюдаются во всех типах нервной системы

к разным сегментам спинного мозга и в головной мозг, где происходит передача сигнала на вставочные и далее — на моторные нервные клетки.

Дивергенция пути сигнала наблюдается и у вставочных, например командных, клеток, а также выходных нервных клеток (мотонейронов и других эффекторных нейронов). Так, у человека один большой мотонейрон (группы А) иннервирует, т. е. возбуждает десятки мышечных волокон (во внешних глазных мышцах) и даже тысячи (в мышцах конечностей).

Дивергенция пути обеспечивает расширение сферы действия сигнала. Это называют *иррадиацией возбуждения (или торможения)*.

Конвергенция — это схождение многих нервных путей к одним и тем же нейронам (рис. 1.30, В).

Например, у позвоночных на каждом мотонейроне спинного мозга и ствола головного мозга образуют синаптические окончания тысячи сенсорных, а также возбуждающих и тормозных вставочных нейронов разных уровней. Мощная конвергенция обнаруживается и на нейронах ретикулярной формации ствола мозга, на многих корковых нейронах у позвоночных и, видимо, на командных нейронах.

Конвергенция многих нервных путей к одному нейрону делает этот нейрон *интегратором соответствующих сигналов*. Его состояние, т. е. импульсация или «молчание» в каждый данный момент определяются алгебраическим сложением массы возбуждающих и тормозных входов, иными словами, интегралом всех его ВПСП и ТПСП. Такое сложение ПСП называют *пространственной или одновременной суммацией*. При этом нейрон-интегратор называют общим путем для конвергирующих на него нервных сигналов, а если речь идет о мотонейроне, т. е. конечном звене нервного пути к мускулатуре, говорят об *общем конечном пути*.

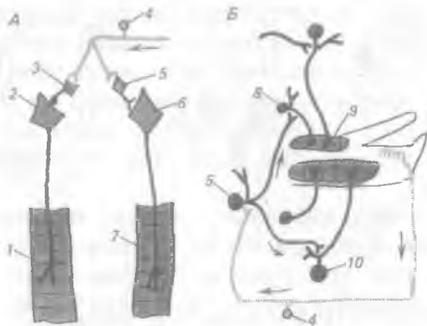
Наличие конвергенции множества путей, т. е. нервных цепочек, на одной группе мотонейронов лежит в основе феноменов пространственного облегчения и окклюзии.

Пространственное облегчение — это превышение эффекта одновременного действия двух относительно слабых афферентных возбуждающих входов в ЦНС над суммой их отдельных эффектов. Феномен объясняется суммацией ВПСП до КУД в группе мотонейронов, имеющих подпороговые ВПСП при отдельной активации входов.

Окклюзия — это явление, противоположное пространственному облегчению. Здесь два сильных (т. е. реализуемых большим числом элементов) афферентных входов вместе возбуждают группу мото-

Рис. 131. Реципрокное торможение в спинном мозгу позвоночных (А) и в нервной системе ракообразных (Б):

А — реципрокное торможение мотонейрона мышца-разгибателя (осуществляется с помощью тормозной вставочной интернейрона); Б — реципрокное торможение мышцы-открывателя клешни рака при раздражении, возбуждающем закрыватель клешни (торможение направлено не на мотонейрон, а прямо на мышцу); 1 — мышца-разгибатель, 2 — мотонейрон разгибателя, 3 — тормозящий интернейрон, 4 — сенсорный нейрон, 5 — возбуждающий интернейрон, 6 — мотонейрон сгибателя, 7 — мышца-сгибатель, 8 — тормозный эффекторный нейрон, 9 — мышца-открыватель, 10 — мотонейрон; черным цветом обозначены тормозные клетки, красным — их нервные окончания



нейронов, меньшую той, которая образуется при арифметическом сложении групп мотонейронов, возбуждаемых от этих входов, когда они действуют порознь.

Причина окклюзии состоит в том, что эти афферентные входы в силу конвергенции отчасти адресуются к одним и тем же мотонейронам и каждый может создать в них такое же сверхпороговое возбуждение, как и оба входа вместе.

Использование торможения в нервных сетях. Рассмотрим основные направления тормозных действий в нервных сетях: реципрокное торможение, возвратное торможение, латеральное торможение и прямое взаимное торможение.

Реципрокное торможение — это взаимное (сопряженное) торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее координацию этих рефлексов.

Классический пример реципрокного торможения — это торможение мотонейронов мышц-антагонистов у позвоночных (рис. 1.31). Торможение осуществляется с помощью специальных тормозных вставочных нейронов. При активации путей, возбуждающих, например, мотонейроны мышц-сгибателей, мотонейроны мышц-разгибателей тормозятся импульсами вставочных клеток. Аналогичное по смыслу торможение, но направленное прямо на мышцы, наблюдается у ракообразных (рис. 1.31, Б).

Возвратное торможение — это торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным коллатералям к тормозным клеткам.

Возвратное торможение наблюдается, например, в мотонейронах спинного мозга позвоночных. Эти клетки отдают возвратные коллатерали в мозг к тормозным вставочным клеткам Реншоу, которые имеют синапсы на этих же мотонейронах. Торможение обеспечивает ограничение ритма мотонейронов, что важно для нормальной работы двигательного аппарата. Такую же роль играет возвратное торможение и в других нервных сетях (рис. 1.32, А).

Латеральное торможение — это торможение элементов со-

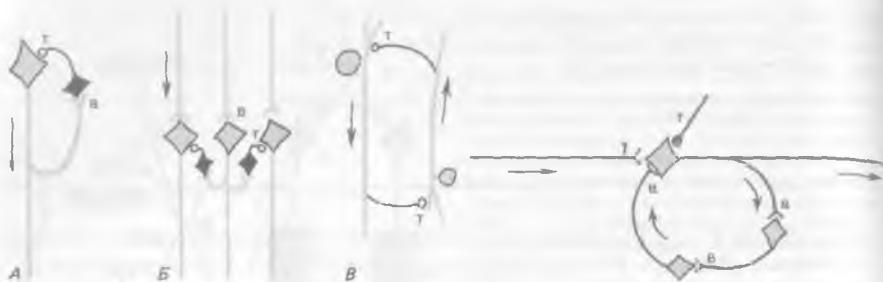


Рис. 1.32. Возвратное (А), латеральное (Б) и прямое взаимное торможение (В):

А — в спинном мозгу позвоночных; Б — в сенсорном пути; В — предполагаемое у командных клеток (моллюсков); в и т — возбуждающее и тормозное действие; стрелками показано направление нервного импульса

Рис. 1.33. Нервная цепочка, поддерживающая циркуляцию возбуждения (в) и постоянную выходную импульсацию

Начало активности цепочки задается возбуждающим афферентным синапсом (Л), конец — утомлением или внешним тормозным влиянием (т)

седних нервных цепочек в конкурирующих сенсорных каналах связи (рис. 1.32, Б).

Латеральное торможение, видимо, также осуществляется с помощью тормозных вставочных клеток. Такое торможение четко показано у мечехвоста в сенсорных цепочках, идущих от фасеточного глаза к ЦНС. Оно наблюдается у соседних элементов сетчатки позвоночных, а также в их зрительных, слуховых и других сенсорных центрах.

Во всех случаях латеральное торможение обеспечивает контраст, т. е. выделение существенных сигналов из фона.

Прямым взаимным торможением (рис. 1.32, В) можно назвать тормозное взаимодействие двух (или большего числа) командных нейронов, осуществляющееся без специальных вставочных клеток.

Такое торможение предполагается у командных клеток L-10 и интернейрона II у моллюска аплизии. Прямое взаимное торможение в паре клеток делает эту пару склонной функционировать по принципу «или — или». Иначе говоря, такая «метастабильная» сеть разрешает работу либо клетке L-10, либо клетке II в силу того обстоятельства, что активная клетка прямо тормозит конкурента, чем освобождает себя от торможения с его стороны.

Предполагают, что подобные отношения существуют и между командными нейронами мозга высших животных и человека, обеспечивающими поведенческие и эмоциональные установки по принципу доминанты (см. разд. 3.2.5).

Самовозбуждающиеся нервные цепи. Некоторые данные свидетельствуют о том, что в мозгу животных и человека существуют самовозбуждающиеся цепочки нейронов, т. е. такие замкнутые це-

почки, в которых нейроны соединены синапсами возбуждающего действия (рис. 1.33). Возникнув в ответ на внешний сигнал, возбуждение в такой цепочке циркулирует, иначе ревербирует¹, до тех пор, пока или какой-либо внешний тормоз не выключит одно из звеньев цепи, или в ней не наступит утомление. Выходные пути от такой цепочки (ответвляющиеся по коллатералам аксонов нервных клеток — участников цепи) во время работы передают равномерный поток импульсов, создающий ту или иную настройку в нервных клетках-мишенях.

Таким образом, самовозбуждающаяся цепочка, пока она работает, как бы «помнит» тот краткий сигнал, который включил в ней циркуляцию (реверберацию) импульсов. Считают, что это возможный механизм (или один из механизмов) краткосрочной памяти.

1.1.9. Рефлексы и рефлекторные дуги

Рефлексом принято называть «машинобразный» ответ организма на какое-либо воздействие, который реализуется в форме последовательного возбуждения цепочки элементов, составляющих так называемую *рефлекторную дугу*. В рефлекторной дуге различают *рецептор (сенсор)*, *афферентный путь*, *центральное звено*, *эфферентный путь*, *эффектор (рабочий орган)*.

Пример рефлекса — отдергивание конечности при нанесении болевого раздражения. Такой ответ можно наблюдать в неосложненной форме у спинальной (декапитированной) лягушки. Рефлекторная дуга этого рефлекса включает рецепторы кожи, чувствительные нейроны (с телами, лежащими в спинальных ганглиях), вставочные нейроны, мотонейроны спинного мозга и иннервируемые ими мышцы-сгибатели (эффекторы).

Рефлекторную дугу для простоты изображают в виде цепочки одиночных элементов или ряда таких параллельных цепочек (рис. 1.34). Памятуя о наличии дивергенции и конвергенции в нервной системе, необходимо заметить, что такая рефлекторная дуга является искусственной, условно выделенной частью нервной системы (нервной сети). Однако это «выделение» целесообразно, так как оно помогает сосредоточить внимание на важнейших компонентах нервного механизма, реализующего данный ответ на внешнее воздействие.

Описано и изучено множество рефлексов у различных животных и человека. Все эти рефлексы по ряду моментов могут быть разделены на группы.

Классификация рефлексов. Возможно деление рефлексов по рецепторам. Различают рефлексы с рецепторов кожи — *кожные*,

¹ От лат. *reverberare* — отражать.

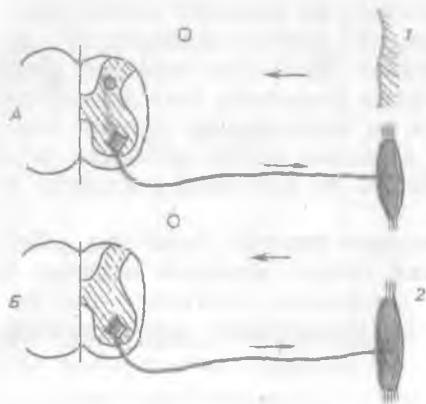


Рис. 1.34. Рефлекторные дуги кожного (А) и мышечного (коленного) (Б) рефлексов млекопитающих. А — трехнейронная, дисинаптическая дуга кожного рефлекса; Б — двухнейронная, моносинаптическая дуга коленного рефлекса:

1 — кожные рецепторы, 2 — мышечные веретена (рецепторы растяжения мышцы, реагирующие на удар по подколенному сухожилию)

сетчатки глаз — зрительные, с улитки — слуховые, с обонятельных рецепторов — обонятельные. Всю эту группу называют *экстероцептивными рефлексам*; рефлексы с рецепторов внутренних органов называют *интероцептивными*; рефлексы с рецепторов мышц, сухожилий и суставов — *проприоцептивными*.

Возможно разделение рефлексов по эффекторам. Различают рефлексы *двигательные* (реализуемые мышцами скелета), *сердечные* (проявляющиеся в изменениях работы мышцы сердца), *сосудистые* (проявляющиеся в изменении тонуса гладких мышц кровеносных сосудов), *секреторные* (реализуемые в развитии или изменении секреции желез) и т. п.

Возможно разделение рефлексов по локализации и характеру их *центрального звена*. Центральное звено — это та часть ЦНС, которая необходима и достаточна для данного рефлекса.

Приведенный выше пример рефлекса с кожи на мышцы сгибателя лапки лягушки реализуется спинным мозгом и называется спинно-мозговым. Он имеет трехнейронную и соответственно дисинаптическую рефлекторную дугу (здесь считают только центральные синапсы). У некоторых рефлексов ствола головного мозга в дуге может быть четыре-пять нейронов (три и четыре центральных синапса соответственно). Все рефлексы, у которых число синапсов в ЦНС больше единицы, называют *полисинаптическими*.

Однако существуют и *моносинаптические рефлексы*, реализуемые двухнейронной рефлекторной дугой. Пример такого рефлекса — спинно-мозговой коленный рефлекс млекопитающих животных и человека. Этот рефлекс возникает при сильном ударе по сухожилию четырехглавой мышцы бедра под коленом. При этом прогибающееся сухожилие производит рывок (растяжение) мышцы, на что мышца отвечает кратким сокращением (быстрое и краткое разгибание колена). Рефлекторная дуга этого рефлекса представлена рецепторами растяжения четырехглавой мышцы (чувствительные нервные окончания мышечных веретен), чувствительным путем — отростками

клеток спинального ганглия, крупными мотонейронами спинного мозга с их аксонами и четырехглавой мышцей (рис. 1.34).

Надо отметить, что рецепторы растяжения, дающие начало этому рефлексу, расположены на так называемых *внутриверетенных (интрафузальных)* мышечных волокнах, причем на их средних, лишенных сократимости, но легко растяжимых частях, содержащих ядра (ядерных сумках). Вместе с тем эти же интрафузальные мышечные волокна на своих концах имеют моторную иннервацию из малых гамма-мотонейронов. Импульсы гамма-мотонейронов могут возбуждать и таким образом приводить в сокращенное состояние полярные зоны интрафузальных мышечных волокон, т. е. напрягать ядерную сумку и делать более чувствительными ее рецепторы. Таким образом, порог возникновения коленного рефлекса и его сила могут регулироваться влияниями из ЦНС через гамма-мотонейроны.

При постоянном растяжении мышцы-разгибателя колена, например под тяжестью тела, стремящейся согнуть колено, описанный рефлекс имеет тонический (т. е. постоянный) характер. При этом сокращение мышцы как бы разгружает рецептор растяжения, «включенный» параллельно, что снижает рефлекс. Но даже небольшое ослабление мышцы сразу же усиливает нагрузку на рецептор и возвращает необходимую силу рефлекса. Таким образом, в этом случае работает как бы *рефлекторное кольцо*: рецептор → ЦНС → эффектор → рецептор → ... Подобные отношения в естественных условиях довольно часты.

«Укороченным» вариантом коленного рефлекса (и других рефлексов растяжения) является так называемый *H-рефлекс мышцы* (аш-рефлекс), возникающий при пороговом одиночном электрическом раздражении ее проприоцептивных афферентных волокон (группа Ia). Так как эти волокна имеют более низкий порог раздражения, чем моторные (альфа), то реакция мышцы в этом случае определяется только моносинаптическим рефлексом, в рефлекторной дуге которого «обойдено» собственно рецепторное звено. Но если сила раздражения увеличивается и раздражение становится эффективным для альфа-моторных волокон, то к H-рефлексу примешивается более быстрый ответ мышцы на раздражение ее моторных нервных волокон. Так как рефлекторная дуга коленного рефлекса начинается и заканчивается в одной и той же мышце, этот рефлекс называют *собственным рефлексом мышцы (миотатическим рефлексом)*.

Все рефлексы, кроме того, разделяются по их биологической значимости: на оборонительные или защитные (пример — отдергивание конечности при болевом раздражении); *пищедобывательные* и *пищеварительные*; *сексуальные*; *родительские* и *исследовательские*. Простейший пример исследовательского (ориентировочного) рефлекса — поворот головы и ушей животного к источнику нового звука.

Наконец, рефлексы разделяются на *врожденные (безусловные)* и *приобретенные (условные)*. Последние возникают в процессе

обучения в результате формирования новых рефлекторных дуг на основе временных связей между нервными клетками (см. гл. 3).

Общие свойства рефлексов. Проведение сигнала по классической рефлекторной дуге, например, защитного кожного или собственного рефлекса мышцы *осуществляется в одну сторону* (от рецептора к центру, а от центра к эффектору), что задается свойствами химических синапсов, хотя и не исключены противоположно направленные сигналы по возвратным коллатералям, а также управляющие импульсы из ЦНС к рецепторам.

На развитие рефлекса затрачивается некоторое время, называемое *латентным периодом рефлекса* или *временем рефлекса*. Время рефлекса ($t_{\text{реф}}$) складывается из ряда моментов: из латентного периода возбуждения рецептора ($t_{\text{рец}}$), времени проведения ПД по афферентному пути ($t_{\text{аф}}$), центрального времени ($t_{\text{ц}}$), времени проведения ПД по эфферентному пути ($t_{\text{эф}}$) и латентного периода ответа эффектора, например мышцы ($t_{\text{м}}$):

$$t_{\text{реф}} = t_{\text{рец}} + t_{\text{аф}} + t_{\text{ц}} + t_{\text{эф}} + t_{\text{м}}$$

В моносинаптических рефлексах типа коленного у человека $t_{\text{реф}}$ измеряется долями секунды, большую часть $t_{\text{реф}}$ здесь составляют $t_{\text{аф}}$, $t_{\text{эф}}$ и $t_{\text{м}}$. В этих рефлексах $t_{\text{ц}}$ не превышает 1,2 мс и в основном создается синаптической задержкой (0,7 мс), так как при одновременной активации массы рецепторов и затем афферентов ВПСП в мотонейронах имеют сверхпороговую величину.

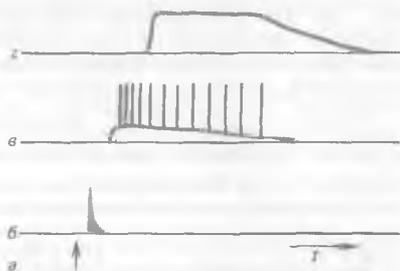
В полисинаптических рефлексах типа защитных при раздражении кожи время рефлекса больше. При умеренных раздражениях оно может измеряться секундами. Однако это замедление ответа определяется не столько числом синапсов в рефлекторной дуге, сколько тем, что при умеренных раздражениях кожи активируется небольшое число рецепторов и их импульсы поначалу вызывают лишь подпороговые ВПСП в соответствующих вставочных нейронах спинного мозга. При этом требуется некоторое время на то, чтобы в результате суммации последовательных ВПСП здесь был достигнут порог генерации ПД.

Следует иметь в виду, что при одиночном раздражении одного рецептора кожи или мышцы и соответственно одного афферентного нейрона спинно-мозговой рефлекс, как правило, отсутствует. Известно, что синапс от одного афферентного волокна Ia (унитарный афферентный вход) на спинно-мозговом мотонейроне у позвоночных имеет низкий квантовый состав и, значит, ВПСП при этом является подпороговым.

Таким образом, для реализации спинно-мозгового рефлекса необходимы либо одновременное раздражение многих рецепторов, обеспечивающее пространственную суммацию ВПСП от конвергирующих входов (как при коленном рефлексе), либо, если раздражаемая группа рецепторов мала, длительное раздражение, обеспечивающее

Рис. 1.35. Последствие спинно-мозгового рефлекса и один из механизмов этого феномена:

а — внешний стимул, например электрический удар по рецепторам кожи (указан стрелкой), б — синхронный одиночный залп афферентных импульсов, в — типичный ответ интернейронов (длительный ВПСП, серия ПД), порождающий соответствующую реакцию мотонейронов, г — механический ответ мышцы с последствием



суммацию последовательных ВПСП (как в случае рефлекса с рецептора кожи).

При этом важно следующее правило: при равных афферентных входах (потоках возбуждающих сенсорных сигналов) возбудимость у мелких мотонейронов выше, чем у крупных. Это объясняется тем, что чем мельче мотонейрон, тем выше его входное сопротивление электрическому току и тем больше амплитуда ВПСП, порождаемого током активируемых постсинаптических рецепторов. По той же причине при постепенном усилении афферентного потока активируются сначала мелкие, а затем крупные мотонейроны. Тормозные входы, наоборот, более эффективны в крупных мотонейронах, так как их относительно слабые ВПСП легче шунтируются активным тормозным входом.

В высших отделах мозга, связанных с формированием ощущения, даже единичные активации одиночных кожных рецепторов, не вызывающие спинальных рефлексов, могут быть восприняты. Это объясняется, видимо, тем, что у восходящих коллатералей сенсорных нейронов терминали имеют более высокий квантовый состав передачи, а вставочные нейроны восходящих путей мелки, обнаруживают большой и длительный ВПСП, который порождает не одиночный ПД, а целую серию ПД, направляемых в высшие инстанции.

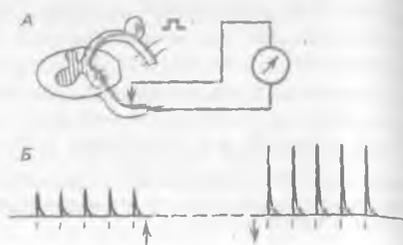
При усилении раздражения рецепторов кожи время защитного сгибательного рефлекса укорачивается. Это происходит из-за роста частоты сигналов (последовательной суммации) и увеличения числа активных рецепторов (пространственной суммации в центрах).

В случае условных рефлексов, реализуемых с участием высших центров, их время может быть удлинено (и сильно!) за счет срабатывания специального тормозного механизма в центрах (см. разд. 3.14.4).

В центральной части рефлекторной дуги ритм входных (афферентных) сигналов, как правило, трансформируется в иной ритм выходных сигналов. Это связано и с феноменами *последовательной суммации ПСП*, и с другими причинами, например с явлениями возвратного торможения мотонейронов через клетки Реншоу у позвоночных.

Рис. 1.36. Постактивационная (посттетаническая) потенцияция в моносинаптической дуге спинного мозга позвоночного. А — схема опыта; Б — рефлекторные синхронные разряды мотонейронов (составные ПД переднего корешка) в ответ на редкие раздражения заднего корешка

Амплитуда этого ПД пропорциональна числу активированных мотонейронов. После частого раздражения — тетанизации (начало и конец обозначены стрелками) — амплитуда ответов на продолжающиеся редкие раздражения значительное время резко повышена



Сила рефлекторного ответа в конечном счете определяется числом *активированных эффекторных нейронов* (например, мотонейронов) и частотой их сигналов.

Сила рефлекса, как правило, растет с усилением раздражения рецепторов. Пределом этого роста является вовлечение в ответ всех мотонейронов в максимальном ритме, хотя предел обычно не достигается в связи с подключением других рецепторов (болевых) и возникновением тормозных влияний.

Полисинаптическим рефлексам свойственно *последствие* (рис. 1.35), т. е. продолжение ответа некоторое время после того, как внешнее раздражение прекращено. Последствие не связано с продолжающейся импульсацией рецепторов, так как оно возникает и при кратком электрическом раздражении центральных концов перерезанных афферентных волокон.

В основе последствия полисинаптического рефлекса лежат следующие *причины*: большая длительность ВПСП вставочных нейронов, порождающих не одиночный ПД, а их серию, которая растягивается на десятки и сотни миллисекунд, и дисперсия во времени сигналов, проходящих по параллельным цепочкам нейронов разной сложности и с разными скоростями срабатывания.

В случае очень длительных последствий у рефлексов высшего порядка, например у ориентировочных рефлексов на звуки с задержкой животного в позе прислушивания на секунды и минуты, можно в качестве причины такого последствия предполагать и *циркуляцию импульсов* в замкнутых нейронных цепях. У моносинаптических рефлексов последствия, как правило, нет. Это определяется и свойствами мотонейронов, и наличием их возвратного торможения.

Многие рефлекторные центры обладают свойством *постактивационной потенциации*, т. е. усиления ответов на одиночные тестирующие сенсорные сигналы в течение некоторого времени после окончания ритмической активности.

Этот феномен выявляется и в моносинаптической дуге коленного рефлекса у млекопитающих, особенно после длительного «отдыха» системы (рис. 1.36). Причина этой постактивационной (или, что то

же, посттетанической) потенциации, длящейся несколько минут, лежит в синаптическом облегчении, видимо, отражающем накопленные остаточного Ca^{2+} в пресинаптических терминалях при ритмической активности. Гораздо более длительная постактивационная потенциация наблюдается в синапсах гиппокампа, где она, видимо, имеет более сложный механизм (см. разд. 3.8.1).

В центрах рефлексов может наблюдаться феномен габитуации — ослабления реакции, «привыкания» к раздражителю. Это может быть связано с уже рассмотренной выше синаптической депрессией.

В заключение необходимо указать что *центральным звеньям рефлекторных дуг, как правило, свойственна меньшая надежность функции, чем нервным проводникам.* Рефлекторные центры более, нежели проводники, страдают от действия различных неблагоприятных факторов, в частности гипоксии и многих фармакологических агентов, например наркотиков. Особенно ранимы в этом отношении центры полисинаптических рефлексов. Это определяется свойствами синаптических аппаратов вставочных нейронов.

У высших млекопитающих (в том числе человека) ЦНС использует около 2 % всего потребляемого организмом O_2 . Прекращение подачи O_2 в мозг (при остановке кровотока и других расстройствах) даже на 10 с приводит у человека к потере сознания, а 8—12-минутная глубокая гипоксия (нехватка O_2) вызывает гибель многих нейронов мозга.

Особая химическая «ранимость» клеток мозга объясняет существование специального защитного барьера между кровью и межклеточной жидкостью мозга — *гемато-энцефалического барьера.*

Этот барьер, сформированный главным образом относительно малопроницаемой стенкой мозговых капилляров, пропускает воду, ионы, глюкозу и аминокислоты, задерживая многие физиологически активные вещества. Однако в нем существуют «окна», через которые соответствующие клетки мозга — хеморецепторы — получают прямую информацию о наличии в крови гормонов и других не проникающих через барьер веществ.

У беспозвоночных нервные ганглии также снабжены оболочками, выполняющими барьерные функции.

1.1.10. Элементы эволюции нервной системы

Предполагают, что исходной формой нервной системы всех животных была *диффузная*. Из этой формы в ходе эволюции вторичноротых сформировалась «спинная» *трубчатая нервная система* — спинной и головной мозг, а в ходе эволюции первичноротых, например, насекомых, — *узловая* — брюшная нервная цепочка с окологлоточными ганглиями (головным мозгом этих животных).

Основными направлениями эволюционного развития всех нервных систем, видимо, были *централизация элементов, цефализация* (развитие головного мозга, головных ганглиев) и общее увеличение числа нейронов и их синаптических связей.

По-видимому, параллельно с такой эволюцией структуры нервной системы шла дифференциация самих нервных элементов — формирование униполярных и мультиполярных нейронов из «недифференцированных» веретенообразных нервных клеток (сформировавшихся ранее из миоэпителиальных элементов).

Важное направление в эволюции нервных элементов — *миелинизация нервных волокон* у позвоночных и формирование *гигантских нервных проводников* у некоторых беспозвоночных (например, головоногих моллюсков). Эти изменения (особенно миелинизация) существенно повысили скорость нервной сигнализации. Вместе с тем молекулярные механизмы нервной системы — ионные каналы, медиаторы и их рецепторы, — как сейчас считают, были сформированы на каких-то более ранних стадиях филогенеза (возможно, на «донервных» стадиях), так как они практически не различаются у животных разного уровня развития.

В онтогенезе у позвоночных их нервная система развивается из *эктодермы* (из дорсальной мозговой пластинки, формирующей далее нервную трубку). В онтогенезе у беспозвоночных нервная система развивается из *эктодермы* и *энтодермы*. Клетки-предшественники нейронов называются *нейробластами*. Их созревание связано с ростом отростков и установлением синаптических связей. При этом отростки находят соответствующие мишени путем хемотаксиса с помощью специальных вытянутых глиальных клеток, играющих роль направляющих структур.

Клетки-предшественники глии (глионов) называются *спонгиобластами*. Сформированные (зрелые) нейроны утрачивают способность к размножению; у большинства же глионов, напротив, эта способность остается. В нервной системе стареющих животных и человека наблюдаются как гибель части нейронов, так и усиленное размножение глиальных элементов. Однако неясно, является ли это нарушение нейроглиального соотношения компенсаторным процессом или вариантом патологии.

1.2. Общая физиология мышц

Мышцы у всех высших животных являются важнейшими исполнительными (рабочими) органами — *эффекторами*. У позвоночных различают поперечно-полосатые и гладкие мышцы.

Поперечно-полосатые мышцы формируют двигательные аппараты скелета, глазодвигательный, жевательный и некоторые другие важные двигательные аппараты. К поперечно-полосатым относится и мышца сердца. Поперечно-полосатые мышцы человека и позвоночных животных (за исключением сердечной) полностью контролируются ЦНС, они лишены автоматизма, т. е. не способны работать без «приказа» из ЦНС. Их называют *произвольной мускулатурой*, имея в виду их подчинение воле у человека.

Гладкие мышцы позвоночных обслуживают внутренние органы. Они слабо контролируются ЦНС, обладают *автоматизмом* и соб-

ственной *штрамуральной*, или *метасимпатической*, нервной сетью, в значительной степени обеспечивающей их самоуправление. Гладкую мускулатуру (а также мышцу сердца) иногда называют *непроизвольной*, имея в виду ее неподчинение волевому контролю у человека.

У беспозвоночных животных также имеются поперечно-полосатые и гладкие мышцы, но их свойства и отношения с ЦНС несколько иные.

Здесь более подробно будут рассмотрены свойства поперечно-полосатых мышц скелета позвоночных, как наиболее изученного объекта; менее подробно — свойства сердечной и гладких мышц позвоночных, а также некоторых типов мышц беспозвоночных животных. Подробное описание последних проводится в специальных курсах сравнительной физиологии для университетов¹.

1.2.1. Структура и иннервация поперечно-полосатых мышц позвоночных

Поперечно-полосатые мышцы скелета позвоночных состоят из множества отдельных мышечных волокон, которые расположены в общем соединительно-тканном футляре и крепятся к сухожилиям, связанным со скелетом. В некоторых мышцах все волокна параллельны длинной оси мышцы — *параллельно-волокнистый тип*. В других мышцах они расположены косо, прикрепляясь с одной стороны к центральному сухожильному тяжу, а с другой — к наружному сухожильному футляру. Такое строение на продольном срезе напоминает перо птицы — *перистый тип* (рис. 1.37).

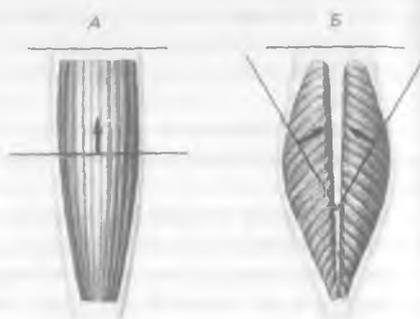
Сила мышцы при прочих равных условиях пропорциональна числу волокон, иначе площади так называемого *физиологического поперечного сечения мышцы*, т. е. площади поверхности, пересекающей все действующие мышечные волокна (конечно, с учетом снижения тяги при «косом» приложении силы). Каждое волокно скелетной мышцы — это тонкое (диаметром от 10 до 100 мкм), вытянутое на значительную длину (до 2—3 см) многоядерное образование — *симпласт*, — возникающее в раннем онтогенезе из слияния клеток-миобластов.

Основной особенностью мышечного волокна является наличие в его протоплазме (саркоплазме) массы тонких (диаметром порядка 1 мкм) нитей — *миофибрилл*, расположенных вдоль длинной оси волокна. Миофибриллы состоят из чередующихся светлых и темных участков — *дисков*, причем в массе соседних миофибрилл у поперечно-полосатых волокон одноименные диски расположены на одном уровне (поперечном сечении). Последнее придает регулярную поперечную исчерченность (полосатость) всему мышечному волокну.

¹ См.: Физиология человека и животных /Под ред. А. Б. Когана. М., 1984. Т. 1, 2.

Рис. 1.37. Архитектура параллельно-волокнистой (А) и перистой (Б) мышцы:

А — направление тяги волокон совпадает с длинной осью мышцы; Б — волокна идут под острым углом к длиннику мышцы



Комплекс из одного темного и двух прилежащих к нему половин светлых дисков, ограниченный тонкими Z-линиями (рис. 1.38), называют *саркомером*. Миофибриллы, точнее — их саркомеры, — это *сократительный аппарат*, мотор мышечного волокна.

Мембрана мышечного волокна — *плазмалемма* — сходна с нервной мембраной. Ее особенность состоит лишь в том, что она дает регулярные Т-образные впячивания (трубки диаметром 50 нм) приблизительно на границах саркомеров (у лягушек — на уровне Z-линии, у млекопитающих — на уровне границы А- и I-дисков). Впячивания плазмалеммы увеличивают ее площадь, а значит, и общую электрическую емкость (C_m).

Внутри мышечного волокна между пучками миофибрилл параллельно плазмалемме располагаются системы трубочек так называемого *саркоплазматического ретикулума*. Каждая такая система трубочек — это разветвленная; но замкнутая система, тесно прилегающая к миофибриллам и примыкающая своими слепыми концами (концевыми цистернами) к Т-образным впячиваниям плазмалеммы (Т-системе).

Т-система и саркоплазматический ретикулум — это аппараты, обеспечивающие передачу сигналов (возбуждения) с плазмалеммы на сократительный аппарат миофибрилл.

Иннервация поперечно-полосатых мышечных волокон позвоночных осуществляется из мотонейронов спинного мозга или мозгового ствола. Один мотонейрон коллатеральными своего аксона иннервирует несколько мышечных волокон.

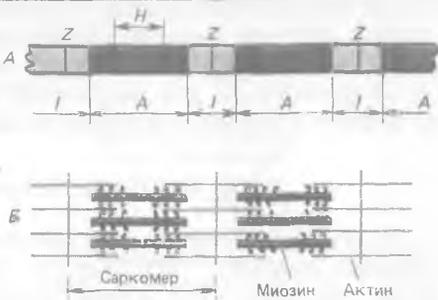
Комплекс, включающий один мотонейрон и иннервируемые им мышечные волокна, называют *двигательной* или *нейромоторной единицей* (ДЕ или НМЕ).

Среднее число мышечных волокон, иннервируемых одним мотонейроном, характеризует среднюю величину ДЕ мышцы. Обратная ей величина называется *плотностью иннервации*.

Плотность иннервации велика (ДЕ мала) в мышцах, приспособленных для «тонких» движений (мышцы пальцев, языка, наружные мышцы глаз). Наоборот, в мышцах, осуществляющих «грубые» дви-

Рис. 138. Строение саркомеров (поперечно-полосатая мышца позвоночного). А — вид фрагмента миофибриллы с анизотропными (А) и изотропными, светлыми (I) дисками, Z-полосами и H-зоной; В — расположение тонких (актиновых) и толстых (миозиновых) нитей, формирующих структуры саркомеров

Видны головки миозиновых молекул, формирующие мостики между миозиновыми и актиновыми нитями



жения (например, мышцах туловища), плотность иннервации мала (ДЕ велики).

Различают одиночный и множественный типы иннервации мышечных волокон. Чаще встречается одиночный тип иннервации, осуществляемый более или менее компактными моторными окончаниями (синапсами в виде кустика или «подшвы»). Обычно они формируются аксонами крупных мотонейронов. Мышечные волокна, имеющие такую моторную иннервацию, в ответ на нервные импульсы генерируют ПД, распространяющиеся по волокну. Их часто называют фазными и быстрыми, так как они производят быстрые сокращения.

Множественный тип иннервации волокон представлен в скелетной мускулатуре амфибий, а также во внешних глазных мышцах млекопитающих, где имеются также и одиночно иннервированные волокна. На каждом мышечном волокне при множественной иннервации располагается много моторных синапсов от одного или нескольких малых мотонейронов. Такие мышечные волокна (по функции *тонические*) реагируют на нервные импульсы только локальными постсинаптическими потенциалами (ПСП) — деполяризациями. Потенциалы действия в них не генерируются из-за отсутствия в их мембране потенциалозависимых Na^+ -каналов. Вместе с тем у этих волокон очень велико входное сопротивление, что обеспечивает и большую величину ВПСП, и электротоническое распространение деполяризации из синаптических районов по всему волокну, необходимое для повсеместного запуска сократительного акта. Сократительный акт здесь более медленный, чем в волокнах с одиночной иннервацией, поэтому такие волокна часто называют *медленными*.

Нервное волокно реагирует на раздражение по правилу «все или ничего», т. е. отвечает на все надпороговые раздражения стандартным ПД и не отвечает потенциалом действия на подпороговые раздражения. В силу этого обстоятельства и любая нейромоторная единица реагирует на раздражение одного ее нейроаксона по правилу «все или ничего», т. е. отвечает стандартной электрической реакцией (ПД фазных мышечных волокон, ПСП медленных тонических мышечных волокон) и стандартным сокращением на сверхпороговые раздражения и не отвечает на подпороговые стимулы. Но электри-

ческое раздражение нервного ствола (иннервирующего мышцу) или самой скелетной мышцы в зависимости от силы стимулов вызывает мышечные реакции разной силы, что связано с разным количеством активируемых ДЕ или мышечных волокон. Более сильные стимулы активируют большее количество ДЕ (или мышечных волокон).

1.2.2. Механизм мышечного возбуждения

В поперечно-полосатых волокнах скелетных мышц, как и в нервных волокнах, МПП $\sim E_K$. Но так как R_{Cl} здесь примерно равна R_K , концентрационные градиенты K^+ и Cl^- выравниваются так, что

$$MPP = E_K = 58 \lg \frac{[K^+]_{нар}}{[K^+]_{вн}} \quad E_{Cl} = 58 \lg \frac{[Cl^-]_{вн}}{[Cl^-]_{нар}}$$

Эта ситуация соответствует *равновесию Доннана*. В такой системе с двумя потенциалообразующими ионами изменение градиента для одного из них не приводит к ожидаемому изменению МПП до тех пор, пока не произойдет соответствующего изменения градиента у другого иона. Например, рост концентрации $K^+_{нар}$ не снижает МПП до ожидаемого значения, пока градиент Cl^- не упадет за счет его вхождения в волокно.

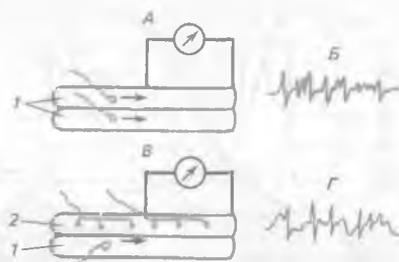
Ионный механизм ПД в фазных мышечных волокнах аналогичен тому, который описан для нервного волокна. Развитие ПД связано с входящим натриевым током, реполяризация — с выходящим калиевым током.

Однако силы токов здесь существенно больше, что соответствует большей величине C_m , разряжаемой и заряжаемой в процессе развития и компенсации ПД. Большой длительности ПД у фазных волокон соответствует и большая продолжительность рефрактерных фаз (меньшая, чем у нервных волокон лабильность). Заметим, что у «тонических волокон», лишенных способности генерировать ПД, нет электровозбудимости. Что касается их ПСП, то они при малых интервалах между вызывающими их нервными импульсами не исчезают, а суммируются.

Суммарная электрическая активность у скелетных мышц позвоночных формируется из электрических сигналов волокон этих мышц. В мышцах, состоящих из одиночно иннервированных (фазных) волокон (например, в портняжной мышце лягушки, в большинстве скелетных мышц млекопитающих), в электромиограмме (ЭМГ), снимаемой биполярно с помощью вкальвываемых игольчатых электродов или электродов, накладываемых на кожу над мышцей, преобладают быстрые колебания двухфазной, реже многофазной формы. В покое у человека двигательные единицы (ДЕ, т. е. группы волокон, иннервируемых одним мотонейроном) работают в редком ритме, но совершенно асинхронно. Поэтому колебания в ЭМГ слабы, но относительно часты. Если, как это бывает при больших мышечных

Рис. 1.39. Суммарные электромиограммы фазной (Б) и фазно-тонической (Г) мышц; А, В — схемы регистрации электромиограмм:

1 — фазное волокно, 2 — тоническое волокно; объяснение см. в тексте



усилиях, активность единиц учащается, но при этом синхронизируется, то суммарная частота колебаний в ЭМГ может существенно и не измениться (≈ 50 колебаний/с) или даже упасть, но амплитуда их возрастает. Этот рост амплитуды волн ЭМГ имеет те же причины, что и рост амплитуды составного ПД нерва при увеличении числа синхронно активных волокон (см. разд. 1.1.4). Регистрацию и анализ ЭМГ человека широко используют в физиологии труда и спорта, а также в невропатологии.

Помимо суммарных накожных отведений применяют отведения ПД отдельных ДЕ с помощью вкальваемого «концентрического» электрода (проволочка в игле для инъекций). Сигналы ДЕ при этом имеют форму двух- или трехфазных колебаний стандартной амплитуды.

В тонических волокнах скелетных мышц амфибий и глазодвигательных мышц млекопитающих, имеющих полисинаптическую иннервацию, как уже отмечалось, ПКП (иначе ПСП) не порождают ПД. В суммарной ЭМГ мышцы, содержащей значительный процент тонических волокон, наблюдаются относительно медленные волны однофазной формы (той или иной амплитуды и полярности), следующие в разных ритмах, которые порождаются ПСП многочисленных синапсов (рис. 1.39).

1.2.3. Передача сигнала с плазмалеммы на сократительный аппарат миофибрилл

Сократительный аппарат скелетно-мышечного волокна приводится в активное состояние ионами Ca^{2+}

Искусственное введение Ca^{2+} в волокно тоже вызывает его сокращение. В покое концентрация ионов Ca^{2+} в миоплазме весьма низка (10^{-8} моль/л), она значительно ниже порога для запуска сокращения (10^{-6} моль/л). В неповрежденное мышечное волокно этого типа даже при возбуждении внешний Ca^{2+} входит в очень небольших количествах. Поэтому запуск сокращения здесь осуществляется за счет выброса Ca^{2+} из его внутриклеточного депо — саркоплазматического ретикулума. Концентрация Ca^{2+} в нем достигает 10^{-4} моль/л.

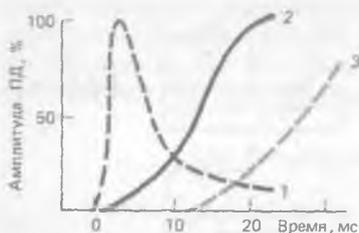


Рис. 1.40. Соотношение во времени потенциала действия мышцы (1), роста концентрации Ca^{2+} в саркоплазме (2) и сокращения (3) на примере портяжной мышцы лягушки (при $0^{\circ}C$)

Концентрацию Ca^{2+} определяли с помощью экворина

То, что при возбуждении мышечных волокон в их миоплазме резко возрастает концентрация Ca^{2+} , демонстрируют опыты с экворинном (белком светящихся медуз, реагирующим на Ca^{2+} свечением). Если экворин введен в миоплазму волокна, то при каждом возбуждении (сокращении) регистрируется вспышка свечения (рис. 1.40). Выброс Ca^{2+} из саркоплазматического ретикулаума в миоплазму, а за ним и длительное сокращение (контрактура) могут быть спровоцированы некоторыми фармакологическими агентами, например кофеином.

Проницаемость мембраны саркоплазматического ретикулаума для Ca^{2+} в покое мала, а утечка Ca^{2+} компенсируется постоянной работой кальциевого насоса саркоплазматического ретикулаума и, по-видимому, задерживается электрической поляризацией его мембраны. Выход Ca^{2+} по концентрационному градиенту осуществляется при активации мембраны ретикулаума, открытии в ней Ca -каналов. Активация мембраны ретикулаума происходит при распространении ПД внешней мышечной мембраны на поперечные трубочки.

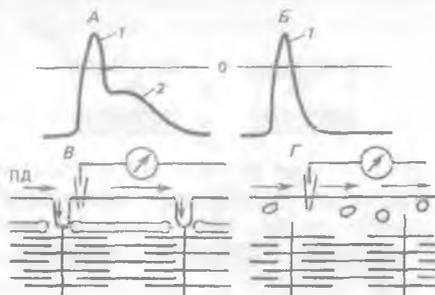
Потенциал действия поперечной трубочки (Т-системы), как полагают, действует петлей своего тока на мембрану саркоплазматического ретикулаума через электрический синапс, формируемый Т-системой и концевой цистерной ретикулаума (рис. 1.40). Локальное электрическое раздражение Т-системы приводит к сокращению, локализованному в прилежащих саркомерах.

Таким образом, запуск сократительного акта производится следующей цепочкой процессов: ПД_м → ПД_{Т-системы} → активация мембраны саркоплазматического ретикулаума → выход Ca^{2+} в миоплазму → сокращение.

В мышцах, лишенных ПД_м, активация саркоплазматического ретикулаума осуществляется петлей тока ПСП. После сокращения ионы Ca^{2+} быстро всасываются в ретикулум и наступают расслабление, покой и вместе с тем готовность механизмов к новой реакции.

Потенциал действия Т-системы мышечного волокна регистрируется внутриклеточным микроэлектродом как дополнительный низкий и растянутый во времени пик, расположенный сразу вслед за пиком ПД_м (рис. 1.41). Функциональная мембранно-миофибриллярная (иначе электромеханическая) связь может быть нарушена. В частности, она нарушается при обработке мышцы гипертоническими растворами глицерина (400—800 ммоль/л) с последующей отмывкой нормальным раствором Рингера. В этой ситуации в связи с процессом

Рис. 1.41. Потенциалы действия наружной мембраны мышечного волокна (1) и мембраны его поперечных трубочек (2). А — в норме; Б — ПД мембраны и отсутствие ПД трубочек после разрушения последних; В, Г — соответствующие схемы регистрации



вакуолизации Т-системы ликвидируются. При этом ПД_м полностью сохраняются, но исчезают ПД_т-системы и сократительные реакции в ответ на ПД поверхностной мембраны.

1.2.4. Структура саркомера и механизм сокращения мышечного волокна

Саркомер (повторяющийся сегмент миофибриллы) состоит из двух половин светлого, оптически изотропного диска (*I*) и одного темного, анизотропного (*H*) диска (см. рис. 1.38). Электронно-микроскопический и биохимический анализ показывает, что у позвоночных темный диск сформирован параллельным пучком толстых (диаметром порядка 10 нм) миозиновых нитей, имеющих длину около 1,6 мкм. Молекулярная масса белка *миозина* составляет 500 000 дальтон. На нитях миозина расположены выступы — головки миозиновых молекул длиной 20 нм. В светлых дисках имеются тонкие нити (диаметром 5 нм, длиной 1 мкм), построенные из белка *актина* (молекулярная масса 42 000 дальтон), а также *тропомиозина* и *тропонина*. В районе *Z*-линии, разграничивающей соседние саркомеры, пучок тонких нитей скреплен *Z*-мембраной.

Соотношение тонких и толстых нитей в саркомере составляет 2:1. Миозиновые и актиновые нити саркомера расположены так, что тонкие нити могут свободно входить между толстыми, т. е. «задвигаться» в *I*-диск, что и происходит при сокращении мышцы. В силу этого длина светлой части саркомера — *I*-диска — может быть разной: при пассивном растяжении мышцы она увеличивается до максимума, при сокращении может уменьшаться до нуля.

Механизм сокращения состоит в перемещении (протягивании) тонких нитей вдоль толстых к центру саркомера за счет «гребных» движений головок миозина, периодически прикрепляющихся к тонким нитям, т. е. за счет поперечных *актомиозиновых мостиков*.

При исследовании движения мостиков методом дифракции рентгеновских лучей показано, что амплитуда этих движений составляет 20 нм, а частота — 5—50 колебаний/с. Каждый мостик то прикрепляется и тянет нить, то открепляется и «ждет» условий для нового прикрепления. Но огромное множество мостиков работает «вразнобой» и поэтому их общая тяга оказывается равномерной во

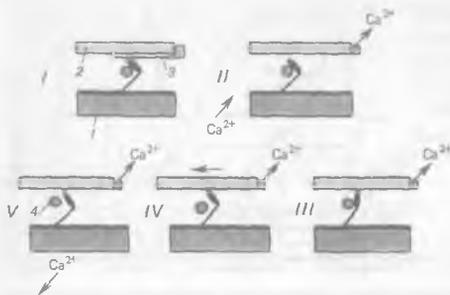


Рис. 1.42. Работа головки миозина (актомиозинового мостика):

I — в покое головка миозина (1) фосфорилирована (2) но ее взаимодействие с актином (3) запрещено тропонин-тропомиозиновым комплексом; II — при возбуждении волокна и росте концентрации кальция в миоплазме последний связывается с тропонином. Тропонин «отводит» тропомиозин в сторону, разрешая взаимодействие фосфорилированного миозина с актином; III—IV — при взаимодействии фосфорилированного миозина с актином головка миозина «нагибается», перемещая нить актина; при этом тратится энергия и фосфорилированный миозин распадается на миозин, АДФ и фосфат (не показано); V — при наличии свободного АТФ в среде головка миозина отрывается от актина; далее происходит фосфорилирование миозина и его блокировка системой тропонин-тропомиозина из-за ухода Ca^{2+} в саркоплазматический ретикулум

времени. Разнообразные исследования привели к следующему представлению о механизме циклической работы миозинового мостика.

В покое мостик заряжен энергией (миозин фосфорилирован), но он не может соединиться с нитью актина, ибо между ними вклинена система из нити тропомиозина и глобулы тропонина (рис. 1.42).

При активации мышечного волокна и появлении в миоплазме ионов Ca^{2+} (в присутствии АТФ) тропонин изменяет свою конформацию и отодвигает нить тропомиозина, открывая для миозиновой головки возможность соединения с актином. Соединение головки фосфорилированного миозина с актином приводит к резкому изменению конформации мостика (его «сгибанию») и перемещению нити актина на один шаг (20 нм) с последующим разрывом мостика. Энергию на этот акт дает распад макроэргической фосфатной связи, включенной в фосфорилактомиозин.

После этого в силу падения локальной концентрации Ca^{2+} и отсоединения его от тропонина тропомиозин снова блокирует актин, а миозин снова фосфорилируется за счет АТФ. Последний не только заряжает систему для дальнейшей работы, но и способствует временному разобщению нитей, т. е. пластифицирует мышцу, делает ее способной растягиваться под влиянием внешних сил. Полагают, что на одно рабочее движение одного мостика тратится одна молекула АТФ, причем роль АТФазы играет актомиозин (в присутствии ионов Mg^{2+} и Ca^{2+}). Всего при одиночном сокращении тратится 0,3 мкМ АТФ на 1 г мышцы.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что АТФ играет в мышечной работе двоякую роль: фосфорилируя миозин, он обеспечивает энергией сокращение, но, находясь в свободном состоянии, он обеспечивает и расслабление мышцы (ее пластификацию). При исчезновении АТФ из миоплазмы развивается непрерывное сокращение — *контрактура*.

Все эти феномены могут быть продемонстрированы и на изолированных актомиозиновых комплексах-нитех. Такие нити без АТФ

твердеют (ригор), при добавлении АТФ — расслабляются, а при добавлении еще и Ca^{2+} производят обратимое сокращение, аналогичное нормальному.

1.2.5. Механика мышцы

Различают два режима сократительной деятельности мышц: *изотонический* (когда мышца укорачивается при неизменном внутреннем напряжении, что, например, бывает при небольшой величине поднимаемого груза) и *изометрический* (при этом режиме мышца не укорачивается, а лишь развивает внутреннее напряжение, что бывает при ее закреплении с обоих концов и при нагрузке неподъемным грузом). Кроме того, различают два основных вида мышечных сокращений: одиночные и тетанические.

Одиночные сокращения (или напряжения) возникают при действии на мышцу одиночного нервного импульса или краткого толчка тока.

При этом в миоплазме мышцы происходит кратковременный подъем концентрации Ca^{2+} вн, сопровождаемый кратковременной работой — тягой мостиков, сменяющейся снова покоем. В изометрическом режиме одиночное напряжение начинается через 2 мс после пика ПДм, причем напряжению предшествует краткое и незначительное так называемое *латентное расслабление*, создаваемое выходом Ca^{2+} из саркоплазматического ретикулума, что приводит к потере ретикулумом тургора. В портняжной мышце лягушки одиночное напряжение достигает максимума за 0,15—0,20 с и далее спадает экспоненциально за 0,7—0,8 с. В изотоническом режиме одиночное сокращение портняжной мышцы лягушки имеет фазу подъема 0,05 с и фазу спада 0,05 с. Мышца укорачивается на 5—10 % длины покоя.

Тетанус возникает при ритмической стимуляции мышцы с частотой более 10 имп/с. При этом происходит слияние и наложение (суперпозиция) одиночных сокращений (напряжений).

Общая величина укорочения (и напряжения) при этом растет и тем больше, чем чаще нервная активация. Это продолжается до известных пределов, так как при чрезмерной частоте нервных импульсов развивается частичный блок в синапсе, так называемый *пессимум* (по Н. Е. Введенскому). Укорочение мышцы в состоянии оптимального тетануса составляет 20 %. Напряжение оптимального изометрического тетануса 50 Н/см², что превосходит напряжение одиночного рывка.

Суперпозиция одиночных сокращений и рост напряжения при тетанусе отчасти объясняются накоплением Ca^{2+} в миоплазме. Однако в мышце лягушки при частоте стимуляции 10 имп/с накопления Ca^{2+} в миоплазме еще нет (рис. 1.43), а явная суперпозиция одиночных напряжений наблюдается. Можно полагать, что в этом случае суперпозиция одиночных напряжений связана с использованием механической инерции в системе, для преодоления которой одного краткого рывка недостаточно. Видимо, напряжение, развиваемое в сухожилии, запаздывает по отношению к усилию, создаваемому сократительным механизмом.

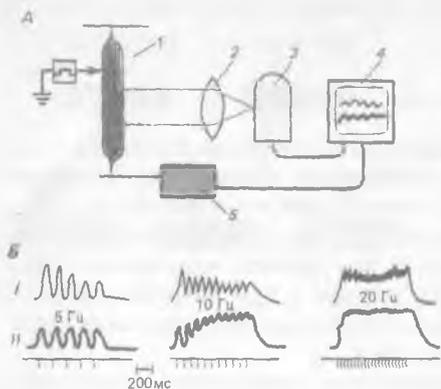


Рис. 1.43. Соотношение изометрических сокращений мышцы и изменений концентрации Ca^{2+} в миоплазме. А — схема одновременной регистрации концентрации Ca^{2+} в миоплазме по свечению введенного в нее экворина и сокращений мышечного волокна; Б — записи изменения концентрации Ca^{2+} (I) и мышечных сокращений (II) при разных частотах стимуляции:

1 — мышечное волокно, в которое введен экворин,
 2 — линза, 3 — фотоумножитель, 4 — осциллограф,
 5 — регистратор силы

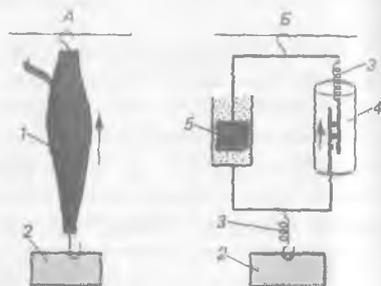


Рис. 1.44. Соотношение сократительного, эластического и вязкого компонентов мышцы. А — мышца (1) с грузом (2); Б — эквивалентная схема мышцы:

3 — эластический элемент (сухожилие и т. п.), 4 — сократительный элемент (система мостиков, тянущих нити), 5 — вязкий элемент

Работа сократительного механизма (актомиозиновых мостиков) в разных условиях. Сократительный аппарат миофибрилл подключен последовательно к эластическому элементу (сухожилию) и, кроме того, имеет параллельно включенный пластический вязкостный элемент (рис. 1.44). У покоящейся мышцы вязкость мала, а у возбужденной велика (зацепление мостиков).

В изометрическом режиме активности работа мостиков приводит лишь к растяжению и напряжению эластического элемента. Эта работа может быть изображена как ритмическое микроперемещение тонких нитей мостиками к центру саркомера, каждый раз сопровождаемое возвратом в исходное состояние за счет эластической силы. Общая сила мышцы F_M при этом пропорциональна силе элементарного рывка (мостика) F_3 и числу работающих мостиков N при постоянной средней частоте их срабатывания: $F_M = F_3 N$. Зависимость F_M от числа работающих мостиков демонстрируется в опыте с оценкой F_M изометрических напряжений при разной исходной длине мышцы (саркомеров) l . Оказывается, что если мышца перерастянута так, что тонкие и толстые нити ее саркомеров не перекрываются, то $F_M = 0$. По мере приближения к натуральной длине покоя l_0 , при которой все головки миозиновых нитей могут контактировать с актиновыми нитями, F_M растет до максимума. Но при дальнейшем уменьшении l ввиду «заползания» тонких нитей в соседние саркомеры и уменьшения возможной амплитуды их



Рис. 1.45. Зависимость силы F максимального изометрического тетануса волокна от заданной длины l саркомера (А) и объяснение этой зависимости разным количеством актомиозиновых мостиков, формирующихся при различной степени растяжения волокна и соответственно перекрытия толстых и тонких нитей (Б)

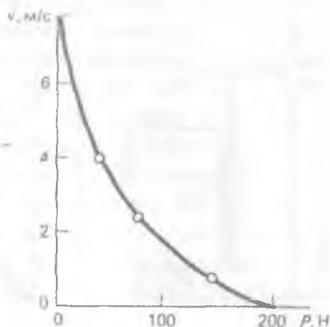


Рис. 1.46. Соотношение между нагрузкой P и скоростью v укорочения мышцы (для руки человека)

При данной мощности мышцы чем тяжелее поднимаемый груз, тем ниже скорость его подъема, т. е. укорочения мышцы (объяснение см. в тексте)

перемещения, а значит, и снижения растяжения эластического элемента внешняя F_M падает снова (рис. 1.45).

Внешняя механическая работа мышцы (А) возможна только в изотоническом режиме с грузом при условии, что вес груза $P < F_M$. В этом случае сократительный аппарат сначала растягивает и напрягает эластический элемент — сухожилие, а затем поднимает подвешенный к нему груз P .

При подъеме разных грузов на одну и ту же высоту от подпорки до упора, например в условиях тетанической активации мышцы, чем больше груз, тем он медленнее поднимается (рис. 1.46), т. е. тем большее время тратится на эту работу. При постоянных средней частоте работы мостиков, F_3 и N это означает, естественно, и большую трату энергии, что соответствует и большей внешней механической работе. Внешняя механическая работа мышцы по подъему груза P на высоту h , как уже отмечалось, исчисляется по формуле

$$A = Ph = P\Delta l,$$

где Δl — укорочение мышцы. Заметим, что при $P = 0$ $A = 0$ и что при $P \geq P_0$, т. е. при неподвижности груза, A тоже равна нулю. Внешняя механическая работа мышцы максимальна при средних нагрузках. Это называют *законом средних нагрузок*.

Если мышца предварительно растянута, то ее пассивное напряжение добавляется к активному, возникающему при возбуждении, но последнее (по рассмотренным выше причинам) при чрезмерном растяжении падает до нуля (рис. 1.47).

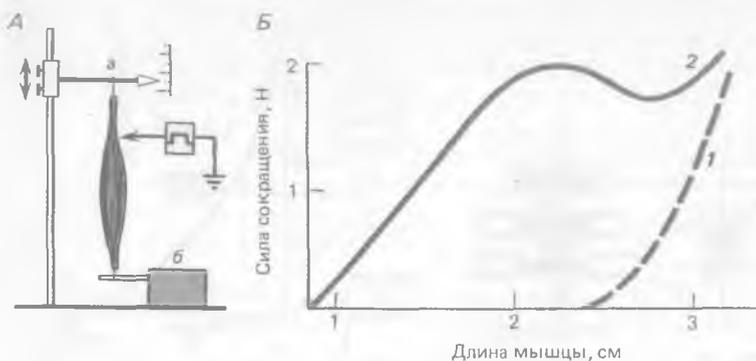


Рис. 1.47. Соотношение между силой изометрического сокращения и задаваемой длиной мышцы. А — схема опыта; Б — графическое отражение измеряемых соотношений:

1 — пассивное напряжение растягиваемой мышцы в покое, 2 — общая сила, развиваемая мышцей при максимальном тетанусе; а — предварительное растяжение, б — регистратор силы

1.2.6. Энергетика мышцы

Энергетические источники для сокращения и коэффициент полезного действия мышцы. Энергетическим источником для мышечного сокращения по существу является АТФ. Источником энергии и материала для ресинтеза АТФ являются *распад креатинфосфата, анаэробный гликолиз и окислительное фосфорилирование субстратов* (в митохондриях).

Необходимо заметить, что и хемомеханическая реакция в системе актомиозиновых мостиков, и все последующие процессы идут с *потерей энергии* в форме теплоты. Коэффициент полезного действия (КПД) мышцы как механической машины (здесь надо оговориться, что мышца не только механическая машина, но и основной обогреватель организма, поэтому ее тепловой выход не бесполезен) может быть вычислен по формуле

$$\text{КПД} = \frac{A}{A+Q}.$$

Тепловой выход мышцы (Q) сложен. Во-первых, существует выход теплоты при изометрическом напряжении мышцы, при задержке ее сокращения стопором. Этот выход (Q_1) называют *теплотой активации*. Если на фоне этого состояния мышца с грузом освобождается от стопора и, сокращаясь, поднимает груз, то она выделяет дополнительную теплоту (Q_2) — *теплоту укорочения*, пропорциональную механической работе (*эффект Фенна*). По-видимому, перемещение нитей с подключением в работу все новых (заряженных энергией) мостиков способствует высвобождению дополнительной энергии (и механической, и тепловой).

В условиях свободного подъема груза теплота активации (соответствующая фазе напряжения сухожилия) и теплота укорочения сливаются, образуя так называемое *начальное теплообразование*. После сокращения (одиночного или краткого тетануса) в мышце возникает *задержанное теплообразование*, которое связано с процессами, обеспечивающими ресинтез АТФ, оно длится секунды и даже минуты. Если рассчитывать КПД мышцы по начальному теплообразованию, то он составит примерно 50—60 % (для оптимальных условий стимуляции и нагрузки). Если же вести расчет КПД исходя из всех видов теплопродукции, связанных с данной механической работой, то КПД составит примерно 20—30 % (КПД мышц млекопитающих падает при адаптации к холоду, что способствует усилению теплопродукции в организме).

Кислородная задолженность и утомление. Известно, что 1 моль АТФ дает 48 кДж энергии и что для синтеза 1 М АТФ нужно 3 моля кислорода. В условиях срочной мышечной работы человека (бег на короткую дистанцию, прыжок, подъем штанги) запасов O_2 в организме не хватает для немедленного ресинтеза АТФ. Такая работа обеспечивается за счет мобилизации энергии анаэробного распада креатинфосфата и гликогена. В итоге в организме накапливается много недоокисленных продуктов (молочной кислоты и др.). Создается *кислородная задолженность*. Такой долг погашается после работы за счет автоматической мобилизации дыхания и кровообращения (одышка и усиленное сердцебиение после работы). Если же работа, несмотря на наличие кислородного долга, продолжается, то наступает тяжелое состояние (утомление), которое иногда прекращается при достаточной мобилизации дыхания и кровообращения (*второе дыхание* спортсменов).

В естественных условиях утомление развивается прежде всего как *отказ от работы аппаратов ЦНС*. При этом электрическое раздражение мышц выявляет их дееспособность. Но и изолированные мышцы, а также децентрализованные мышцы в организме при их прямой стимуляции или стимуляции соответствующего нерва работают не бесконечно. Они тоже утомляются. С разной скоростью утомляются так называемые быстрые и медленные мышцы, имеющие разный тип энергетического обеспечения. Волокна быстрых фазных мышц, например портняжной мышцы лягушки или длинного разгибателя пальцев крысы, богаты гликогеном, но имеют мало митохондрий и практически не содержат миоглобина (аналог гемоглобина крови, депонирующий кислород). Они работают на энергетической основе анаэробного цикла реакций, а значит, быстро, но недолго. Эти мышцы быстро утомляются. Волокна медленных мышц с одиночной иннервацией, генерирующих ПД, например камбаловидной мышцы крысы, наоборот, бедны гликогеном, но богаты митохондриями и миоглобином, придающим им красный цвет. Эти мышцы при работе используют главным образом энергию аэробных реакций. Они особенно хорошо кровоснабжаются и могут работать долго без утомления.

Специальные тонические мышечные волокна, имеющие множе-

ственную иннервацию и работающие на основе низкочастотного локального возбуждения (ПСП), вообще слабы и соответственно тратят мало энергии. Поэтому при небольшом энергетическом обеспечении (в них относительно мало гликогена и митохондрий) они могут долго работать.

Утомление изолированных скелетных мышц, выражающееся в снижении их силы и далее в отказе от функции, имеет в качестве своей основной причины накопление в мышцах (внутри волокон и в межклеточных щелях) ряда продуктов метаболизма, прежде всего молочной кислоты (L-лактата), а также H_3PO_4 . Эти вещества нарушают функции мышечных и нервных элементов и в особенности *нервно-мышечную передачу*. В свою очередь, накопление L-лактата (недоокисленного продукта) зависит от нехватки O_2 . Что касается энергетических ресурсов мышцы (гликогена, креатинфосфата), то они при обычных условиях утомления не исчерпываются.

1.2.7. Особенности мышцы сердца позвоночных

Сердце у позвоночных построено из вытянутых одноядерных мышечных клеток — *кардиомиоцитов*, обладающих поперечной исчерченностью. Таким образом, мышца сердца является поперечно-полосатой.

Важной особенностью строения мышцы сердца является то, что кардиомиоциты связаны между собой низкоомными электрическими контактами — *нексусами*. Таким образом, масса кардиомиоцитов в конечном счете образует *функциональную единицу*, что важно для выполнения сердцем функции насоса.

Электрическое раздражение любой точки сердца в силу этих связей вызывает электрическую и сократительную реакцию всех его мышечных клеток. Поэтому сердце (в отличие от скелетной мышцы, включающей много независимых ДЕ) отвечает на электрическое раздражение как единица по правилу «все или ничего».

В естественных условиях стимул к сокращению сердца возникает в самом сердце, точнее в специфических мышечных клетках *синусного узла* (у млекопитающих он находится в правом предсердии). В этих клетках строго периодически наблюдается спонтанная деполяризация (из-за роста P_{Na}), приводящая к развитию ПД. Отсюда ПД распространяется по мышечным элементам предсердий и далее через мышечные клетки атриовентрикулярного узла и пучка Гиса к мышце желудочка (подробнее см. разд. 8.1.3).

Потенциал действия кардиомиоцитов предсердий имеет большую длительность, чем в скелетно-мышечных волокнах. Но особенно длительны ПД в кардиомиоцитах желудочков сердца. У этих ПД проявляется обычный крутой подъем с овершутом, но затем обнаруживается плато (на уровне, близком к пику ПД). Длительность этого плато, например в мышце сердца собаки, составляет около 250 мс. Затем ПД быстро компенсируется (табл. 1.5).

Ионный механизм ПД волокон сердца позвоночных состоит в быстрой активации деполяризующим стимулом натриевых каналов

Т а б л и ц а 1.5 Величины МПП и ПД в некоторых поперечно-полосатых мышечных волокнах позвоночных

| Объект | МПП, мВ | Апд, мВ | t _{пд} , мс |
|--|---------|---------|----------------------|
| Скелетно-мышечное волокно лягушки | -90 | 120 | 2,5 |
| Мышечное волокно желудочка сердца собаки | -80 | 100 | 250,0 |

и натрий-кальциевых каналов при параллельной инактивации части калиевых каналов (это особое свойство K^+ -каналов данного объекта). Последующая инактивация каналов входящих токов (Na-Ca-каналов) происходит медленно. И поэтому активация части K-каналов здесь задержана на многие десятки (сотни) миллисекунд удерживаемойся деполяризацией. Лишь при достижении определенного МП начинается открытие массы K-каналов и спад (завершение) ПД. Такая организация ПД клеток желудочка сердца обеспечивает их относительно длительное сокращение (250—300 мс), что необходимо для выполнения функции нагнетательного насоса. Длительность ПД кардиомиоцитов определяет длительную абсолютную рефрактерную фазу сердца.

Суммарная электрическая активность сердца позвоночных и человека представляет собой ритмическое повторение комплекса колебаний, включающего зубцы P, Q, R, S, T (см. разд. 8.3).

Электромеханическая связь в сердечно-мышечных элементах в общем подобна описанной в скелетных мышцах позвоночных. Особенность состоит лишь в том, что источником ионов Ca^{2+} здесь лишь отчасти является саркоплазматический ретикулум (развитый относительно слабо), остальной Ca^{2+} поступает в возбужденные кардиомиоциты извне. Сократительный механизм сердечно-мышечных волокон позвоночных подобен скелетно-мышечному. Зависимость силы напряжения мышцы сердца от исходной длины ее волокон имеет тот же характер, что и в скелетной мышце (см. рис. 1.47).

Для желудочков сердца как нагнетательных насосов, открывающих выходные клапаны давлением на заключенную в полости желудочков кровь, важно, что их предварительное пассивное растяжение поступающей кровью усиливает общее напряжение при активном сокращении. На этой основе осуществляется саморегуляция сердечной функции — усиление выброса крови при усилении ее притока (закон Старлинга).

Сердечная мышца позвоночных работает автоматически, т. е. без приказов из ЦНС. Однако сердце имеет симпатическую (норадренергическую) и парасимпатическую (холинэргическую) иннервацию, обеспечивающую центральный контроль ритма и силы сердечной деятельности. Подробности нервной регуляции сердца рассматриваются далее (см. разд. 1.2.8).

1.2.8. Общая физиология гладких мышц позвоночных

Гладкие мышцы позвоночных, формирующие мышечные слои стенок желудка, кишечника, мочеточников, бронхов, кровеносных сосудов и других внутренних органов, построены из веретенообразных одноядерных мышечных клеток. Толщина этих клеток колеблется от 2 до 10 мкм, длина — от 50 до 400 мкм. Отдельные клетки в гладких мышцах связаны между собой низкоомными электрическими контактами — нексусами. В гладкомышечных клетках имеются такие же миофибриллы с саркомерами, как и в поперечнополосатых. Однако эти структуры расположены в гладкомышечной клетке нерегулярно, почему сама эта клетка (волокно) и не имеет поперечной исчерченности. Гладкие мышцы иннервируются парасимпатическими и симпатическими нервами, а также метасимпатической нервной сетью (см. разд. 5.4.3). Однако не все гладкомышечные клетки иннервированы; многие из них контролируются нервной системой не прямо, а косвенно через другие гладкомышечные клетки.

Среди гладкомышечных клеток есть *пейсмекерные*¹, генерирующие спонтанные ПД кальциевой природы с овершутами. Непосредственной причиной этих ПД является спонтанная медленная деполаризация мембраны (*препотенциал*). Периодически возникающие ПД пейсмекерных клеток, распространяясь по прочей массе мышечных клеток (со скоростью 5—10 см/с), создают *миогенный тонус гладких мышц* (см. разд. 8.5).

Каждый ПД сам по себе вызывает одиночное сокращение гладкомышечной клетки, длящееся несколько секунд. Тетанус в этой системе возникает при очень низких частотах ПД. Периодическое изменение частоты ПД пейсмекерных клеток (под влиянием нервной системы или других факторов) создает колебания миогенного тонуса и более сложные формы двигательной активности гладких мышц. Важно отметить, что гладкомышечные клетки, будучи растяжимыми и пластичными, могут при определенной степени растяжения деполаризоваться и отвечать на это растяжение сокращением. Данный феномен лежит в основе *периферической саморегуляции тонуса гладких мышц*, сосудов, мочевого пузыря и других органов.

Описанная форма миогенной активности и периферической саморегуляции не в равной мере свойственна всем гладким мышцам. В гладких мышцах цилиарного тела, радужной оболочки глаза, артерий и семенных протоков, имеющих более мощную (плотную) иннервацию и слабое развитие межклеточных (электрических) контактов, тонус и его колебания имеют в основном *нейрогенную природу*.

Электромеханическое сопряжение в гладких мышцах осуществляется с помощью ионов Ca^{2+} , поступающих и снаружи, и из внутриклеточных депо. Но Ca -насос саркоплазматического ретикулума здесь слаб, что отчасти объясняет медленное расслабление

¹ От англ. *pacemaker* — задающий темп, водитель ритма.

гладкой мышцы. Сокращение гладкой мышцы начинается при $[Ca^{2+}]_{инт} > 10^{-8}$ моль/л.

Однако инициация сокращения ионами Ca^{2+} здесь имеет несколько иной механизм, чем в поперечно-полосатых волокнах.

Ионы Ca^{2+} воздействуют на белок кальмодулин, который активирует киназы легких цепей миозина. Это приводит к переносу фосфатной группы с АТФ на миозин и вызывает сокращение (срабатывание мостиков). О существовании здесь тропонин-тропомиозиновой системы сведений не имеется. При удалении Ca^{2+} из миоплазмы (концентрация Ca^{2+} ниже 10^{-8} моль/л) фосфатаза дефосфорилирует миозин и он теряет способность связываться с актином.

Сила сокращения гладких мышц позвоночных сравнима с силой сокращения (напряжения) поперечно-полосатых мышц и равна 30—40 Н/см², но скорость сокращения, как уже отмечалось, на 1—2 порядка ниже. Трата энергии гладкими мышцами (при той же силе напряжения) в 100—500 раз меньше, чем у поперечно-полосатых мышц. Последнее, видимо, связано с особой организацией сократительного акта.

1.2.9. Характеристика некоторых мышц беспозвоночных

У беспозвоночных, как и у позвоночных, существуют поперечно-полосатые мышцы, управляющие скелетом (крыльями, конечностями), а также сердечная и гладкие мышцы, обеспечивающие работу соответствующих внутренних органов. У кольчатых червей и моллюсков имеется сходная с поперечно-полосатой «косоисчерченная» мускулатура.

Поперечно-полосатые мышцы скелета у беспозвоночных, например у членистоногих, как правило, имеют помимо моторной (возбуждающей) еще и тормозящую иннервацию. Моторная иннервация мышечного волокна здесь осуществляется с помощью множества синапсов одного мотонейрона. Более того, все волокна мышцы могут получать эту иннервацию от одного мотонейрона, т. е. быть *одной нейромоторной единицей* («экономия» нервных элементов).

Иногда имеется два возбуждающих аксона (нейрона) — быстрый и медленный, различающиеся по силе действия и соответственно по скорости вызываемой мышечной реакции. Тормозная иннервация здесь также осуществляется множеством синапсов одного нейрона. Медиатором моторных нервов у раков и насекомых является L-глутамат, медиатором торможения — ГАМК.

В мышцах конечностей у ракообразных и насекомых электро-механическая связь и сократительный акт организованы в основном так же, как у позвоночных. Здесь, как и у позвоночных, при активности число одиночных сокращений равно числу моторных нервных импульсов (и числу ПД мышечного волокна). Отсюда название всех таких мышц — *мышцы синхронного действия*.

Наиболее быстрые летательные мышцы у некоторых насекомых (мухи, шмели, жуки) имеют особую организацию (их иногда называют *фибрилярными*, так как миофибриллы здесь чрезвычайно толсты).

Эти мышцы являются *мышцами асинхронного действия*. Они производят серию одиночных сокращений с очень высокой частотой (до 300 в 1 с), значительно (на порядок) превосходящей частоту порождающих их моторных нервных импульсов и мышечных ПД.

Сокращения относительно слабы (3 Н/см^2) и имеют очень небольшую амплитуду (1 — 2 % от длины покоя мышц). Они вызывают небольшие ритмические деформации туловищного экзоскелета, что в силу механических связей туловища и крыльев приводит к махам крыльев с той же частотой. В силу такой не прямой (опосредованной) связи с крыльями мышцы асинхронного действия называют также *мышцами непрямого действия*.

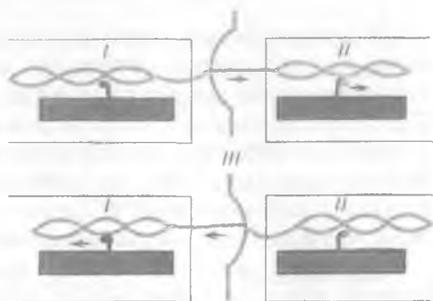
По *электрофизиологическим свойствам* асинхронные мышцы принципиально не отличаются от синхронных. Их ПД, по-видимому, имеют натриевый механизм. Электромеханическая связь здесь осуществляется с помощью ионов Ca^{2+} . Но саркоплазматического ретикулула в асинхронных мышцах почти нет; Ca^{2+} поступает в возбужденное волокно извне, причем необходимая концентрация его удерживается в течение всего периода ритмической активности. Структура саркомеров асинхронных мышц сходна с описанной у обычных мышц. Особенность ее состоит лишь в том, что толстые миозиновые нити имеют соединение через эластический элемент (связку) с Z-мембраной. Это ограничивает колебания длины саркомеров и делает коротким их I-диск.

Тонкие (актиновые) нити здесь представлены в большем количестве (три тонких на одну толстую). Показано, что мостики между толстыми и тонкими нитями в покое асинхронной мышцы направлены перпендикулярно нитям, а при активации угол между мостиком и толстой нитью становится острым, направленным вершиной к центру саркомера. Предполагают, что это сгибание, или «толчок», множества мостиков порождает смещение тонких нитей относительно толстых (к центру саркомера). Сокращение мышцы, точнее ее одиночное напряжение (изометрический режим), и приводит к деформации экзоскелета и движению, например опусканию, крыльев. При этом осуществляется переход упругих элементов экзоскелета из одного состояния в другое «щелчком». Мышца оказывается освобожденной от сопротивления и укорачивается примерно на 20 нм (1 % длины саркомера). Но в этой ситуации ее работа почему-то прекращается. Данный феномен (прекращение тяги при снятии упругого сопротивления) воспроизводится и на изолированной мышце. Причина его не выяснена. На рис. 1.48 это явление изображено совершенно условно как «соскакивание» миозиновой головки с того участка двойной спирали актина, к которому возможно (или наиболее вероятно) прикрепление.

Дальнейшие события в естественной обстановке определяются тем, что при новом положении экзоскелета и крыльев до нужной длины растягивается асинхронная мышца-антагонист. Она тянет в свою сторону и переводит экзоскелет щелчком в исходное положение (поднимает крылья). При этом мышца-опускатель крыльев включается в работу (рис. 1.48), а ее антагонист инактивируется. Так, поочередно растягивая друг друга, эти мышцы, видимо, и создают

Рис. 1.48. Попеременная работа активируемых асинхронных мышц-антагонистов (I, II)

Упругие шелчки экзоскелета (III) попеременно создают условия растяжения, необходимые для тиги мостиков одной или другой мышц (объяснение см. в тексте)



высокочастотные ритмические сокращения и соответственно махи крыльев.

Асинхронные мышцы при активности потребляют значительное количество АТФ, O_2 и существенно нагреваются (температура тела летящего насекомого может подняться до $40-42^\circ C$). При такой работе асинхронных мышц нервные импульсы и порождаемые ими мышечные ПД нужны лишь для того, чтобы создавать и поддерживать необходимую для сократительной активности концентрацию $Ca^{2+}_{вн}$. По прекращении нервной стимуляции и соответственно мышечных ПД концентрация $Ca^{2+}_{вн}$ снижается и сократительная активность прекращается.

Есть сведения о том, что асинхронные мышцы (с частотой сокращений 100 в 1 с) имеются и у ракообразных. У позвоночных такие мышцы не описаны.

Из числа гладких мышц беспозвоночных животных особый интерес представляет *запирательный мускул двустворчатых моллюсков*. Эта мышца относится к так называемым *парамиозиновым*, так как в ней много белка парамиозина (он связан с миозином и формирует остов толстых нитей в мышечных клетках). Взаимное расположение толстых и тонких нитей здесь беспорядочно. Мышца активируется холинэргическим нервом и тормозится серотонинэргическим. При действии возбуждающего нервного импульса мышца сокращается и далее остается в достигнутом «укороченном» состоянии неопределенно долгое время. Такой эффект обозначают как *запирательное действие*. Установлено, что сокращение мышцы иницируется ее потенциалом действия и входом Ca^{2+} в волокно. Но запирательное действие не сопровождается ПД; потребление O_2 при нем в 11 раз ниже, чем при сокращении.

Природа запирательного действия не выяснена. Предполагают, что оно может быть связано либо с формированием «неразрывной» связи миозиновых головок с актиновыми нитями, либо с кристаллизацией парамиозина, либо, наконец, с комбинацией этих двух явлений. При запирательном действии Ca^{2+} и АТФ, по-видимому, оказываются связанными. Действие тормозного нерва (медиатор-серотонин) снимает запирание и расслабляет мышцу.

1.2.10. Элементы эволюции мышц

Эволюцию мышц ранее рассматривали как переход от эпителиально-мышечных клеток (у древних кишечнополостных) к мускулатуре «гладкого типа», затем к поперечно-полосатой — тонической и фазной. При этом допускалось, что контроль активности мышц со стороны ЦНС в эволюции нарастал и первичный мышечный автоматизм, свойственный низшим животным, сначала стал регулируемым со стороны ЦНС, а далее у локомоторных аппаратов высших животных сменился полным подчинением мышц нервным импульсам.

Однако в настоящее время такая простая схема эволюции мышечной иннервации не может считаться верной. Существуют некоторые факты, противоречащие данной схеме: 1) наличие миогенного ритма у наиболее быстрых так называемых асинхронных крыловых мышц насекомых, т. е. своеобразного мышечного автоматизма (регулируемого ЦНС) у самых высших представителей первичноротых; 2) наличие тонического типа мышечных волокон во внешних глазных мышцах млекопитающих, т. е. якобы «примитивного» варианта мышечных волокон у функционально важного двигательного аппарата самых высших представителей вторичноротых; 3) наличие свойственной развитым поперечно-полосатым мышцам саркомерной организации миофибрилл в некоторых мышечных клетках примитивных животных, например медуз.

Есть основания предполагать, что эволюционными предками мышечных элементов действительно были эпителиальные или другие «немышечные» клетки. Здесь необходимо заметить, что во всех клетках немышечной специализации присутствуют миозин и актин, т. е. те материалы, из которых может быть создан специальный сократительный аппарат. По-видимому, основные формы мышечных клеток их сократительных аппаратов, а также основные варианты иннервации мышечных элементов возникли на ранних этапах эволюции многоклеточных организмов. В дальнейшем они использовались в готовом виде в тех или иных комбинациях. В позднейшей эволюции всех видов мускулатуры легко просматриваются усовершенствования на макроуровне архитектоники мышц, но не изменения элементов. (Напомним, что эволюционным продуктом некоторых мышечных клеток являются так называемые электрические органы рыб.) В онтогенезе позвоночных (и беспозвоночных) различные мышцы получают из разных зачатков, например у позвоночных скелетные мышцы — из сомитов, гладкие мышцы — из мезенхимы, а мышцы радужки (определяющие размер зрачка) — из нервного зачатка.

1.2.11. Электрические органы рыб

Электрические органы рыб — это эффекторы, специально предназначенные природой для генерации электрических разрядов. Филогенетически — это производные мышц (иногда желез). Надо заметить, что уже в четкоразделенной на сегменты-метамеры му-

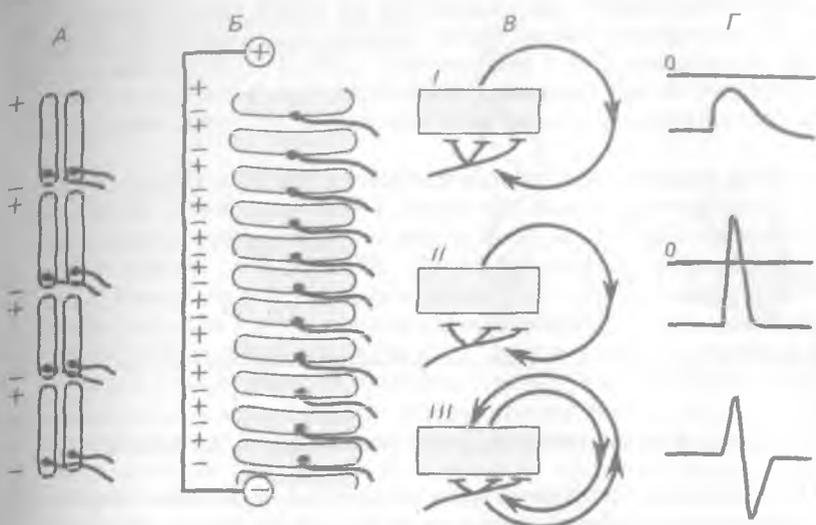


Рис. 1.49. Электрические импульсы, формируемые в электрических органах рыб. А — сложение ЭДС миотомов у обычных рыб; Б — работа электрического органа, состоящего из многих сотен электрических пластинок; В, Г — варианты электрических импульсов в электрических ячееках у разных рыб:

I — электрический скат (тип «ПКП»), II — электрический угорь (тип локального ПД), III — нильский сом (тип проводящегося ПД, который охватывает сначала иннервированную, а далее противоположную поверхность ячейки)

скулатуре туловища рыбы при единообразной асимметричной их иннервации существует возможность для сложения электродвижущих сил этих сегментов по типу ЭДС последовательно соединенных элементов. Эти условия реализуются, если мышечные сегменты активируются синхронно (рис. 1.49). Многие рыбы используют эти сигналы для ориентации (улавливают их изменения своими электрорецепторами).

Специальные электрические органы рыб — это дальнейшее развитие указанного принципа последовательного соединения источников ЭДС. Элементом электрического органа является асимметрично иннервированная клетка. Один слой таких клеток формирует «электрическую пластинку». Стопка сотен и даже тысяч таких пластинок и составляет электрический орган. Поскольку пластинки активируются нервами (через холинэргические синапсы) асимметрично и соединены последовательно, то при одновременном срабатывании их ЭДС складываются. При этом получают суммарные ЭДС в десятки, сотни и даже тысячу вольт!

У морских «электрических» рыб (скаты) пластинки электрического органа работают на основе процесса типа ПКП. При этом 1000 ячеек дают сигнал в виде гигантского ПКП с амплитудой, равной 60 В, и силой тока около 60 А (мощность тока в импульсе

3600 Вт). У пресноводных электрических рыб (электрический угорь) пластинки генерируют локальный ПД на одной своей стороне. При этом от нескольких тысяч ячеек получается суммарный сигнал в форме гигантского ПД с амплитудой 1200 В и силой тока 1,2 А. Относительно малая сила тока (мощность тока в импульсе 1440 Вт) здесь согласована с относительно высоким сопротивлением пресной воды.

Особый характер возбуждения наблюдается у электрических пластинок пресноводного нильского сома. В этих пластинках ПД возникают последовательно на двух их сторонах. Поэтому суммарный «внешний» ПД имеет двухфазную форму (350 В; 0,1 А; мощность тока в импульсе равна 35 Вт). Электрические рыбы в нормальной для них среде не поражают своими разрядами самих себя. Последнее объясняется наличием каналов в телах рыб, шунтирующих их электрические органы, а также конфигурацией рабочего электрического поля.

1.2.12. Немышечные формы двигательной активности

Помимо рассматриваемых выше мышечных сокращений в организмах животных и человека существует множество других форм двигательной активности. Здесь кроме свойственных практически всем нормальным эукариотным клеткам внутриклеточных перемещений (сокращений митохондрий, движений рибосом, перемещений хромосом при митозе и мейозе) могут быть названы более мощные движения, перемещающие клетки в их среде или воздействующие на эту среду. Таковы *амебодные движения*, т. е. движения с помощью псевдоподий (ложноножек), жгутиков и ресничек. Эти формы движений наблюдаются у простейших (одноклеточных) организмов и у специализированных клеток многоклеточных животных.

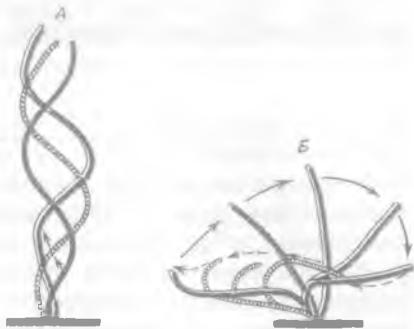
Например, *амебодные движения*, формирование ложноножки и перетекание протоплазмы в нее присущи как амебам, так и лейкоцитам высших животных. *Жгутиковые движения*, т. е. движения специального выроста клетки — жгутика, служат для перемещения в пространстве у простейших (жгутиконосцев) и у сперматозоидов высших животных и человека.

Ресничные движения, т. е. движения специальных выростов клетки — ресничек, наблюдаются у инфузорий как средство их перемещения в среде, но оно имеет место и у клеток мерцательного эпителия пищевода лягушки, трахеи, бронхов и фаллопиевых труб млекопитающих. Здесь это движение обеспечивает перемещение жидкости и твердых частиц в соответствующем направлении.

На рис. 1.50 показаны схемы ундулирующих движений жгутика (хвоста) сперматозоида и гребных движений реснички мерцательного эпителия. Гребное движение осуществляется распрямленной ресничкой, а возвратное — согнутой, что обеспечивает одностороннее перемещение клетки относительно среды или среды относительно закрепленной клетки и, таким образом, «обновление» околочелочной среды.

Амебодные, жгутиковые и ресничные движения — это достаточно сложные и пока мало изученные процессы. По-видимому, их

Рис. 1.50. Движения жгутика (хвоста) сперматозоида (А) и реснички мерцательного эпителия (В)



молекулярная основа подобна молекулярной основе мышечных сокращений. При всех этих движениях энергия извлекается из АТФ. Во всех случаях действуют специальные сократительные белки с АТФазной активностью, играют роль ионы Mg^{2+} и Ca^{2+} .

При амебоидной локомоции лейкоцитов, видимо, работает приембранная сеть актомиозиноподобных микрофиламентов. Она обеспечивает изменения формы мембранного футляра клетки и перетекание ее протоплазмы в определенном направлении. Тот же механизм действует и при эндцитозе, обеспечивая впячивание мембраны.

При движениях жгутиков и ресничек работает их внутренний сократительный аппарат, представленный девятью парами периферических фибрилл и одной парой центральных. У периферических фибрилл имеются «ручки». Предполагают, что эти ручки, построенные из белка *динейна* (подобного миозину), играют ту же роль, что и миозиновые мостики в мышечном сокращении: они периодически прикрепляются к соседней фибрилле (ее актиноподобным участкам) и тянут ее, обеспечивая скольжение данной фибриллы относительно соседних. Энергию для этого движения дает АТФ. Без АТФ ни жгутики, ни реснички не работают. Но АТФ здесь, как и в мышце, играет, кроме того, роль пластификатора. Без АТФ реснички застывают в одном положении.

Существенную роль в этих движениях, например в движении ресничек, играют ионы Mg^{2+} и Ca^{2+} . Показано, что у простейших концентрации $АТФ_{вн}$ и $Mg_{вн}^{2+}$ определяют частоту биения ресничек, тогда как концентрация $Ca_{вн}^{2+}$ определяет направление эффективного удара реснички. Если $[Ca^{2+}]_{вн} \leq 10^{-7}$ моль/л, то реснички гребут к заднему концу тела, перемещая клетку вперед. Однако при воздействии неблагоприятных факторов среды, снижающих МПП и увеличивающих вход Ca^{2+} в клетку, ситуация изменяется. При $[Ca^{2+}]_{вн} > 10^{-6}$ моль/л направление эффективного удара ресничек (удара выпрямленной ресничкой) извращается и клетка производит попятное движение («бегство»). При попадании в нормальную среду и откачивании избытка Ca^{2+} насосом мембраны возобновляется движение вперед.



Рис. 1.51. Метахрональные волны биения ресничек, движущиеся вдоль ресничного ряда (картина фиксирована на коротком отрезке времени)

У клеток мерцательных эпителиев многоклеточных организмов реверсии направления эффективного удара нет, но при росте концентрации $\text{Ca}^{2+}_{\text{вн}}$ происходит остановка движения ресничек.

Важной чертой работы мерцательных эпителиев является согласованность, координированность движения ресничек в пласте клеток — *метахрональные волны* (рис. 1.51), что делает гребные движения ресничек высокоэффективными. Механизм этой координации остается неясным. По-видимому, она основывается на клеточных взаимодействиях в пласте мерцательного эпителия. Есть также данные о том, что на мерцательную активность влияют нейромедиаторы (ацетилхолин и др.). Их действие осуществляется, вероятно, через изменения кальциевой проницаемости клеток эпителия.

Заключение

Всем живым клеткам свойственна способность активно реагировать на внешние воздействия. *Реактивность* (раздражимость) особенно отчетливо выражена у нервных, мышечных и железистых клеток. Их реакции проявляются в изменении электрического состояния, а также в сокращении (у мышечных) и секреции (у железистых клеток). Реактивность этих клеток лежит в основе функции нервной системы, двигательных аппаратов и желез организма животных и человека.

Возбудимость нервных и мышечных клеток, их способность генерировать *потенциал действия* связаны со свойствами их поверхностной мембраны, в которой имеются ионные каналы с потенциалозависимыми воротами. В покое мембрана этих клеток имеет закрытые каналы для Na^{+} и открытые — для K^{+} . Непрерывная работа ионного насоса создает и поддерживает высокую концентрацию $\text{K}^{+}_{\text{вн}}$ и низкую $\text{Na}^{+}_{\text{вн}}$. В этой ситуации небольшая утечка K^{+} наружу формирует поляризацию мембраны (+ снаружи, — внутри). Это *мембранный потенциал покоя* (МПП).

При электрическом раздражении открываются каналы для Na^{+} и за счет его входа (в некоторых клетках — Ca^{2+}) внутрь клетки поляризация мембраны извращается. Это *потенциал действия* (ПД): ПД краток, его длительность составляет несколько миллисекунд. Прекращение ПД связано с закрытием (инактивацией) Na -каналов и с открытием дополнительных каналов для K^{+} , выход которого возвращает мембранный по-

потенциал к исходной величине. Во время ПД возбудимость отсутствует (состояние рефрактерности). После ПД остается некоторый избыток Na^+ в клетке, который устраняется работой ионного насоса, откачивающего из клетки Na^+ в обмен на наружный K^+ .

Возникнув в какой-либо точке, ПД распространяется по первому или мышечному волокну за счет раздражающего действия локального тока, возникающего между возбужденным и соседним участками. Скорость распространения возбуждения зависит от соотношения значения локального тока и возбудимости мембраны. Скорость эта тем больше, чем толще проводник (волокно). В миелинизированных нервных проводниках распространение ПД особенно быстро, так как в них ПД как бы прыгает от одного оголенного участка волокна (перехвата) к другому (сальтаторное проведение). В толстых миелинизированных волокнах скорость проведения достигает 100—150 м/с.

Контакты между нервными клетками и между нервными клетками и другими клетками-мишенями называют *синапсами*. Синапсы передают либо возбуждающий, либо тормозный сигнал. Существуют *электрические синапсы*, в которых сигнал передается локальным электрическим током. Большинство синапсов относится к *химическому* типу. В них сигнал передается в форме физиологически активного вещества — *медиатора* (трансммитера). Это вещество синтезируется в «передающей» пресинаптической клетке, накапливается в ее нервных окончаниях, выбрасывается из них в синаптическую щель и воспринимается специфическими рецепторами постсинаптической клетки. Активация названных рецепторов либо прямо открывает ионные каналы, приводя к электрической реакции, либо воздействует на метаболизм клетки через специальные ферментные системы и вторичные передатчики (мессенджеры), что также может влиять на ионные каналы.

В возбуждающих синапсах рецепторы открывают каналы для Na^+ или Ca^{2+} , что частично деполяризует мембрану и вызывает ПД (возбуждение). В тормозных синапсах рецепторы открывают каналы для K^+ или Cl^- , движение которых по их градиентам нормализует или увеличивает МПП, т. е. тормозит, успокаивает клетку. Обработанный медиатор либо разрушается специальным ферментом, либо всасывается в нервное окончание (аптейк).

Нервные проводники осуществляют *транспорт веществ*. Этот процесс (аксонный транспорт) имеет скорость от 1—2 до 400 мм/сут. Аксонный транспорт (антероградный и ретроградный) важен для осуществления трофических процессов, а также для восполнения запасов квантов медиатора в нервном окончании. Через синапсы помимо описанных сигналов передаются трофические влияния (с помощью специальных агентов белковой природы).

В трофике нервной системы, а также в обмене медиаторов и ионном гомеостазе тканей принимают участие глиальные клетки.

В нервной системе животных и человека нейроны формируют *нервные сети*, обладающие рядом общих свойств (дивергенция и конвергенция нервных путей, связанные с ними пространственное облегчение и окклюзия; наличие ряда тормозных механизмов).

Основным вариантом реакции нервной сети на внешний стимул является *рефлекс*, представляющий собой возбуждение определенных рецепторов, афферентных нервных проводников, центра, эфферентных проводников и рабочего органа (эффектора). Взаимодействие (борьба) антагонистических рефлексов осуществляется с помощью реципрокного (сопряженного) торможения в центре.

Мышечные волокна помимо электрических реакций на нервные стимулы развивают *сократительные ответы*. Сокращения мышечных волокон представляют собой результат встречного движения толстых (миозиновых) и тонких (актиновых) нитей, расположенных в саркомерах миофибрилл. Это движение обеспечивается работой миозиновых мостиков, использующих энергию АТФ. В покое этот механизм не работает. Но при возбуждении, когда мышечный ПД провоцирует выброс Ca^{2+} из саркоплазматического ретикулаума, Ca^{2+} снимает запрет на работу мостиков и сокращение начинается.

Окончание сокращения обеспечивается и обратным захватом Ca^{2+} в саркоплазматический ретикулум.

Одиночный ПД обеспечивает одиночные сокращения, серия частых ПД — *тетанус* (как результат суперпозиции одиночных сокращений). Отмеченное правило применимо к большинству мышц позвоночных животных (хотя у гладких мышц есть особенности). Но в фибриллярных мышцах насекомых один ПД мышцы дает не одно, а множество очень быстрых сокращений. Этот «миогенный» ритм связан с тем, что названные мышцы, будучи возбужденными и соответственно сокращенными, мгновенно теряют напряжение (тягу), если освобождаются от «груза», и, наоборот, снова восстанавливают сокращения в ответ на нагрузку. В этих условиях при связи с упругим экзоскелетом насекомого возбужденные мышцы-антагонисты тянут попеременно, что и обеспечивает высокочастотные махи крыльев (при редких ПД мышц).

Запирательные мышцы моллюсков в ответ на короткую серию нервных импульсов генерируют краткую пачку ПД и при этом производят очень длительное сокращение. Сократительные механизмы фибриллярных мышц и запирательных мускулов, по-видимому, отличаются от изученных в обычных мышцах.

Электрический механизм (работающий в нервных проводниках, в постсинаптических мембранах и в мышечных волокнах)

имеет специальное и чрезвычайное развитие в электрических органах рыб, которые могут за счет последовательного соединения клеточных батарей генерировать импульсы напряжением до 500—1000 В.

Сократительные механизмы присущи не только мышцам. В сходной форме они существуют и действуют в примембранных структурах, жгутиках и ресничках, обеспечивающих двигательные функции у простейших и у ряда специализированных клеток высших животных и человека.

Рекомендуемая литература

- Жуков Е. К. Очерки по нервно-мышечной физиологии. Л., 1969.
Катц Б. Нерв, мышца и синапс. М., 1968.
Куффлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. М., 1979.
Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М., 1980.
Наследов Г. А. Тоническая мышечная система позвоночных. Л., 1981.
Общая физиология возбудимых мембран. Руководство по физиологии. М., 1975.
Общая физиология нервной системы. Руководство по физиологии. М., 1979.
Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата/Под ред. Л. Г. Магазаника, Г. А. Наследова. Л., 1974.
Свидерский В. Л. Основы нейрофизиологии насекомых. Л., 1980.
Скок В. И., Шуба М. Ф. Нервно-мышечная физиология. Киев, 1986.
Хилл А. Механика мышечного сокращения. М., 1972.
Ходжкин А. Нервный импульс. М., 1965.
Шеперд Г. Нейробиология. М., 1987. Т. 1, 2.
Физиология человека/Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. М., 1985. Т. 1.
Экклс Дж. Физиология синапсов. М., 1966.

2

Регулирование жизненных функций организма

Организм находится в состоянии непрерывного приспособления к условиям окружающей среды. Его существование было бы невозможно, если бы он не реагировал адекватным образом на недостаток кислорода или пищи, избыток диоксида углерода или других многочисленных вредоносных агентов. Благодаря многообразным реакциям на сдвиги, происходящие в окружающей и внутренней среде, «...как часть природы каждый животный организм представляет собой сложную обособленную систему, внутренние силы которой каждый момент, покуда она существует как таковая, уравниваются с внешними силами окружающей среды... . Таким образом, вся жизнь от простейших до сложнейших организмов... есть длинный ряд все усложняющихся до высочайшей степени уравниваний внешней среды» (И. П. Павлов). Совокупность физиологических процессов, обеспечивающих это уравнивание организма со средой, относится к явлениям регуляции. В основе явлений регуляции лежит взаимосвязь всех органов и функциональных систем организма между собой.

2.1. Совершенствование регуляторных механизмов в процессе эволюции

Древнейшая форма взаимодействия между клетками многоклеточных органов — *химическое влияние*, осуществляющееся посредством продуктов обмена веществ, которые выделяются в жидкости организма. В этом случае все многообразие физиологически активных соединений, образующихся в процессе жизнедеятельности органов, тканей и клеток, включая продукты распада белков, углекислый газ, электролиты и др., служит *гуморальным механизмом корреляции или связи между органами*.

Гуморальные связи, общие и для мира животных, и для мира растений, характеризуются рядом *особенностей*. Во-первых, относительно медленным распространением химического вещества. Во-

вторых, отсутствием точного адреса, по которому следует соединить, поступающее в кровь, лимфу или тканевую жидкость. Его действие не локализовано, не ограничено определенным местом и, следовательно, диффузно. И наконец, в-третьих, малой надежностью осуществления связи, поскольку вещество действует в малых количествах и обычно быстро разрушается или выводится из организма.

В процессе эволюции животного мира механизмы гуморальной регуляции постепенно дополнялись более сложными и более совершенными механизмами *нервной регуляции функций*. Более того, по мере совершенствования живых систем гуморальные связи все более подчиняются нервному влиянию. Устанавливается фактически неразделимое взаимодействие между гуморальными и нервными компонентами регуляторного процесса — *единая система взаимосвязанных нейрогуморальных отношений*.

Доминирование у высокоорганизованных существ нервных механизмов регуляции функций не означает редукции гуморальной системы связи. На следующем этапе развития живых существ появляются специальные органы — *эндокринные железы*, вырабатывающие гуморально действующие вещества — *гормоны*. Их действие зачастую весьма специализировано.

Доказано также, что в окончаниях нервных волокон, образующих синаптические контакты с мышцами или другими нервными клетками, высвобождаются посредники, переносчики нервного влияния, или *медиаторы*, которые действуют на специализированные системы рецепторов и тем самым осуществляют исполнительный акт. Влияние гуморальных веществ на клетки осуществляется и непосредственно на рецепторы, регулирующие проницаемость ионных каналов поверхностных мембран, и косвенно через ряд промежуточных инстанций, и, в частности, через образование циклических нуклеотидов (аденозин- или гуанидин-5'-монофосфат) — внутриклеточных посредников в действии на рецептивные белки.

2.1.1. Нервная регуляция как высший этап развития приспособления организма к меняющимся условиям среды

В прошлом, основываясь на предвзятых теоретических положениях, некоторые исследователи противопоставляли нервную регуляцию функций гуморальной. Сторонники гуморального направления игнорировали и сводили к минимуму ведущую роль нервных связей, в то время как представители нервной теории стремились опровергнуть наличие сколько-нибудь существенного химического взаимодействия между тканями организма. Современная физиология полностью отвергает противопоставление отдельных видов регуляции.

В многочисленных экспериментах показано, что разнообразные продукты обменных реакций могут действовать как раздражители не только непосредственно на мембраны клеток, но и на нервные окончания — хеморецепторы, вызывая рефлекторным путем определенные физиологические и биохимические сдвиги. Кроме того, физиологически активные вещества, разносясь током крови по всему

организму, только в определенных местах, в результирующих органах или клетках-мишенях, вызывают целенаправленные специфические реакции при взаимодействии с эффекторами или соответствующими рецепторными образованиями.

Так, многие передатчики нервного влияния — медиаторы, выполнив свою основную роль и избежав ферментативной инактивации или обратного захвата нервными окончаниями, попадают в кровь, осуществляя дистантное (немедиаторное) действие. Проникая через гистематические барьеры, они поступают в органы и ткани и регулируют их жизнедеятельность. Состояние самой нервной системы зависит не только от информации из окружающей и внутренней среды, но и от снабжения кровью и от различных ингредиентов внутренней среды.

При этом имеет место теснейшая взаимосвязь и взаимообусловленность нервных и гуморальных процессов. Так, нейросекреторные клетки гипоталамических ядер являются местом трансформации нервных стимулов в гуморальные, а гуморальных в нервные. Помимо разнообразных медиаторов в мозгу синтезируются многочисленные пептиды и другие активные соединения, принимающие участие в регуляции деятельности головного и спинного мозга, а при поступлении в кровь — всего организма. Таким образом, и *мозг тоже можно назвать эндокринной железой*.

Физиологическая активность жидких сред организма обусловлена в значительной степени соотношением электролитов и микроэлементов, состоянием синтезирующих и расщепляющих ферментных систем, наличием активаторов и ингибиторов, образованием и распадом сложных белково-полисахаридных комплексов, связыванием и высвобождением субстратов несвязанных форм и т. д.

Важную роль в нейрогуморальной регуляции функций играют гормоны, а также разнообразные специфические и неспецифические продукты межучного обмена, объединяемые под общим названием *метаболиты*. К ним относятся тканевые гормоны, гипоталамические нейрогормоны, простагландины, олигопептиды широкого спектра действия.

Все большее значение в интеграции нейронов в центрах, в создании их оперативных констелляций, в координационных отношениях между ними придается непосредственному гуморальному фону, микросфере в мозгу, создаваемой, в частности, секрецией самих нейронов. Это обстоятельство еще раз свидетельствует о единстве нервных и гуморальных механизмов.

Какие же преимущества обеспечивает способ регуляции функций, осуществляемый с преимущественным участием нервного аппарата? В отличие от гуморальной связи нервная связь, во-первых, имеет точную направленность к определенному органу и даже группе клеток и, во-вторых, через нервные проводники связь осуществляется с гораздо большей скоростью, в сотни раз превышающей скорость распространения физиологически активных веществ. Наряду с кабельным способом управления по принципу «абонент — ответ», как на телефонной станции, центральный аппарат нервной системы

с преобладающими интегративными промежуточными нейронами обеспечивает вероятностный принцип управления, гибко приспособленный к непрерывно меняющейся обстановке и обеспечивающий детерминированные исполнительные реакции.

2.2. Характеристика гуморальных механизмов регуляции

В процессе эволюции при образовании многоклеточных организмов между отдельными клетками возникли функциональные связи; с усложнением их строения становились все более необходимыми механизмы, обеспечивающие взаимодействие между клетками.

Для осуществления коммуникации и координации между клетками, для поддержания стабильности внутренней среды организма — *гомеостаза* — и осуществления основных жизненных функций в эволюции возникли две основные системы — *эндокринная* и *нервная*, работающие во взаимодействии между собой при осуществлении интегративной деятельности.

Учение об эндокринной регуляции создано во второй половине XIX в. А. А. Бертольдом, М. Броун-Секаром и другими исследователями. Эндокринная система осуществляет свое влияние гуморально посредством ряда веществ с регуляторным действием — гормонов. Термин *гормон*¹ был введен В. Бейлисом и Е. Старлингом (1905).

Гормоны обнаружены у растений и животных разных уровней развития, однако наибольшей сложности и многообразия система гормональной регуляции достигает у позвоночных животных.

Гормоны служат посредниками, которые вместе с нервной системой в составе единого интегративного регуляторного аппарата координируют самые разнообразные функции организма — метаболизм, размножение, иммунитет, сезонные циклы активности и т. д.

По химической природе гормоны разнообразны и относятся к двум основным группам: первая представлена стероидами, во вторую входят производные аминокислот, пептиды, белки.

Гормоны вырабатываются в специализированных органах — *эндокринных железах*, не имеющих выводных протоков (в отличие от экзокринных желез), или в группах клеток с эндокринной функцией в пределах разных органов (например, в островковых клетках поджелудочной железы, в специализированных клетках гонад, вырабатывающих половые гормоны, и т. д.). Большая часть эндокринных желез имеет эпителиальное происхождение.

Гормоны поступают во внутреннюю среду организма — кровь, лимфу и другие тканевые жидкости — и разносятся по всему организму. Регулирующий эффект они оказывают путем воздействия на рецепторы эффекторных органов- или тканей-*мишеней*, влияя на сложные клеточные структуры — мембраны, ферментные системы (см. также разд. 2.2.4). На эти органы гормоны оказывают специ-

¹ От греч. *hormao* — привожу в движение, побуждаю.

фическое действие, которое не могут проявить другие вещества. При этом эффект вызывается во многих случаях при наличии гормона в *чрезвычайно низких концентрациях* — в нанограммовых или даже в пикограммовых количествах. В то же время клетки других тканей не реагируют на наличие гормона в циркулирующих жидкостях.

Таким образом, характерными особенностями гормонов являются их выработка в специализированных железистых клетках, выведение в циркулирующие жидкости организма, дистантное действие и способность к вызыванию специфической активности в низких концентрациях.

Существует и ряд других регуляторных веществ, которые иногда также относят к гормонам. Это так называемые *гормоны местного действия*, или *тканевые гормоны*, вырабатываемые паракринными клетками и обеспечивающие быструю регуляцию тканевых процессов. Эти вещества могут достигать своих органов-мишеней *диффузией*, без переноса кровью. К этой группе относятся простагландины — соединения широкого спектра физиологического действия, вазоактивные кинины, некоторые биогенные амины и т. д.

Ведущую роль в координации и интеграции жизнедеятельности клеток, тканей, органов и организма в целом имеет централизованная система управления основными взаимосвязями, компонентами которой являются нервная и эндокринная системы.

2.2.1. Основные особенности эволюции гормональных регуляторных механизмов

В процессе эволюции, задолго до появления специализированных эндокринных желез, вырабатывающих гормоны, появилась способность нервных клеток продуцировать секрет, содержащий гормоны, которые поступают в гуморальную среду организма и оказывают регулирующее действие на ряд функций. Это явление было названо *нейросекрецией*. Гормоны, вырабатываемые нервными клетками, часто называют *нейрогормонами*.

Медиаторы также являются продуктами нервных клеток и отличаются от признанных нейрогормонов тем, что выделяются окончаниями аксонов в синаптическую щель. В настоящее время показано, что одни и те же вещества могут функционировать и в качестве медиатора, и в качестве гормона. Например, *катехоламины* — адреналин и норадреналин, вырабатываемые в мозговом веществе надпочечников, обычно именуется гормонами в связи с их функцией. Однако эти же вещества обнаруживаются в симпатических нервных окончаниях, и в этом случае они играют роль медиаторов (см. также разд. 5.2.2).

У беспозвоночных животных преобладающее большинство гормонов вырабатывается клетками нервных ганглиев. Так, уже у кишечнополостных имеется примитивная нервная система; у гидры нервные клетки функционируют как нейросекреторные, и их гормоны регулируют развитие и рост.

У более высокоорганизованных беспозвоночных животных — у первичноротых (черви, моллюски) и вторичноротых (иглокожие, оболочники) — большое значение в регуляторных механизмах имеют нейросекреторные элементы и их гормоны, однако появляются также железы эпителиального происхождения. Весьма сложна система гормональной регуляции у насекомых, которая кроме нейросекреторных центров включает эндокринные железы первого порядка, регулируемые нейрогормонами, и эндокринные железы второго порядка, функция которых определяется гормонами эндокринных желез первого порядка; в свою очередь, их гормоны регулируют функцию органов- и тканей-мишеней.

Нейросекреторные центры имеются в мозгу и у всех позвоночных животных; гормоны, вырабатываемые нейросекреторными клетками, оказывают широкое регулирующее влияние, и этот путь регуляции является наиболее древним.

В промежуточном мозгу, в *гипоталамусе*, всех позвоночных животных установлено наличие нейросекреторных клеток, гормоны которых либо оказывают специфическое регулирующее влияние непосредственно на органы- или ткани-мишени (антидиуретический гормон — АДГ, окситоцин и др., древний путь регуляции), либо воздействуют на эндокринные железы, в частности на *гипофиз* (гипоталамические рилизинг-гормоны), стимулируя синтез и секрецию соответствующих гормонов. Кроме рилизинг-гормонов (*либерины*) в гипоталамусе вырабатываются ингибирующие факторы (*статины*), которые совместно с либеринами регулируют функцию железистых клеток гипофиза.

Эта система получила название *гипоталамо-гипофизарной*; в этом случае наиболее четко выражены органическая взаимосвязь и взаимодействие нервной и эндокринной систем.

Гормоны железистой части гипофиза, называемой *аденогипофизом*, оказывают влияние на эндокринные железы второго порядка, вырабатывающие свои гормоны, которые регулируют различные функции организма. Часть гормонов гипофиза оказывает непосредственное влияние на органы- и ткани-мишени. Кроме того, ряд эндокринных желез функционирует без регулирующего влияния гормонов гипофиза.

Среди регуляторных гипоталамических пептидов кроме упомянутых выше гормонов недавно открыты *эндорфины* и *энкефалины*. Эти вещества, по-видимому, выполняют и медиаторную функцию, оказывая модулирующее влияние на ряд медиаторных систем. Некоторые из регуляторных гипоталамических пептидов обнаружены в настоящее время не только в нейронах головного мозга, но также в *кишечнике*, например серотонин, вещество P, вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП) и др. Часть из этих веществ действует как гормоны желудочно-кишечного тракта, функция других пока не выяснена. Некоторые из этих пептидов, первоначально обнаруженные в желудочно-кишечном тракте, в настоящее время найдены в коре головного мозга, например, холецистокинин, влияющий на выделение желчи и секрецию панкреатического сока. В настоящее время холецистокинин

обнаружен в коре головного мозга, однако его функция в последнем случае пока недостаточно ясна.

Таким образом, для ряда гормонов в настоящее время установлена множественная локализация биосинтеза.

Согласно *гипотезе Пирса* (1978), клетки, вырабатывающие эти пептиды, образуют так называемую *диффузную эндокринную систему*. Особенности этих клеток являются высокое содержание аминов, способность к захвату их предшественников и последующему декарбоксилированию, а также способность вырабатывать биогенные амины и пептиды. Однако не все положения гипотезы Пирса в настоящее время находят подтверждение; в частности, не доказано происхождение всех элементов диффузной эндокринной системы из одних и тех же зачатков, как это предполагал автор.

При попытке объяснить обнаружение ряда веществ, определяемых у высших животных как гормоны, в различных системах организма, а также нахождение тех же или чрезвычайно близких по химической структуре веществ у многих беспозвоночных и даже у растений была высказана гипотеза *о весьма раннем появлении в эволюции молекул, способных выполнять широкие регуляторные функции*. Возможно, что первоначально возникли ферментные молекулы, которые на более поздних этапах эволюции превратились в гормоны. Так, например, *стероидные гормоны* обнаружены у растений и животных, причем животные обеих филетических линий синтезируют стероиды из холестерина. Однако не все стероиды, которые у высокоорганизованных животных стали выполнять функции гормонов, существовали на низших ступенях эволюции; часть из них создавалась по мере возникновения новых жизненных запросов в ходе дальнейшей эволюции из предшественников.

Многие *пептидные гормоны* также очень широко распространены и произошли от других белков, которые существовали на тех стадиях эволюции, когда еще не существовало эндокринной системы. Например, *инсулин*, продуцируемый бета-клетками поджелудочной железы у позвоночных, обнаруживается у них также в кишечнике и мозгу. Инсулин или инсулиноподобное вещество в настоящее время обнаружены в нервной системе ряда высокоорганизованных беспозвоночных (моллюсков, насекомых), а также у простейших (инфузорий) и даже у бактерий. По-видимому, предшественники полипептидных гормонов, из которых в процессе дальнейшей эволюции выработались современные гормоны, уже существовали у животных самых ранних ступеней эволюции. Многие вещества, которые в настоящее время относят к гормонам, возникли у растений до того, как появились животные.

Возникновение эндокринных желез и эндокринной регуляторной системы, происшедшее независимо у беспозвоночных и позвоночных животных, явилось *ароморфозом* (по А. Н. Северцеву), что дало преимущество данным группам в поддержании гомеостаза, повышении их адаптивных возможностей и имело значение для прогрессивной эволюции этих форм. Очевидно, здесь были использованы молекулы, которые существовали и имели широкие регуляторные

функции, являясь ферментами, медиаторами и т. д. В эндокринной системе эти вещества стали выполнять функции гормонов.

На ранних этапах эволюции позвоночных многие гормоны обладают весьма широким и разнообразным спектром действия; у более высокоорганизованных позвоночных для ряда гормонов этот спектр уже более узкий и специфический (например, пролактин, кортикостероиды и др.; см. разд. 6.2). Постепенно происходит также все большая концентрация структур центральных и периферических отделов эндокринной системы. В пределах отдельных эндокринных желез наблюдается не только концентрация однородных элементов, но и объединение в одном органе различных железистых элементов, вырабатывающих разные гормоны. В этом случае такое объединение оказывается полезным для более эффективной работы железы (это хорошо демонстрируется на эволюции системы надпочечника).

В процессе эволюции периферические звенья все больше подчиняются центральному; гормоны периферических эндокринных желез оказывают все большее и многообразное воздействие на центральные отделы системы, совершенствуются механизмы обратной связи.

2.2.2. Регуляция функций эндокринной системы

Гормоны функционируют в качестве элементов регулирующих цепей, поэтому существенно, чтобы они не накапливались в организме и их уровень строго регулировался. Накоплению гормонов препятствуют их инактивация в эффекторных органах и последующее выведение с мочой. Действие многих гормонов может блокироваться благодаря секреции гормонов, обладающих антагонистическим эффектом.

Процессы синтеза и секреции гормонов регулируются с помощью обратной связи, и этот вид управления может осуществляться на разных уровнях одновременно.

Для обеспечения гомеостаза и поддержания на оптимальном уровне всех параметров внутренней среды организма большое значение имеет включение в систему регуляции *различных метаболитов* (жирные кислоты, глюкоза, аминокислоты, ионы и т. д.). Так, например, ионы Ca^{2+} , поступающие в железы, выполняют роль регуляторов секреторного процесса; глюкоза стимулирует гликолиз и ингибирует образование незэтерифицированных жирных кислот. От ее уровня зависит секреция инсулина и т. д. Гормоны и продукты метаболизма могут подавлять выделение какого-либо гормона, действуя по принципу отрицательной обратной связи. Во многих случаях *одна функция контролируется двумя гормонами*. Например, инсулин снижает концентрацию сахара в крови, а глюкагон, действуя, как антагонист инсулина, повышает ее. Конечный результат определяется соотношением этих двух эффектов.

Существует также регуляция и после выделения гормона в кровь. Период полураспада (время, необходимое для расщепления половины имеющегося гормона) для многих гормонов составляет лишь

несколько минут. Этот показатель используется для определения интенсивности их действия.

Как уже указывалось, функционирование эндокринной системы осуществляется в тесном взаимодействии и взаимовлиянии с нервной системой. Это положение легко прослеживается на примере гипоталамуса. *Гипоталамус* получает информацию из внешней и внутренней среды. Из внешней среды по сенсорным системам сигналы поступают в кору больших полушарий и другие отделы мозга. В переработанном виде они передаются в гипоталамус, который интегрирует всю информацию, получаемую из высших отделов мозга и непосредственно от внутренней среды. В результате этих сигналов в гипоталамусе вырабатываются регуляторные гормоны, включающиеся в общую систему эндокринной регуляции. Кроме того, гипоталамус контролирует деятельность симпатической и парасимпатической нервной системы и с их помощью регулирует как деятельность периферических эндокринных желез, так и органов-мишеней.

2.2.3. Функциональное значение гормонов

Гормоны оказывают широкое регулирующее влияние на различные функции организма. Выделяют *три основные функции гормонов*: обеспечение развития организма; обеспечение адаптации физиологических систем (т. е. способность органов и тканей изменять свою активность в зависимости от потребности в ней); обеспечение поддержания важнейших физиологических показателей на постоянном уровне (гомеостатическая функция).

Различные биохимические реакции могут протекать правильным образом лишь в присутствии одного или нескольких гормонов, хотя при увеличении их концентрации реакция не ускоряется. В этих случаях проявляется *пермиссивное* (разрешающее) действие гормона, т. е. сам гормон не влияет на данную систему, но обеспечивает возможность нормального действия другого гормона. Например, *тироксин* обладает пермиссивным действием по отношению к гормонам, регулирующим рост.

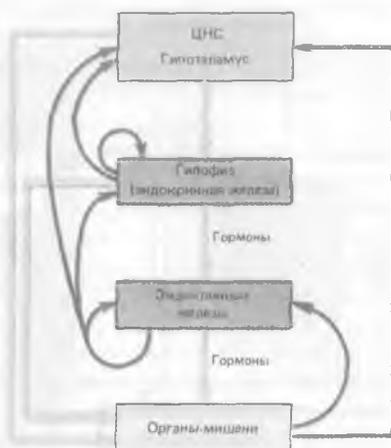
Еще одной важной особенностью действия некоторых гормонов является *синергизм*, т. е. усиление действия одного гормона под влиянием другого.

Гормоны являются *элементами регуляторных систем* (рис. 2.1). С этой точки зрения они разделяются на две группы. В одной, которая включает адреналин, норадреналин, альдостерон, АДГ и другие гормоны, скорость их секреции и концентрация в плазме претерпевают значительные колебания; при этом скорость секреции приспосабливается к меняющейся ситуации. Гормоны другой группы, например *тироксин*, в норме имеют концентрацию на постоянном уровне.

Гормон может действовать как *контролирующий элемент*, при этом скорость его секреции поддерживает определенные уровни показателей — концентрацию глюкозы в крови, осмотическое давление крови или другой физиологический параметр, который в норме сохраняется на постоянном уровне. Слежение за системой

Рис. 2.1 Гормональные взаимодействия и механизм обратной связи в эндокринной системе

Красными стрелками обозначены стимулирующие воздействия, синими — ингибирующие



осуществляется специфическими рецепторами, которые направляют информацию об отклонениях регулируемого параметра от нужного значения в центральный контролер системы. Контролер посылает сигнал в нервной или гормональной форме к эндокринной железе, в результате чего ее секреторная активность снижается или возрастает. Латентный период действия разных гормонов может составлять минуты и часы. В этих случаях постоянный уровень концентрации гормона (III группа) необходим для правильного осуществления различных функций (пермиссивное действие).

2.2.4. Механизм действия гормонов

Действие гормонов основано на стимуляции или угнетении каталитической функции некоторых ферментов в клетках органов-мишеней. Это действие может достигаться путем активации или ингибирования уже имеющихся ферментов. Причем важная роль принадлежит *циклическому аденозинмонофосфату* (цАМФ), который является здесь *вторым посредником* (роль первого посредника выполняет сам гормон). Возможно также увеличение концентрации ферментов за счет ускорения их биосинтеза путем активации генов.

Механизм действия гормонов пептидной и стероидной природы различен. Амины и пептидные гормоны не проникают внутрь клетки, а присоединяются на ее поверхности к специфическим рецепторам в клеточной мембране. Рецептор связан с ферментом аденилатциклазой. Комплекс гормона с рецептором активирует аденилатциклазу, которая расщепляет аденозинтрифосфат (АТФ) с образованием цАМФ. Действие цАМФ реализуется через сложную цепь реакций, ведущую к активации определенных ферментов путем их фосфорилирования, которые и осуществляют конечный эффект гормона (рис. 2.2).

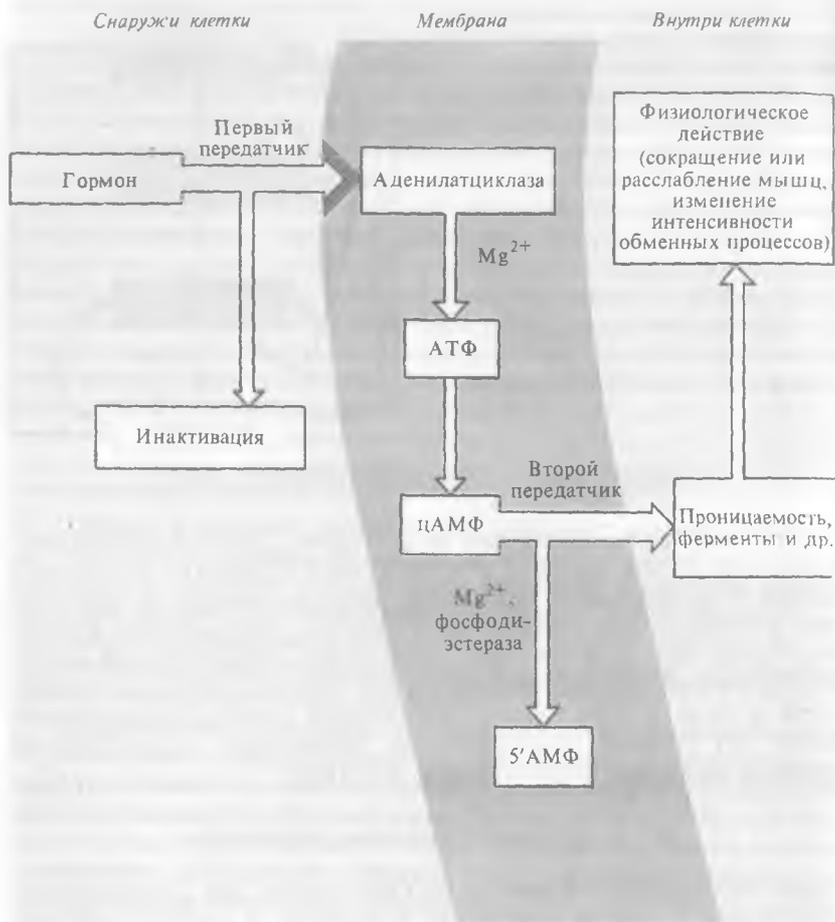


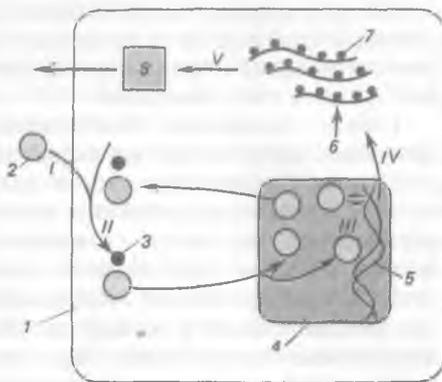
Рис. 2.2. Механизм действия белковых и полипептидных гормонов

Стероидные гормоны, а также T_3 и T_4 (тироксин и трийодтиронин не являются стероидами) — относительно небольшие гормоны, проникающие через клеточную мембрану. Гормон связывается с рецептором в цитоплазме. Образовавшийся гормон-рецепторный комплекс транспортируется в ядро клетки, где вступает в обратимое взаимодействие с ДНК и индуцирует синтез белка (фермента) или нескольких белков. Путем включения специфических генов на определенном участке ДНК одной из хромосом синтезируется матричная (информационная) РНК (мРНК), которая переходит из ядра в цитоплазму, присоединяется к рибосомам и индуцирует здесь синтез белка (рис. 2.3).

В отличие от пептидов, активирующих ферменты, стероидные гормоны вызывают синтез новых ферментных молекул. В связи с

Рис. 2.3. Механизм действия стероидных гормонов:

I — гормон проникает в клетку и связывается с рецептором в цитоплазме; II — рецептор транспортирует гормон в ядро; III — гормон обратимо взаимодействует с ДНК хромосом; IV — гормон активирует ген, на котором образуется матричная (информационная) РНК (мРНК); V — мРНК выходит из ядра и инициирует синтез белка (обычно фермента) на рибосомах; фермент реализует конечный гормональный эффект; 1 — клеточная мембрана, 2 — гормон, 3 — рецептор, 4 — ядерная мембрана, 5 — ДНК, 6 — мРНК, 7 — рибосома, 8 — синтез белка (фермента)



этим эффекты стероидных гормонов проявляются намного медленнее, чем действие пептидных гормонов, но длятся обычно дольше.

2.2.5. Классификация гормонов

На основании функциональных критериев различают *три группы гормонов*: 1) гормоны, которые оказывают влияние непосредственно на орган-мишень; эти гормоны называются *эффекторными*; 2) гормоны, основной функцией которых является регуляция синтеза и выделения эффекторных гормонов; эти гормоны называют *тропными*; 3) гормоны, вырабатываемые нервными клетками и регулирующие синтез и выделение гормонов аденогипофиза; эти гормоны называются *релизинг-гормонами*, или *либеридами*, если они стимулируют эти процессы, или *ингибирующими гормонами*, *статидами*, если они обладают противоположным действием. Тесная связь между ЦНС и эндокринной системой осуществляется в основном с помощью этих гормонов.

В сложной системе гормональной регуляции организма различают более или менее длинные цепи регуляции. Основная линия взаимодействий: ЦНС → гипоталамус → гипофиз → периферические эндокринные железы. Все элементы этой системы объединены обратными связями. Функция части эндокринных желез не находится под регулирующим влиянием гормонов аденогипофиза (например, паразитовидные железы, поджелудочная железа и др.).

2.3. Единство нервных и гуморальных механизмов регуляции

Нейрогуморальная регуляция функций обеспечивает адаптационные реакции от субклеточных до поведенческих. Можно выделить два вида механизмов, лежащих в ее основе: жесткие (фиксированные) и гибкие (нефиксированные).

В основе работы *жестких механизмов регуляции* лежат генетические программы, закрепленные в процессе эволюции и осуществляющие регуляцию достижения постоянно существующих целей; фенотипические влияния сказываются лишь на конкретных формах реализации этих программ.

Гибкие механизмы обеспечивают исполнение организмом секундных задач и тут же перестают функционировать. Например, регуляция функционирования дыхательного центра, чередования вдоха и выдоха определяется генотипическими механизмами, фенотипически же могут меняться длительность каждой фазы и амплитуда этих процессов в соответствии с секундными потребностями организма. Нефиксированные механизмы нейрогуморальной регуляции функций осуществляются срочно создающимися нейронными ансамблями. При этом главным принципом объединения нейронов является *доминанта*, которая обеспечивает синхронизацию работы входящих в ансамбли нервных образований. Количество, функциональная и структурная принадлежность нейронов, входящих в это объединение, определяются конкретными задачами регуляции, а также кинетикой формирования и осуществления программы.

Программа нейрогуморальной регуляции функций реализуется осуществлением эфферентных влияний на исполнительные органы, работа которых обеспечивает адекватные изменения регулируемых параметров. Вычлениют три вида таких влияний: *пусковые*, вызывающие деятельность регулируемой структуры или прекращающие ее; *адаптационные*, влияющие на выраженность реакции и соотношение отдельных ее компонентов при осуществлении функции; наконец, так называемые *влияния готовности*, формирующие состояние готовности регулируемых образований ответить на пусковые и адаптационные влияния.

Составная часть рассматриваемой проблемы — *нейротрофические влияния*. В настоящее время общепризнано, что трофическая функция свойственна всем нервным проводникам. Присуща она и симпатическим нервам в отношении утомленной скелетной мышцы. Однако ее реализация происходит не вследствие прямого действия этих нервов на мышцу, а опосредованно через систему кровообращения. В исследованиях механизмов трофических влияний двигательных нервов на поперечно-полосатую мышцу удалось показать, что хотя импульсные (медиаторные) и неимпульсные влияния тесно связаны, ведущее значение имеют последние. Однако химическая природа нейрофических соединений (*трофогенов*), приносимых к мышце аксоплазматическим транспортом из сомы, неясна.

В качестве нейросекреторной клетки можно рассматривать и моторный нейрон, который передает мышечной клетке долгосрочную информацию, необходимую для поддержания ее структуры и функции. Факт, что многие свойства мышечных клеток регулируются посредством этого механизма, был подтвержден перестройкой различных свойств быстрых и медленных мышц (см. раздел. 1.2.1.), происходящей после перекрестной реиннервации. Это было показано

прежде всего для сократительных свойств мышц, которые изменились в соответствии с новой, «чужой» иннервацией.

Можно предполагать, что аналогичные общие закономерности существуют также и в межнейронных отношениях. Эта точка зрения подкрепляется сведениями о последующих событиях в нейронах после аксотомии конвергирующих на них нервов.

Участие нейротрофических механизмов предполагают при нервных травмах и восстановлении после них, в компенсаторных реакциях нервной системы, в процессах памяти и пластичности, в период старения и при некоторых нервных и мышечных заболеваниях. Ряд заключений о причинах нервной травмы был сделан в опытах с временным прекращением проводимости, а также плазматического тока (посредством действия цитостатика) при сохранении целостности аксонов. На основе изучения течения этого типа атрофии и особенно быстрого возобновления трофики после таких повреждений был сделан вывод, что анатомическая непрерывность нерва, а не импульсная активность препятствует атрофии и фибрилляции мышцы.

2.3.1. Саморегуляция функций организма

Саморегуляция физиологических функций — основной механизм поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне. Саморегуляция, возникнув в процессе эволюции как результат приспособления к воздействиям окружающей среды, присуща всем формам жизнедеятельности. В ходе естественного отбора в процессе приспособления к среде организмами были выработаны общие регуляторные механизмы различной физиологической природы (нейрогуморальные, эндокринные, иммунологические и др.), направленные на достижение и поддержание относительного постоянства внутренней среды.

Способность поддерживать относительное постоянство внутренней среды появляется на сравнительно высоких ступенях развития мира животных. Так, уже у акул рыб концентрация солей в крови и тканях независима от ее изменения во внешней водной среде. У ганоидных и костистых рыб также поддерживаются многие константы внутренней среды.

У человека и высокоорганизованных животных *гомеостатические механизмы достигли совершенства*. Относительное постоянство внутренней среды у них поддерживается нервно-гуморальными физиологическими механизмами, регулирующими деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем, желудочно-кишечного аппарата, почек и потовых желез, которые обеспечивают удаление из организма продуктов обмена веществ.

К наиболее совершенным гомеостатическим механизмам у высших животных и человека относятся *процессы терморегуляции*. У теплокровных животных постоянство температуры тела настолько велико, что в норме ее отклонение не превышает нескольких десятых градуса при самых резких колебаниях температуры внеш-

ней среды. В поддержании нормальной температуры тела участвует большое число сложных процессов регуляции, часть которых в настоящее время изучена.

Определенные признаки терморегуляции наблюдаются уже у животных с непостоянной температурой тела, *пойкилотермных* животных, температура тела которых в большинстве случаев следует за изменениями температуры внешней среды не совсем пассивно. Однако о действительной терморегуляции можно говорить только по отношению к *гомойотермным* (теплокровным) животным.

Особое значение для организма имеет *постоянство состава крови*. Хорошо известна устойчивость ее активной реакции (рН), осмотического давления, числа форменных элементов, содержания глюкозы, соотношения электролитов (натрия, калия, кальция, хлора, магния, фосфора) и т. д. Так, рН крови, как правило, не выходит за пределы 7,35—7,47. Даже резкие нарушения кислотно-щелочного обмена с патологическим накоплением кислот в тканевой жидкости, например при диабетическом ацидозе, очень мало сказываются на активной реакции крови.

Множество отдельных механизмов, регулирующих внутри- и внесистемные взаимоотношения, оказывает в ряде случаев взаимопротивоположные (антагонистические) воздействия, уравнивающие друг друга. Это приводит к установлению подвижного физиологического фона и позволяет живой системе поддерживать *относительное динамическое постоянство*, несмотря на изменения в окружающей среде и сдвиги, возникающие в процессе жизнедеятельности организма.

Гомеостаз в широком смысле слова охватывает проблемы циклического и фазного течения реакций, компенсации, регулирования и саморегулирования физиологических функций, динамики взаимозависимости и взаимообусловленности нервных, гуморальных и других компонентов регуляторного процесса. Практически все константы организма непрерывно колеблются около постоянных уровней.

Границы гомеостаза могут быть жесткими и пластичными, меняться в зависимости от индивидуальных, возрастных, половых, социальных и других условий. *Жесткие константы* (например, осмотическое давление крови) допускают лишь незначительные отклонения от своего уровня, *пластичные константы* (например, уровень кровяного давления или питательных веществ в крови) варьируют в довольно большом диапазоне и в течение длительного времени. Значительная вариабельность уровня кровяного давления, свойственная здоровому человеку в норме, имеет определенный физиологический смысл. Так, повысившееся кровяное давление в результате физической нагрузки или эмоционального сдвига улучшает кровоснабжение многих органов и тканей. Вместе с тем длительное повышение кровяного давления приводит к нарушениям кровоснабжения — кровоизлияниям, таким, как инфаркты и инсульты.

Любые физиологические, физические, химические или эмоциональные воздействия (будь то температура воздуха, изменение атмосферного давления, обычная терапевтическая процедура или

волнение, радость, печаль, горе, прием лекарства и т. д.) могут явиться поводом к выходу организма из состояния динамического равновесия, в котором он пребывает. Таким образом, любое воздействие может оказаться «отклоняющим» или «возмущающим».

Рассмотрим достаточно простой пример. Углеводы служат важнейшим источником энергии для организма. В результате распада и главным образом сгорания в кислороде молекулы углеводов, богатые энергией, постепенно превращаются в молекулы конечных продуктов — воды и диоксида углерода, обладающих малым запасом энергии. Энергия, высвобождающаяся при этом, идет на покрытие энергетических потребностей клеток организма. Ни одна клетка, ни один орган не могут существовать даже кратковременно без расходования энергии и потребления «горючего» в виде углеводов.

Наиболее чувствительны к недостатку снабжения «горючим» нервные и мышечные клетки. Особенно нервные, так как они обладают незначительными запасами в виде гликогена и даже малое и кратковременное снижение уровня сахара в крови (гипогликемия) приводит к тяжелым функциональным расстройствам, вызывающим угрожающие явления в состоянии всего организма. Функции нервных образований в целом зависят от содержания сахара в крови. В крови здорового человека находится примерно 80—120 мг % сахара в виде глюкозы (при определении по методу Хаягедорна).

Обращает внимание *строгое постоянство уровня сахара в крови*, что, по-видимому, наиболее благоприятно для протекания процессов жизнедеятельности и обмена веществ. Оно обеспечивается благодаря очень точно поддерживаемому балансу между потреблением сахара и его поступлением в кровь. Существует не менее семи-восьми механизмов, поддерживающих этот баланс. Центральную роль здесь играет *печень*.

Потребление сахара крови особенно возрастает при повышенной мышечной деятельности. Можно было бы ожидать, что при этом уровень сахара в крови резко понизится и наступит опасное состояние, называемое гипогликемией. Однако этого не происходит: в печени, как в депо углеводов, гликоген распадается до стадии глюкозы, которая и обеспечивает замену сахара в крови. Можно было бы ожидать также и контрастного явления: после приема пищи, богатой углеводами, последние, всасываясь в тонкой кишке, в большом количестве поступают в кровь, что должно было бы привести к значительному и стойкому повышению уровня сахара в крови. Но и этого также не наблюдается, во всяком случае на предполагаемом уровне.

Это обусловлено тем фактом, что отекающая от кишечника, обогащенная сахаром кровь поступает в общий кровоток не сразу, а проходит сначала по воротной вене через печень. В клетках печени глюкоза венозной крови поглощается, образуется гликоген, так что содержание сахара в крови, поступающего из печени в общий кровоток, сохраняется приблизительно на нормальном уровне. При поедании очень большого количества сахара наблюдается лишь небольшое и кратковременное увеличение содержания его в крови,

так называемая *алиментарная гипергликемия*. В этой ситуации вследствие превышения «почечного порога» для глюкозы ее избыток удаляется с мочой.

Какие же адекватные раздражители возбуждают и приводят в действие *механизмы регулирования уровня сахара в крови*? Последние могут, очевидно, вступать в действие только в ответ на определенные возмущающие стимулы. В настоящее время можно с уверенностью утверждать, что таким стимулом является *сам уровень сахара в крови*, изменения которого обуславливают и определяют регуляторную деятельность организма. Эта деятельность осуществляется в тех случаях, когда уровень сахара в крови становится выше или ниже нормы. Вступление в действие регуляторных механизмов вызывается изменением той величины, постоянство и регулирование которой необходимы организму. Этот факт свидетельствует о наличии здесь *замкнутой причинной цепи*, аналогичной техническому замкнутому контуру регулирования. В самом деле, изменение уровня сахара в крови вызывает противоположно возмущению регулирующие действия. Последние вызывают новые изменения уровня сахара крови; их сдвиги приводят в свою очередь к новым поправкам и т. д.

Принимая за регулируемый параметр в системе углеводной регуляции уровень сахара в крови, необходимо подчеркнуть, что в основе представлений об углеводном обмене лежит положение об адекватном снабжении клеток организма глюкозой в количестве, соответствующем их потребности. Именно непосредственная потребность клеток в сахаре и определяет подлежащие регулированию соотношения. Поддержание постоянного уровня сахара в крови является, следовательно, не конечной целью регулирования, а средством для достижения указанной цели.

Применяя техническую терминологию, можно подчеркнуть, что цепь регулирования уровня сахара в крови представляет собой «систему с переходным и передаточным запаздыванием». Необходимым условием всякого регулирования является непрерывное измерение подлежащей регулированию величины с помощью рецепторного измерительного устройства. Полагают, что гликогенорецепторы периферии (печени, поджелудочной железы), как и сахарочувствительные клетки центров (гипоталамуса), формируют афферентный поток сигналов, преобразуемый в межоточном мозге и гипофизе в эфферентные посылы, исходящие из центров и несущие приказы исполнительным механизмам. Исключительно важную роль в регуляции уровня сахара в крови играют гормоны коры надпочечников (*глюкокортикоиды*), их мозгового вещества (*адреналин*), а также поджелудочной железы (*инсулин и глюкагон*) и щитовидной железы (*тироксин*) (см. гл. 6).

Закончив краткое рассмотрение углеводной регуляции, вернемся снова к фундаментальному физиологическому закону — *гомеостазу*. Любое раздражение, особенно стресс, ведет к возникновению сложного комплекса реакций, основная цель которых приспособить организм к изменившимся условиям, предотвратить или сгладить

возможный сдвиг во внутренней среде, в состоянии и деятельности органов, физиологических систем, организма в целом. Раздражение — толчок в возникновении длинной цепи взаимосвязанных физиологических процессов, выражающихся в одних случаях нарастающими, а в других — затухающими фазовыми колебаниями состава крови, ускорением кругооборота физиологически активных веществ, гормонов, медиаторов, ионов, продуктов обмена веществ, изменением проницаемости тканевых барьеров, клеточных мембран, повышением или снижением реактивности самой комплексной нейрогуморально-гормональной системы.

Для развития организма постоянно необходимо дополнительное количество энергии и пластических веществ, которое не может приобрести полностью уравновешенная гомеостатическая система. Иначе для реализации программы развития организма необходимо нарушение стабильности, нарушение гомеостаза. Таким образом, наряду с законом сохранения гомеостаза в развивающейся системе должен соблюдаться и другой закон — закон отклонения гомеостаза.

Закрепившееся в процессе эволюционного развития состояние гомеостаза позволяет организму приспосабливаться к условиям окружающего мира. Адаптация при этом может быть оптимальной, неоптимальной и даже вредной, связанной с нарушением жизнедеятельности. Живая система способна перестраиваться, переходить на новый гомеостатический уровень, активизируя при этом одни регулирующие системы и тормозя другие.

Адаптация к стрессорным факторам осуществляется на всех уровнях организации начиная с клеточного, однако для реализации гомеостатической защитной реакции у высших животных имеется специализированная *адаптационная система*. Основными компонентами этой системы являются *кора надпочечников*, вырабатывающая гормон защиты — кортизол, *гипофиз*, который высвобождает кортикотропин, регулирующий продукцию кортизола, и, наконец, *гипоталамус*, контролирующей секрецию кортикотропина, а также другие отделы ЦНС (см. разд. 6.2).

2.3.2. Принцип обратной связи как один из ведущих механизмов в регуляции функций организма

Процесс саморегуляции постоянно сохраняет циклический характер и осуществляется на основе «золотого правила»: какое-либо отклонение от константного уровня любого жизненного фактора служит толчком к немедленной мобилизации аппаратов, вновь восстанавливающих этот постоянный уровень.

По своей природе *физиологическая саморегуляция является автоматическим процессом*. Факторы, отклоняющие константу, и силы, ее восстанавливающие, всегда находятся в определенных количественных соотношениях. В этом физиологическая саморегуляция тесно соприкасается с закономерностями, сформулированными кибернетикой, теоретическим стержнем которой является автоматическая регуляция заданного фактора при помощи *замкнутого*

контура с обратной связью. Наличие обратной связи уменьшает влияние изменений параметров системы на работу ее в целом, обеспечивает также ее стабилизацию и устойчивость, улучшает переходные процессы, обеспечивает повышение ее помехоустойчивости за счет уменьшения влияния помех.

Связь выхода системы с ее входом через усилительное звено с положительным коэффициентом усиления — *положительная обратная связь*, с отрицательным усилением — *отрицательная обратная связь*. Положительная обратная связь повышает коэффициент усиления и обеспечивает возможность управления значительными потоками энергии, затрачивая при этом малые энергетические ресурсы. Заметим, однако, что в биологических системах положительная обратная связь реализуется в основном в патологических ситуациях. *Отрицательная обратная связь обычно улучшает устойчивость системы*, т. е. ее свойство возвращаться к первоначальному состоянию после прекращения влияния внешнего возмущения.

Требование устойчивости — одно из основных требований для системы управления, так как устойчивость определяет, как правило, работоспособность всей системы.

Обратные связи в организме обычно *иерархичны*, накладываются одна на другую и дублируют друг друга. Их можно делить по разным категориям, например, по постоянной времени — на быстродействующую нервную и более медленную гуморальную и т. д. Например, ту же систему регулирования сахара в крови следует рассматривать как многоконтурную. В основе действия отдельных замкнутых контуров этой системы лежит принцип, по существу подобный принципу действия соответствующих технических систем. В постоянно замкнутом контуре регулирования все время измеряются текущие отклонения подлежащей регулированию вегетативной величины от ее заданного значения, и на основе этой информации управляющий исполнительными органами центр производит такую их перестройку, в результате которой возникающие отклонения регулируемой величины ликвидируются.

В 30-е гг. советский биолог М. М. Завадовский на основании изучения гуморальных механизмов регуляции в растущем организме выдвинул общебиологический принцип регуляции процессов развития и гомеостаза «плюс — минус взаимодействие». Сущность этой концепции сводится к следующему. Если между двумя органами (процессами) имеется непосредственная связь, причем первый орган (процесс) стимулирует второй, то второй тормозит первый, и наоборот. В сущности, речь идет о механизме обратной связи. При этом имеются в виду такие формы взаимодействия, когда прямая и обратная связи между органами и процессами имеют противоположные знаки: плюс — минус, минус — плюс. Такого типа связи обеспечивают животному и человеку свойства саморегулирующейся системы с высокой степенью устойчивости.

В ходе исследования роли афферентной информации в осуществлении локомоторных актов Н. А. Бернштейн выдвинул идею о *сенсорных коррекциях*, в соответствии с которой непрерывное уча-

стве потока афферентной сигнализации контрольного или коррекционного значения является необходимым компонентом двигательных реакций. Каждый случай упорядоченного реагирования представляет собой непрерывный циклический процесс взаимодействия организма с переменчивыми условиями окружающей или внутренней среды. При этом огромную роль играет контролирующая коррекционная афферентация.

Другой советский физиолог, П. К. Анохин, еще в 30-е гг. и, пожалуй, впервые четко обосновал понятие *обратной, или санкционирующей, афферентации*, т. е. обязательной при любом действии импульсации, которая идет от рецепторов в ЦНС и информирует о результатах произведенного действия, соответствующего или не соответствующего намеченной цели. При дальнейшей разработке механизма последний получил название *акцептора результата действия*.

Примерам осуществления обратных связей в организме нет числа. Рассмотрим лишь некоторые процессы регулирования в нервной системе. Распространение нервных влияний отдаленно напоминает железнодорожное движение от одной станции до другой. Грузооборот станции определяется в основном не ее величиной, количеством складских помещений и т. д., а густотой и пропускной способностью ее линий связи с другими станциями. Аналогичным образом и в нервной системе упор в регуляции зачастую делается на доклеточное звено — синаптический аппарат. Подобно семафорам и стрелкам, перед которыми часто останавливается движение, в нервной системе осуществляется *пресинаптическое регулирование*. Суть его заключается в том, что импульсы возбуждения, бегущие по одним волокнам, благодаря специализированному промежуточному нейрону затрудняют распространение таких же импульсов по другим нервным волокнам и «поезд останавливается перед семафором».

В центральной нервной системе существует еще один вид регуляции, пожалуй наиболее изученный, осуществляемый на выходе рефлекторной дуги, — *возвратное торможение*. В этом случае импульсы, распространяющиеся от моторной клетки к мышцам, частично возвращаются в спинной мозг и через специализированный промежуточный нейрон — клетку Реншоу — уменьшают активность тех же или других моторных нейронов, десинхронизируя их деятельность. В результате этого мышечные волокна сокращаются не одновременно, что обеспечивает плавность мышечных движений. Пример с мотонейронами спинного мозга, возможно, самый яркий, но вообще подобные способы саморегуляции рефлекторной деятельности по типу отрицательной обратной связи широко распространены в ЦНС.

Значение механизмов обратной связи в поддержании гомеостаза чрезвычайно велико. Так, поддержание константного уровня кровяного давления всегда является следствием взаимодействия двух сил: нарушающей этот уровень и восстанавливающей его. В результате увеличенной импульсации из барорецептивных областей (главным образом синокаротидной зоны) снижается тонус вазомоторных симпатических нервов и повышенное кровяное давление нормали-

зуется (см. также разд. 5.4;8.6). Депрессорные реакции в норме оказываются сильнее прессорных реакций.

Увеличение содержания в крови катехоламинов — адреналина и норадреналина — при их инъекции или при естественной реакции организма на внешнее воздействие приводит к активации периферических эффекторных образований, тем самым имитируя возбуждение симпатического отдела нервной системы, но при этом снижает симпатикотонус и препятствует дальнейшему высвобождению и синтезу этих соединений.

2.3.3. Рефлекторный принцип регуляции функций

В основе представлений о нейрогуморальной регуляции функций лежит учение о рефлексе. *Рефлексом* называют любую ответную реакцию организма, осуществляющуюся с участием нервной системы.

Структурной основой осуществления таких реакций является *рефлекторная дуга*, включающая пять звеньев: *рецепторы*, воспринимающие воздействие раздражителей; *афферентные нейроны*, связывающие своими отростками рецепторы с центрами нервной системы и обеспечивающие центростремительное проведение сигнала; *промежуточные*, или *вставочные, нейроны*, представляющие собой центральную часть рефлекторной дуги, или нервный центр; *эфферентные нейроны*, по аксонам которых происходит центробежное проведение сигналов к периферическим органам и тканям; *эффекторы*, или *исполнительные органы* (поперечно-полосатые скелетные или гладкие мышцы внутренних органов, железы), осуществляющие соответствующую рефлекторную деятельность.

Во всех учебниках утверждается, что замыкательное звено рефлекторной цепи — центральная нервная система. Это в подавляющем числе случаев так, однако в недавнем прошлом в ряде отечественных и зарубежных лабораторий описаны и *местные рефлексы*, замыкающиеся в периферических вегетативных ганглиях. Именно они во многом восстанавливают и обеспечивают функции децентрализованных или пересаженных внутренних органов.

Разбирая структуру рефлекторной дуги, надо иметь в виду, что она является замкнутой. Поступая в кровь, физиологически активные вещества (прежде всего медиаторы и гормоны) составляют в определенных условиях *гуморальное звено рефлекторной дуги*. Они передают в спинной и головной мозг соответствующую информацию, под влиянием которой возникает поток нервных импульсов из ЦНС в эффекторные органы. Классическая рефлекторная дуга, таким образом, усложняется, превращаясь в многозвенное кольцо, в котором нервное звено сменяется гуморальным, а гуморальное — нервным. Принимая во внимание важное значение гистогематических, а также и гематоэнцефалических барьеров, в изучение которых внесла большой вклад советский физиолог академик Л. С. Штерн, можно говорить о *едином рефлекторном нейрогуморально-гормонально-барьерном механизме регуляции в организме*.

Определенные рефлекторные реакции могут включать различное количество рецепторов, афферентных и эфферентных нейронов и сложные процессы взаимодействия возбуждательных и тормозных процессов в центрах нервной системы. Области тела, в пределах которых расположены специализированные рецепторы, раздражение которых обуславливает строго определенные рефлексы, получили название *рефлексогенных зон* или *рецептивных полей*.

Афферентный путь проведения информации от рецепторов в ЦНС обычно включает в себя биполярный нейрон спинальных ганглиев. Помимо этого пути чувствительными проводниками могут служить вегетативные нейроны II типа, способные образовывать релейные соединения на различных уровнях нервной системы.

В отличие от редких случаев, отмеченных для соматических нервных образований (регуляция деятельности скелетных мышц), для всех вегетативных рефлексов характерна *полисинаптическая рефлекторная дуга*. Структурная и функциональная организация нервных центров наиболее изучена на уровне спинного и продолговатого мозга. Надсегментарные рефлекторные процессы, доходящие над ними и вовлекающие миллионы и миллиарды нейронов разной морфологической, физиологической и химической природы, изучены гораздо хуже. Необходимо всегда учитывать, что нервные импульсы при всяком рефлекторном акте способны широко распространяться в центральной нервной системе по многочисленным проводящим путям, включая стохастически функционирующие интернейроны.

Благодаря *иррадиации возбуждения* в ЦНС через один афферентный вход воздействие может распространиться на значительное число эфферентных нейронов. Взаимоотношения между рефлексами как содружественные, так и антагонистические, их цепной характер — предмет особого подробного рассмотрения. Не менее подробного освещения заслуживают и процессы интеграции, синтеза разнородных по своей природе возбуждений в ЦНС.

Особое внимание должен привлечь феномен *доминанты*, сформулированный академиком А. А. Ухтомским как временно господствующая рефлекторная система, направляющая работу нервных центров в данный момент. Интимные механизмы доминанты не определены, феноменология же ее вполне конкретна. Предварительно подготовленное импульсами своей рефлекторной дуги, подкрепленное в результате суммации влияниями из постороннего источника, возникающее в доминантном очаге возбуждение тормозит прочие рефлексы на очередные раздражители. В норме доминанта представляет собой функциональное объединение нервных центров, состоящее из изменчивого коркового компонента вместе с подкорковым, а также вегетативных и гуморальных сдвигов.

В развитии рефлекторной теории чрезвычайно важный вклад был сделан И. М. Сеченовым, распространившим *понятие рефлекторных актов* на все характеристики поведения человека, в том числе и на его психические проявления. Однако упрощенное

понимание рефлекса как механизма, заканчивающегося унитарным рефлекторным действием, по существу «останавливало» понимание динамики развития поведения организма и не полностью раскрывало приспособительное значение рефлексов. Учение об условном рефлексе И. П. Павлова позволило сделать существенный шаг вперед в развитии рефлекторной теории и познании механизмов рефлекторного действия. Ниже рассмотрены общие понятия о системах.

Конкретным аппаратом саморегуляции функций организма является функциональная система, представляющая обширное взаимодействие центральных и периферических образований, составляющих совокупно действующий комплекс с определенными физиологическими свойствами. Такой аппарат может включать в себя различные анатомические образования, комбинации гуморальных веществ, объединенных взаимозависимостью и участием в каких-либо приспособительных реакциях организма.

Каждая функциональная система, по определению П. К. Анохина, представляет собой до некоторой степени замкнутую систему благодаря постоянной обратной связи, осуществляемой с периферических исполнительных органов. Таким образом, каждая функциональная система имеет определенный комплекс афферентных посылов, который через акцептор действия определяет выполнение ее функции. Так, при дыхательном акте афферентные импульсы следуют от диафрагмы, трахеи, легких, межреберных мышц. Несмотря на их различное происхождение, эти влияния интегрируются в центральной нервной системе путем временных и тонких соотношений между ними.

В организме существуют и регуляторные системы, работающие не по принципу рассогласования, а с учетом оценки величины поступающего сигнала, который нарушает состояние системы. Толчком к их деятельности служит отклонение от заданной величины не на выходе, а на входе системы, т. е. действие на систему раздражителей, отличающихся от заданных параметров. На входе этого регулятора «по возмущению» имеются устройства, которые улавливают и оценивают величину поступающего сигнала, нарушающего состояние системы. Если эта величина превышает допустимую и способна вызвать нежелательные отклонения в состоянии системы, то возникают команды, обеспечивающие нейтрализацию влияния этих сигналов и сохранение стабильного состояния системы. В этой ситуации происходит не восстановление уже нарушенного состояния системы, а предупреждение возможности таких нарушений.

Пример пресинаптического торможения в нервной системе уже приводился, но надо иметь в виду, что оно является только частным проявлением пресинаптического регулирования. Пресинаптические терминалы с их богатым рецепторным аппаратом во многих случаях являются ареной действия гуморальных веществ, в результате чего и осуществляется коррекция синаптического процесса и рефлекторной дуги в целом.

В регуляторных, защитных, компенсаторных — любых физиологических реакциях имеет место взаимодействие обоих принципов и обоих механизмов регуляции, функционирующих на входе и выходе системы.

Для любой функциональной системы необходимо получение информации о ее состоянии, о величине поступающих сигналов и возникающих при этом сдвигах в ее деятельности. Необходим аппарат сличения параметров этих сдвигов или параметров поступающих сигналов с величиной наличных и нормальных для данной системы параметров. Конечно, необходим аппарат, формирующий команды, предотвращающие эти сдвиги. Действие этих команд осуществляется как путем нормализации уже возникших отклонений, так и предупреждением нежелательных эффектов возмущающего входного сигнала посредством уменьшения силы сигнала, снижения чувствительности системы к данному возмущающему действию или предотвращения его.

Абсолютным условием саморегуляторных приспособлений организма является наличие следующих факторов, придающих функциональной системе определенную направленность действия.

1. Достижимый в результате регуляции приспособительный эффект или константа жизненно необходимы для организма. Такие жизненно важные константы определяются генотипически в ходе филогенетического развития. Функциональная особенность каждой саморегуляции зависит от того, насколько она податлива действию внешних и внутренних факторов, ее отклоняющих. Пример «жесткой» функциональной системы (осмотическое давление крови) и «пластичной» (уровень кровяного давления) уже приводился.

2. Саморегуляция — циклический, фазовый процесс, разыгрывающийся на вполне конкретном аппарате структур и механизмов, составляющих в совокупности функциональную систему. Все саморегуляторные приспособления диктуются фактом отклонения конечного приспособительного эффекта или несоответствия силы входного возмущающего сигнала потребностям системы.

3. Одним из обязательных условий саморегуляции является информация о конечном приспособительном эффекте в центральные регулирующие аппараты организма, так же как и нивелирование нежелательных или чрезмерных влияний «на входе» системы.

4. В зависимости от широты охвата органов и систем саморегуляции могут быть различными по характеру. Одни из них осуществляются с помощью аппаратов функциональных систем, компоненты которых не выходят за пределы организма и потому конечный приспособительный эффект достигается на основе внутренних циклов организма. К этой категории регуляций относится уже упоминавшийся контроль уровня сахара в крови.

Примером работы функциональных систем с обширным комплексом внешних факторов является саморегуляция количества питательных веществ, находящихся в кровяном русле. Они служат источником обмена веществ в тканях, и потому их истощение является непрерывным процессом, отражающим трату энергии ор-

ганизмом. Специфический рецепторный аппарат этой достаточно пластичной константы, по-видимому, расположен в латеральной области гипоталамуса. Уменьшение уровня питательных веществ ведет к активации гипоталамических образований, вовлечению в реакцию подкорковых и корковых центров, что проявляется в возникновении объективного ощущения голода. Параллельно организуются специфические поведенческие акты, которые в целом получили название *пищедобывательного поведения*. После добычи пищи, ее переработки в желудочно-кишечном тракте, всасывания в кровь концентрация питательных веществ в ней повышается и этим самым снижается возбужденное состояние пищевых центров гипоталамуса.

5. В случае экстремального воздействия на организм саморегулирующиеся системы формируют защитно-приспособительные реакции, охраняют постоянство конечного приспособительного эффекта и в сумме подчиняются ряду общих законов развития. Среди этих законов важнейшим является тот, который определяет соотношение воздействующего и защитного эффектов. В условиях нормального протекания саморегулирующихся процессов сила максимально возможного защитного приспособления организма всегда должна быть большей, чем выраженность максимально возможного отклонения данного приспособительного конечного эффекта от константного уровня.

Например, как бы ни было высоко кровяное давление, количество возникающих на периферии депрессорных влияний в сумме должно быть всегда более сильным, чем те факторы, которые отклоняют уровень кровяного давления. В этом и состоит причина того, что в норме, несмотря на эпизодические подъемы кровяного давления, оно непременно возвращается к исходному уровню.

Не менее важным свойством саморегулирующихся систем является опережающая мобилизация тех нервных импульсаций, которые возникают в рецепторах приспособительного эффекта. Мобилизация защитных приспособлений организма происходит в значительно большей прогрессии, чем нарастание отклоняющих факторов. Отмеченная закономерность приводит к тому, что с каждым новым этапом нарастания отклонения происходит несоответственно высокая мобилизация обратной информации в центральную нервную систему. Способность саморегулирующихся функциональных систем сопротивляться отклонениям с помощью прогрессирующей мобилизации защитных приспособлений с повышающейся силой охраняет жизненно важные константы, делает маловероятными отклонения от нормы.

Заключение

Организм постоянно приспосабливается к изменяющимся условиям окружающей среды. Процесс приспособления обеспечивает совокупность физиологических процессов. В основе их регуляции лежит взаимосвязь всех органов и функциональных

систем организма, что обеспечивает согласованные ответные реакции.

В процессе эволюции наиболее древней формой взаимодействия между клетками является гуморальная — посредством веществ, выделяющихся в жидкости организма. В дальнейшем возникли эндокринные железы, которые вырабатывают гормоны, оказывающие влияние на функции организма. Произошло развитие механизмов нервной регуляции функций, обеспечивающей точную направленность и быстрое действие, скорость которого значительно выше, чем действие гормонов.

Взаимодействие нервной и гормональной систем создает единый интегративный механизм и обеспечивает осуществление всех функций организма, его приспособление в условиях изменяющейся внешней и внутренней среды. Нервные клетки способны продуцировать секрет, который содержит гормоны, поступающие во внутреннюю среду и регулирующие функции организма; это явление называется *нейросекрецией*. У беспозвоночных животных вначале преобладающее большинство гормонов вырабатываются клетками нервных ганглиев; затем развиваются железы эпителиального происхождения.

У всех позвоночных животных в гипоталамусе существуют нейросекреторные центры, которые вырабатывают гормоны, оказывающие влияние непосредственно на органы- или ткани-мишени (АДГ, окситоцин и др.) либо действующие на гипофиз и регулирующие функцию его клеток (гипоталамические рилинг- и ингибирующие гормоны). Гормоны аденогипофиза стимулируют действие эндокринных желез, вырабатывающих собственные гормоны, или оказывают непосредственное влияние на ряд органов и тканей.

Медиаторы тоже являются продуктами нервных клеток и выделяются окончаниями аксонов в синаптическую щель. Показано, что одни и те же вещества могут функционировать в качестве медиатора и гормона (например, некоторые катехоламины). Для ряда гормонов в настоящее время установлена множественная локализация биосинтеза, например ряд гормонов желудочно-кишечного тракта обнаруживается в мозгу; в мозгу обнаружены и многие другие гормоны. Вещества, которые известны у позвоночных как гормоны, найдены также у многих беспозвоночных животных и у растений. Предполагают, что в эволюции рано возникли молекулы, способные выполнять широкие регуляторные функции; это были ферменты, медиаторы. В дальнейшем часть из них стала выполнять функции гормонов. Возникновение эндокринных желез, очевидно, произошло на более поздних этапах эволюции.

В настоящее время у позвоночных животных основная линия взаимодействия: ЦНС → гипоталамус → периферические эндокринные железы. Все элементы этой системы объединены обратными связями, осуществляющимися на разных уровнях. Гипоталамус интегрирует всю информацию, получаемую от

высших отделов мозга и от внутренней среды, и передает свои влияния эндокринной системе; таким образом наиболее тесно осуществляется взаимодействие нервной и эндокринной систем.

Основным механизмом поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне (гомеостаз) является *саморегуляция физиологических функций*, осуществляющаяся на основе единства гуморальных и нервных механизмов регуляции. У высших животных и человека наиболее совершенны механизмы гомеостаза, например терморегуляции. Физиологическая саморегуляция функций является автоматическим процессом. Значение механизмов обратной связи в поддержании гомеостаза чрезвычайно велико.

В регуляции функций большое значение имеет также *рефлекторный принцип*. Основой осуществления рефлекторных реакций является рефлекторная дуга, включающая пять основных звеньев. В ряде случаев поступающие в кровь физиологически активные вещества (медиаторы и гормоны) составляют гуморальное звено рефлекторной дуги. В регуляции функций большое значение имеет также феномен доминанты — временно господствующая рефлекторная система, направляющая работу нервных центров в определенный период.

Рекомендуемая литература

- Анохин П. К.* Узловые вопросы теории функциональных систем. М., 1980.
Бикл Дж. Гормоны животных. М., 1986.
Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.-Л., 1937.
Гродинз Ф. Теория регулирования и биологические системы. М., 1966.
Дильман В. М. Большие биологические часы. М., 1986.
Кассиль Г. Н. Внутренняя среда организма. М., 1983.
Ноздрачев А. Д. Физиология вегетативной нервной системы. Л., 1983.
Потемкин В. В. Эндокринология. М., 1984.
Розен В. Б. Основы эндокринологии. М., 1980.
Ткачук В. А. Введение в молекулярную эндокринологию. М., 1983.
Угрюмов М. В. Нейроэндокринная регуляция в онтогенезе. М., 1989.
Физиология гормональной рецепции/Под ред. В. Г. Шаляпиной. Л., 1986.
Харди Р. Гомеостаз. М., 1986.

3

Физиология нервной системы

3.1. Этапы развития центральной нервной системы

Появление многоклеточных организмов явилось первичным стимулом для дифференциации систем связи, которые обеспечивают целостность реакций организма, взаимодействие между его тканями и органами. Это взаимодействие может осуществляться как гуморальным путем посредством поступления гормонов и продуктов метаболизма в кровь, лимфу и тканевую жидкость, так и за счет функции нервной системы, которая обеспечивает быструю передачу возбуждения, адресованного к вполне определенным мишеням.

3.1.1. Нервная система беспозвоночных животных

Нервная система как специализированная система интеграции на пути структурного и функционального развития проходит через несколько этапов, которые у первично- и вторичноротых животных могут характеризоваться чертами параллелизма и филогенетической пластичностью выбора.

Среди беспозвоночных наиболее примитивный тип нервной системы в виде *диффузной нервной сети* встречается у типа кишечнополостных. Их нервная сеть представляет собой скопление мультиполярных и биполярных нейронов, отростки которых могут перекрещиваться, прилегать друг к другу и лишены функциональной дифференциации на аксоны и дендриты. Диффузная нервная сеть не разделена на центральный и периферический отделы и может быть локализована в эктодерме и энтодерме.

Эпидермальные нервные сплетения, напоминающие нервные сети кишечнополостных, могут быть обнаружены и у более высокоорганизованных беспозвоночных (плоские и кольчатые черви), однако здесь они занимают соподчиненное положение по отношению к центральной нервной системе (ЦНС), которая выделяется как самостоятельный отдел.

В качестве примера такой централизации и концентрации нервных элементов можно привести *ортогональную нервную систему* плоских червей. Ортогон высших турбеллярий представляет собой

упорядоченную структуру, которая состоит из ассоциативных и двигательных клеток, формирующих вместе несколько пар продольных тяжей, или стволов, соединенных большим числом поперечных и кольцевых комиссуральных стволов. Концентрация нервных элементов сопровождается их погружением в глубь тела.

Плоские черви являются билатерально симметричными животными с четко выраженной продольной осью тела. Движение у свободноживущих форм осуществляется преимущественно в сторону головного конца, где концентрируются рецепторы, сигнализирующие о приближении источника раздражения. К числу таких рецепторов турбеллярий относятся пигментные глазки, обонятельные ямки, статисты, чувствительные клетки покровов (см. разд. 4.2.1; 4.5.1), наличие которых способствует концентрации нервной ткани на переднем конце тела. Этот процесс приводит к формированию *головного ганглия*, который, по меткому выражению Ч. Шеррингтона, можно рассматривать как ганглиозную надстройку над системами рецепции на расстоянии.

Ганглионизация нервных элементов получает дальнейшее развитие у высших беспозвоночных, кольчатых червей, моллюсков и членистоногих. У большинства кольчатых червей брюшные стволы ганглионизированы таким образом, что в каждом сегменте тела формируется по одной паре ганглиев, соединенных коннективами с другой парой, расположенной в соседнем сегменте.

Ганглии одного сегмента у примитивных аннелид соединены между собой поперечными комиссурами, и это приводит к образованию *лестничной нервной системы*. В более продвинутых отрядах кольчатых червей наблюдается тенденция к сближению брюшных стволов вплоть до полного слияния ганглиев правой и левой сторон и перехода от *лестничной* к *цепочечной нервной системе*. Идентичный, цепочечный тип строения нервной системы существует и у членистоногих с различной выраженностью концентрации нервных элементов, которая может осуществляться не только за счет слияния соседних ганглиев одного сегмента, но и при слиянии последовательных ганглиев различных сегментов.

Эволюция нервной системы беспозвоночных идет не только по пути концентрации нервных элементов, но и в направлении усложнения структурных взаимоотношений в пределах ганглиев. Не случайно в современной литературе отмечается *тенденция сравнивать брюшную нервную цепочку со спинным мозгом позвоночных животных*. Как и в спинном мозгу, в ганглиях обнаруживается поверхностное расположение проводящих путей, дифференциация нейропиля на моторную, чувствительную и ассоциативные области. Это сходство, являющееся примером параллелизма в эволюции тканевых структур, не исключает, однако, своеобразия анатомической организации. Так, например, расположение туловищного мозга кольчатых червей и членистоногих на брюшной стороне тела обусловило локализацию моторного нейропиля на дорсальной стороне ганглия, а не на вентральной, как это имеет место у позвоночных животных.

Процесс ганглионизации у беспозвоночных может привести к формированию *нервной системы разбросанно-узловой типа*, которая встречается у моллюсков. В пределах этого многочисленного типа имеются филогенетически примитивные формы с нервной системой, сопоставимой с ортогоном плоских червей (боконервные моллюски), и продвинутые классы (головоногие моллюски), у которых слившиеся ганглии формируют дифференцированный на отделы мозг.

Прогрессивное развитие мозга у головоногих моллюсков и насекомых создает предпосылку для возникновения своеобразной иерархии командных систем управления поведением. *Низший уровень интеграции* в сегментарных ганглиях насекомых и в подглоточной массе мозга моллюсков служит основой для автономной деятельности и координации элементарных двигательных актов. В то же время мозг представляет собой *более высокий уровень интеграции*, где могут осуществляться межанализаторный синтез и оценка биологической значимости информации. На основе этих процессов формируются нисходящие команды, обеспечивающие вариантность запуска нейронов сегментарных центров. Очевидно, взаимодействие двух уровней интеграции лежит в основе пластичности поведения высших беспозвоночных, включающего врожденные и приобретенные реакции.

В целом, говоря об эволюции нервной системы беспозвоночных, было бы упрощением представлять ее как линейный процесс. Факты, полученные в нейроонтогенетических исследованиях беспозвоночных, позволяют допустить множественное (полигенетическое) происхождение нервной ткани беспозвоночных. Следовательно, эволюция нервной системы беспозвоночных могла идти широким фронтом от нескольких источников с изначальным многообразием.

На ранних этапах филогенетического развития сформировался *второй ствол эволюционного древа*, который дал начало иглокожим и хордовым. Основным критерием для выделения типа хордовых является наличие хорды, глоточных жаберных щелей и дорсального нервного тяжа — нервной трубки, представляющей собой производное наружного зародышевого листка — эктодермы. *Трубочатый тип нервной системы* позвоночных по основным принципам организации отличен от ганглионарного или узлового типа нервной системы высших беспозвоночных.

3.1.2. Нервная система позвоночных животных

Нервная система позвоночных закладывается в виде сплошной нервной трубки, которая в процессе онто- и филогенеза дифференцируется на различные отделы и является также источником периферических симпатических и парасимпатических нервных узлов. У наиболее древних хордовых (бесчерепных) головной мозг отсутствует и нервная трубка представлена в малодифференцированном состоянии.

Согласно представлениям Л. А. Орбели, С. Херрика, А. И. Карамяна, этот критический этап развития центральной нервной си-

стемы обозначается как *спинальный*. Нервная трубка современного бесчерепного (ланцетника), как и спинной мозг более высоко организованных позвоночных, имеет метамерное строение и состоит из 62—64 сегментов, в центре которых проходит *спинно-мозговой канал*. От каждого сегмента отходят брюшные (двигательные) и спинные (чувствительные) корешки, которые не образуют смешанных нервов, а идут в виде отдельных стволов. В головных и хвостовых отделах нервной трубки локализованы гигантские клетки Родэ, толстые аксоны которых образуют проводниковый аппарат. С клетками Родэ связаны светочувствительные глазки Гесса, возбуждение которых вызывает отрицательный фототаксис (см. разд. 4.8.3).

В головной части нервной трубки ланцетника находятся крупные ганглиозные клетки Овсянникова, имеющие синаптические контакты с биполярными чувствительными клетками обонятельной ямки. В последнее время в головной части нервной трубки идентифицированы нейросекреторные клетки, напоминающие гипофизарную систему высших позвоночных. Однако анализ восприятия и простых форм обучения ланцетника показывает, что на данном этапе развития ЦНС функционирует по принципу эквипотенциальности, и утверждение о специфике головного отдела нервной трубки не имеет достаточных оснований.

В ходе дальнейшей эволюции наблюдается перемещение некоторых функций и систем интеграции из спинного мозга в головной — *процесс энцефализации*, который был рассмотрен на примере беспозвоночных животных. В период филогенетического развития от уровня бесчерепных до уровня круглоротых *формируется головной мозг* как надстройка над системами дистантной рецепции.

Исследование ЦНС современных круглоротых показывает, что их головной мозг в зачаточном состоянии содержит все основные структурные элементы. Развитие вестибулолатеральной системы, связанной с полукружными каналами и рецепторами боковой линии, возникновение ядер блуждающего нерва и дыхательного центра создают основу для формирования *заднего мозга*. Задний мозг миноги включает продолговатый мозг и мозжечок в виде небольших выпячиваний нервной трубки.

Развитие дистантной зрительной рецепции дает толчок к закладке *среднего мозга*. На дорсальной поверхности нервной трубки развивается зрительный рефлекторный центр — крыша среднего мозга, куда приходят волокна зрительного нерва. И наконец, развитие обонятельных рецепторов способствует формированию *переднего* или *конечного мозга*, к которому примыкает слабо развитый *промежуточный мозг*.

Указанная выше направленность процесса энцефализации согласуется с ходом онтогенетического развития мозга у круглоротых. В процессе эмбриогенеза головные отделы нервной трубки дают начало *трем мозговым пузырям*. Из переднего пузыря формируется конечный и промежуточный мозг, средний пузырь дифференцируется в средний мозг, а из заднего пузыря образуются продолговатый

мозг и мозжечок. Сходный план онтогенетического развития мозга сохраняется и у других классов позвоночных.

Нейрофизиологические исследования мозга круглоротых показывают, что его главный интегративный уровень сосредоточен в среднем и продолговатом мозгу, т. е. на данном этапе развития ЦНС доминирует *бульбомезенцефальная система интеграции*, пришедшая на смену спинальной.

Передний мозг круглоротых длительное время считали чисто обонятельным. Однако исследования недавнего времени показали, что обонятельные входы в передний мозг не являются единственными, а дополняются сенсорными входами других модальностей. Очевидно, уже на ранних этапах филогенеза позвоночных передний мозг начинает участвовать в переработке информации и управлении поведением.

Вместе с тем энцефализация как магистральное направление развития мозга не исключает эволюционных преобразований в спинном мозгу круглоротых. В отличие от бесчерепных нейроны кожной чувствительности выделяются из спинного мозга и концентрируются в спинно-мозговой ганглий. Наблюдается совершенствование проводниковой части спинного мозга. Проводящие волокна боковых столбов имеют контакты с мощной дендритной сетью мотонейронов. Формируются нисходящие связи головного мозга со спинным через мюллеровские волокна — гигантские аксоны клеток, лежащих в среднем и продолговатом мозгу.

Появление более сложных форм двигательного поведения у позвоночных сопряжено с совершенствованием организации спинного мозга. Так, например, переход от стереотипных ундулирующих движений круглоротых к локомоции с помощью плавников у хрящевых рыб (акулы, скаты) связан с разделением кожной и мышечно-суставной (проприоцептивной) чувствительности (см. разд. 4.3). В спинальных ганглиях появляются специализированные нейроны для выполнения этих функций.

В эфферентной части спинного мозга хрящевых рыб также наблюдаются прогрессивные преобразования. Укорачивается путь моторных аксонов внутри спинного мозга, происходит дальнейшая дифференциация его проводящих путей. Восходящие пути боковых столбов у хрящевых рыб доходят до продолговатого мозга и мозжечка. Вместе с тем восходящие пути задних столбов спинного мозга еще не дифференцированы и состоят из коротких звеньев.

Нисходящие пути спинного мозга у хрящевых рыб представлены развитым ретикулоспинальным трактом и путями, соединяющими вестибулолатеральную систему и мозжечок со спинным мозгом (вестибулоспинальный и церебеллоспинальный тракты).

Одновременно в продолговатом мозгу наблюдается усложнение системы ядер вестибулолатеральной зоны. Этот процесс сопряжен с дальнейшей дифференциацией органов боковой линии и с появлением в лабиринте третьего (наружного) полукружного канала в дополнение к переднему и заднему.

Развитие общей двигательной координации у хрящевых рыб связано с *интенсивным развитием мозжечка*. Массивный мозжечок акулы имеет двусторонние связи со спинным, продолговатым мозгом и покрывкой среднего мозга. Функционально он разделяется на две части: старый мозжечок (архикеребеллум), связанный с вестибуло-латеральной системой, и древний мозжечок (палеоцеребеллум), включенный в систему анализа проприоцептивной чувствительности. Существенным моментом структурной организации мозжечка хрящевых рыб является его многослойность. В сером веществе мозжечка акулы идентифицированы молекулярный слой, слой клеток Пуркинье и зернистый слой.

Другой многослойной структурой стволовой части мозга хрящевых рыб является *крыша среднего мозга*, куда подходят афференты различных модальностей (зрительные, соматические). Сама морфологическая организация среднего мозга свидетельствует о его важной роли в интегративных процессах на данном уровне филогенетического развития.

В промежуточном мозгу хрящевых рыб происходит *дифференциация гипоталамуса*, который является наиболее древним образованием этой части мозга. Гипоталамус имеет связи с конечным мозгом. Сам конечный мозг разрастается и состоит из обонятельных луковиц и парных полушарий. В полушариях у акул находятся зачатки старой коры (архикортекса) и древней коры (палеокортекса).

Палеокортекс, тесно связанный с обонятельными луковицами, служит *главным образом для восприятия обонятельных стимулов*. Архикортекс, или гиппокампальная кора, предназначен для более сложной обработки обонятельной информации. Вместе с тем электрофизиологические исследования показали, что обонятельные проекции занимают только часть полушарий переднего мозга акулы. Кроме обонятельной здесь обнаружено представление зрительной и соматической сенсорных систем. Очевидно, старая и древняя кора может участвовать в регуляции поисковых, пищевых, половых и оборонительных рефлексов у хрящевых рыб, многие из которых являются активными хищниками.

Таким образом, у хрящевых рыб складываются основные черты ихтиопсидного типа организации мозга. Его отличительной чертой является присутствие надсегментарного аппарата интеграции, координирующего работу моторных центров и организующего поведение. Эти интегративные функции осуществляют средний мозг и мозжечок, что позволяет говорить о *мезэнцефалоцеребеллярной системе интеграции* на данном этапе филогенетического развития нервной системы. Конечный мозг остется преимущественно обонятельным, хотя и участвует в регуляции функций нижележащих отделов.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни связан с целым рядом перестроек в ЦНС. Так, например, у амфибий в спинном мозгу появляется два утолщения, соответствующие верхнему и нижнему поясам конечностей. В спинальных ганглиях вместо биполярных чувствительных нейронов сосредоточиваются униполярные с Т-образно ветвящимся отростком, обеспечивающим

более высокую скорость проведения возбуждения без участия клеточного тела. На периферии в коже земноводных формируются специализированные рецепторы и рецепторные поля, обеспечивающие дискриминационную чувствительность.

В мозговом стволе также происходят структурные изменения в связи с перераспределением функциональной значимости различных отделов. В продолговатом мозгу наблюдаются редукция ядер боковой линии и формирование кохлеарного, слухового ядра, осуществляющего анализ информации от примитивного органа слуха (см. разд. 4.6).

По сравнению с рыбами у амфибий, имеющих довольно стереотипную локомоцию, наблюдается значительная редукция мозжечка. Средний мозг, так же как и у рыб, представляет собой многослойную структуру, в которой наряду с передним двуххолмием — ведущим отделом интеграции зрительного анализатора — появляются дополнительные бугорки — предшественники задних холмов четверохолмия.

Наиболее существенные в эволюционном плане изменения происходят в промежуточном мозгу амфибий. Здесь обособляется зрительный бугор — таламус, появляются структурированные ядра (наружное коленчатое тело) и восходящие пути, связывающие зрительный бугор с корой (таламокортикальный тракт).

В полушариях переднего мозга происходит дальнейшая дифференциация старой и древней коры. В старой коре (архикортексе) обнаруживаются звездчатые и пирамидные клетки. В промежутке между старой и древней корой появляется полоска плаща, которая является предтечей новой коры (неокортекса).

В целом развитие переднего мозга создаст предпосылки для перехода от свойственной рыбам мозжечково-мезэнцефальной системы интеграции к диэнцефало-телэнцефальной, где ведущим отделом становится передний мозг, а зрительный бугор промежуточного мозга превращается в коллектор всех афферентных сигналов. В полной мере эта система интеграции представлена в зауропсидном типе мозга у рептилий и знаменует собой следующий этап морфофункциональной эволюции мозга (рис. 3.1).

Развитие таламокортикальной системы связей у рептилий приводит к формированию новых проводящих путей, как бы подтягивающихся к филогенетически молодым формациям мозга.

В боковых столбах спинного мозга рептилий появляется восходящий спиноталамический тракт, который проводит к головному мозгу информацию о температурной и болевой чувствительности. Здесь же в боковых столбах формируется новый нисходящий тракт — руброспинальный (Монакова). Он связывает мотонейроны спинного мозга с красным ядром среднего мозга, которое включено в древнюю экстрапирамидную систему двигательной регуляции. Эта многозвенная система объединяет влияние переднего мозга, мозжечка, ретикулярной формации ствола, ядер вестибулярного комплекса и координирует двигательную активность.

У рептилий, как истинно наземных животных, возрастает роль зрительной и акустической информации, возникает необходимость

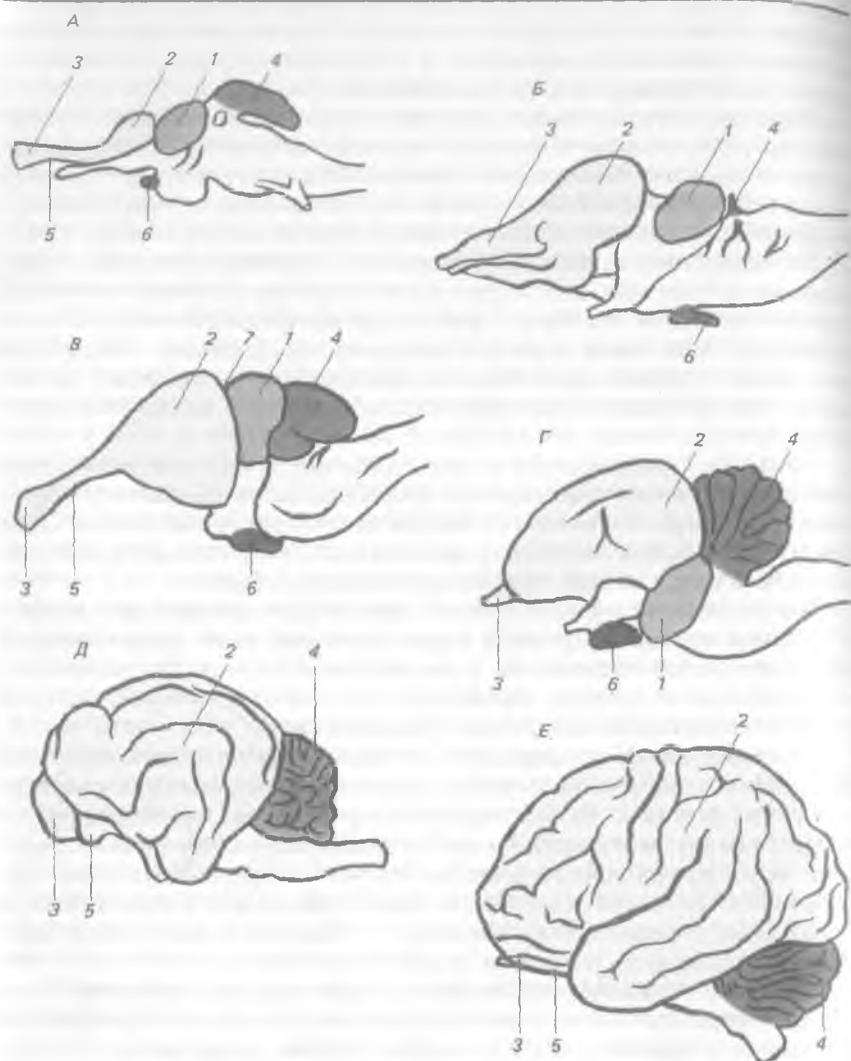


Рис. 3.1. Относительные размеры отделов головного мозга у различных позвоночных — трески (А), лягушки (Б), аллигатора (В), гуся (Г), кошки (Д), человека (Е):

1 — зрительная доля среднего мозга, 2 — конечный мозг, 3 — обонятельная луковица, 4 — мозжечок, 5 — обонятельный тракт, 6 — ~~спинной~~ пons, 7 — промежуточный мозг

сопоставления этой информации с обонятельной и вкусовой. В соответствии с этими биологическими изменениями в стволовой части мозга рептилий происходит целый ряд структурных изменений. В продолговатом мозгу дифференцируются слуховые ядра, помимо кохлеарного ядра появляется угловое, связанное со средним мозгом. В среднем мозгу двуххолмие преобразуется в четверохолмие, в задних холмах которого локализованы акустические центры.

Наблюдается дальнейшая дифференциация связей крыши среднего мозга со зрительным бугром — таламусом, который является как бы преддверием перед входом в кору всех восходящих сенсорных путей. В самом таламусе происходит дальнейшее обособление ядерных структур и установление между ними специализированных связей.

Конечный мозг рептилий может иметь два типа организации: кортикальный и стриатальный. *Кортикальный тип организации*, свойственный современным черепахам, характеризуется преимущественным развитием полушарий переднего мозга и параллельным развитием новых отделов мозжечка. В дальнейшем это направление в эволюции мозга сохраняется у млекопитающих.

Стриатальный тип организации, характерный для современных ящеров, отличается доминирующим развитием находящихся в глубине полушарий базальных ганглиев, в частности полосатого тела. По этому пути далее идет развитие головного мозга у птиц. Представляет интерес, что в полосатом теле у птиц имеются клеточные объединения или ассоциации нейронов (от трех до десяти), разделенные олигодендроглией. Нейроны таких ассоциаций получают одинаковую афферентацию, и это делает их сходными с нейронами, объединенными в вертикальные колонки в новой коре млекопитающих. В то же время в полосатом теле млекопитающих идентичные клеточные ассоциации не описаны. Очевидно, это является примером конвергентной эволюции, когда сходные образования развились независимо у различных животных.

У млекопитающих развитие переднего мозга сопровождалось бурным ростом новой коры, находящейся в тесной функциональной связи со зрительным бугром промежуточного мозга (рис. 3.1). В коре закладываются эфферентные пирамидные клетки, посылающие свои длинные аксоны к мотонейронам спинного мозга.

Таким образом, наряду с многозвенной экстрапирамидной системой появляются прямые пирамидные пути, которые обеспечивают непосредственный контроль над двигательными актами. Коровая регуляция моторики у млекопитающих приводит к развитию филогенетически наиболее молодой части мозжечка — передней части задних долей полушарий, или *неоцереbellума*. Неоцереbellум приобретает двусторонние связи с новой корой.

Рост новой коры у млекопитающих происходит настолько интенсивно, что старая и древняя кора оттесняется в медиальном направлении к мозговой перегородке. Бурный рост коры компенсируется формированием складчатости. У наиболее низко организованных однопроходных (утконос) на поверхности полушария закладываются первые две постоянные борозды, остальная же поверхность остается гладкой (*лиссэнцефальный тип коры*).

Как показали нейрофизиологические исследования, мозг однопроходных и сумчатых млекопитающих лишен еще соединяющего полушария мозолистого тела и характеризуется перекрытием сенсорных проекций в новой коре. Четкая локализация моторных, зрительных и слуховых проекций здесь отсутствует.

У плацентарных млекопитающих (насекомоядных и грызунов) отмечается развитие более четкой локализации проекционных зон в коре. Наряду с проекционными зонами в новой коре формируются ассоциативные зоны, однако границы первых и вторых могут перекрываться. Мозг насекомоядных и грызунов характеризуется наличием мозолистого тела и дальнейшим увеличением общей площади новой коры.

В процессе параллельно-адаптивной эволюции у хищных млекопитающих появляются *теменные и лобные ассоциативные поля*, ответственные за оценку биологически значимой информации, мотивацию поведения и программирование сложных поведенческих актов. Наблюдается дальнейшее развитие складчатости новой коры.

И наконец, приматы демонстрируют *наиболее высокий уровень организации коры головного мозга*. Кора приматов характеризуется шестислойностью, отсутствием перекрытия ассоциативных и проекционных зон. У приматов формируются связи между фронтальными и теменными ассоциативными полями и, таким образом, возникает целостная интегративная система больших полушарий.

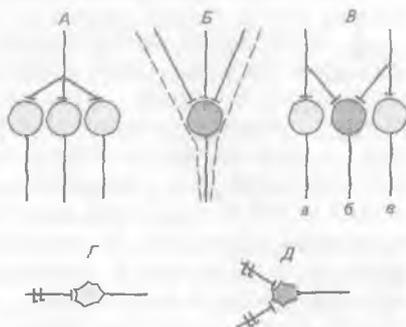
В целом, прослеживая основные этапы эволюции мозга позвоночных, следует отметить, что его развитие не сводилось просто к линейному увеличению размеров. В различных эволюционных линиях позвоночных могли иметь место независимые процессы увеличения размеров и усложнения цитоархитектоники различных отделов мозга. Примером тому может служить сравнение стриатального и кортикального типов организации переднего мозга позвоночных.

В процессе развития наблюдается тенденция к перемещению ведущих интегративных центров мозга в роstralном направлении от среднего мозга и мозжечка к переднему мозгу. Однако эту тенденцию нельзя абсолютизировать, так как мозг представляет собой целостную систему, в которой стволовые части играют важную функциональную роль на всех этапах филогенетического развития позвоночных. Кроме того, начиная с круглоротых в переднем мозгу обнаруживаются проекции различных сенсорных модальностей, свидетельствующие об участии этого отдела мозга в управлении поведением уже на ранних стадиях эволюции позвоночных.

3.2. Общие принципы координационной деятельности центральной нервной системы

Интегративная деятельность ЦНС сводится к соподчинению и объединению всех функциональных элементов организма в целостную систему, обладающую определенной направленностью действия. В осуществлении интегративной функции принимают участие различные уровни организации ЦНС.

Рис. 3.2 Дивергенция (А), конвергенция (Б), окклюзия (В), временная (Г) и пространственная (Д) суммация в локальных нейронных цепях (объяснение см. в тексте)



3.2.1. Интегративная и координационная деятельность нервной клетки

Элементарной единицей ЦНС является *нейрон*, клеточная мембрана которого представляет поле, на котором происходит *интеграция синаптических влияний*. Этот первый уровень интеграции осуществляется в результате взаимодействия возбуждающих (ВПСП) и тормозных (ТПСП) постсинаптических потенциалов, которые генерируются при активации синаптических входов нейрона. В том случае, если возбуждающие и тормозные входы активируются одновременно, происходит суммация синаптических потенциалов противоположной полярности и мембранный потенциал в меньшей степени приближается к критическому уровню деполаризации (КУД), при котором в низкопороговой зоне клетки возникает потенциал действия. В некоторых случаях снижение амплитуды ВПСП может происходить без возникновения ТПСП, только за счет шунтирующего закорачивающего действия мембранных каналов, ответственных за генерацию ТПСП.

Таким образом, конвергенция возбуждающих и тормозных входов на мембране нейрона определяет частоту генерируемых им импульсных разрядов и выступает в качестве универсального фактора интегративной деятельности нервной клетки (см. разд. 1.1.8).

Координационная деятельность нейронов и слагаемых из них элементарных нервных сетей (*второй уровень интеграции*) обусловлена спецификой морфологических отношений в ЦНС. Довольно часто наблюдается такое явление, когда одно пресинаптическое волокно многократно ветвится и образует синаптические контакты сразу со многими нейронами (рис. 3.2, А). Это явление называется *дивергенцией* и обнаруживается практически во всех отделах ЦНС: в организации афферентного входа спинного мозга, в вегетативных ганглиях, в головном мозгу. Функционально принцип дивергенции лежит в основе *иррадиации возбуждения* в рефлекторных дугах, проявляющейся в том, что раздражение одного афферентного волокна может вызвать генерализованную реакцию за счет возбуждения многих вставочных и моторных нейронов.

3.2.2. Принцип общего конечного пути

В структурной организации нервных сетей встречается такая ситуация, когда на одном нейроне сходятся несколько афферентных терминалей из других отделов ЦНС (рис. 3.2, Б). Это явление принято называть *конвергенцией* в нейронных связях. Так, например, к одному мотонейрону подходит около 6000 коллатералей аксонов первичных афферентов, спинальных интернейронов, нисходящих путей из стволовой части мозга и коры. Все эти терминальные окончания образуют на мотонейроне возбуждающие и тормозные синапсы и формируют своеобразную «воронку», суженная часть которой представляет общий *моторный выход*. Данная воронка является анатомическим образованием, определяющим один из механизмов координационной функции спинного мозга.

Суть этого механизма была раскрыта английским физиологом Ч. Шеррингтоном, который сформулировал *принцип общего конечного пути*. Согласно представлению Ч. Шеррингтона, количественное преобладание чувствительных и других приходящих волокон над двигательными создает неизбежное столкновение импульсов в общем конечном пути, которым являются группа мотонейронов и иннервируемые ими мышцы. В результате этого столкновения достигается торможение всех возможных степеней свободы двигательного аппарата, кроме одной, в направлении которой протекает рефлекторная реакция, вызванная максимальной стимуляцией одного из афферентных входов.

Возьмем для примера случай с одновременным раздражением рецептивных полей чесательного и сгибательного рефлексов, которые реализуются идентичными группами мышц. Импульсы, идущие от этих рецептивных полей, приходят к одной и той же группе мотонейронов, и здесь в узком месте воронки за счет интеграции синаптических влияний осуществляется выбор в пользу сгибательного рефлекса, вызванного более сильным болевым раздражением. Принцип общего конечного пути, как один из принципов координации, действителен не только для спинного мозга, он вполне применим для любого этажа ЦНС, в том числе для моторной коры.

3.2.3. Временная и пространственная суммация. Окклюзия

Конвергенция лежит в основе таких физиологических феноменов, как *временная* и *пространственная суммация*. В том случае, если два подпороговых раздражителя, приходящие к нейрону через один афферентный вход (рис. 3.2, Г), следуют друг за другом с малым временным интервалом, имеет место суммация вызванных этими раздражителями ВПСП и суммарный ВПСП достигает порогового уровня, достаточного для генерации импульсной активности. Данный процесс способствует усилению поступающих к нейрону слабых сигналов и определяется как *временная суммация*.

Вместе с тем синаптическая активация нейрона может осуществляться через два отдельных входа, конвергирующих на эту клетку (рис. 3.2, Д). Одновременная стимуляция этих входов подпороговыми раздражителями также может привести к суммации ВПСП, возникающих в двух пространственно разделенных зонах клеточной мембраны. В данном случае происходит *пространственная суммация*, которая, так же как и временная, может вызывать длительную деполяризацию клеточной мембраны и генерацию ритмической импульсной активности на фоне этой деполяризации.

Однако возможна и такая ситуация, когда при одновременной стимуляции двух входов возбуждение нейрона и соответствующий ему рефлекторный ответ будут меньше алгебраической суммы ответов при отдельной стимуляции этих входов. Причину этого явления можно уяснить из следующей схемы (рис. 3.2, В). При отдельной стимуляции двух входов мотонейрон *б* будет возбуждаться дважды: сначала совместно с нейроном *а* и затем совместно с нейроном *в*. При одновременной стимуляции двух входов нейрон *б* будет возбуждаться только один раз и соответственно рефлекторный ответ будет меньше алгебраической суммы ответов при отдельной стимуляции. Этот физиологический феномен, связанный с наличием дополнительного общего пути для двух входов, получил название *окклюзии*.

Как уже отмечалось (см. разд. 1.1.8), локальные нейронные сети могут усиливать слабые сигналы по механизму положительной обратной связи за счет *циклической реверберации возбуждения* в цепи нейронов. Другой возможный механизм усиления создается за счет *синаптической потенциации* (облегчения) при ритмических раздражениях пресинаптических входов. Потенциация выражается в увеличении амплитуды ВПСП во время (тетаническая потенция) и после (посттетаническая потенция) ритмического раздражения пресинаптического аксона с довольно высокой частотой (100 — 200 имп/с).

Это явление имеет *гомосинаптическую природу*, т. е. возникает в том случае, когда ритмическое раздражение и пробный импульс (вызывающий ВПСП) поступают к нейрону по одним и тем же афферентным волокнам. Синаптическая потенция при ритмических раздражениях может быть обусловлена: 1) повышением потенциала покоя мембраны пресинаптического аксона, ростом амплитуды потенциала действия и, как следствие, высвобождением большего количества медиатора из пресинаптической терминали; 2) мобилизацией готового к выделению медиатора; 3) возрастанием внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+} , который входит в пресинаптическую терминаль во время потенциала действия.

3.2.4. Торможение

Координирующая функция локальных нейронных сетей помимо усиления может выражаться и в ослаблении слишком интенсивной активности нейронов за счет их торможения. *Торможение*, как

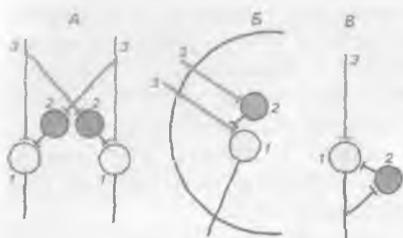


Рис. 3.3. Реципрокное (А), пресинаптическое (Б) и возвратное (В) торможение в локальных нейронных цепях спинного мозга:

1 — мотонейрон, 2 — тормозный интернейрон, 3 — афферентные терминалы

особый нервный процесс, характеризуется отсутствием способности к активному распространению по нервной клетке и может быть представлено двумя формами — первичным и вторичным торможением.

Первичное торможение обусловлено наличием специфических тормозных структур и развивается первично без предварительного возбуждения. Примером первичного торможения является так называемое *реципрокное торможение мышц-антагонистов*, обнаруженное в спинальных рефлекторных дугах (рис. 3.3, А). Суть этого явления состоит в том, что если активируются проприорецепторы мышцы-сгибателя, то они через первичные афференты одновременно возбуждают мотонейрон данной мышцы-сгибателя и через коллатераль афферентного волокна тормозный вставочный нейрон. Возбуждение вставочного нейрона приводит к постсинаптическому торможению мотонейрона антагонистической мышцы-разгибателя, на теле которого аксон тормозного интернейрона формирует специализированные тормозные синапсы. Реципрокное торможение играет важную роль в автоматической координации двигательных актов.

Другим примером первичного торможения является открытое Б. Реншоу *возвратное торможение* (рис. 3.3, Б). Оно осуществляется в нейронной цепи, которая состоит из мотонейрона и вставочного тормозного нейрона — *клетки Реншоу*. Импульсы от возбужденного мотонейрона через отходящие от его аксона возвратные коллатерали активируют клетку Реншоу, которая в свою очередь вызывает торможение разрядов данного мотонейрона. Это торможение реализуется за счет функции тормозных синапсов, которые клетка Реншоу образует на теле активирующего ее мотонейрона. Таким образом, из двух нейронов формируется контур с отрицательной обратной связью, позволяющий стабилизировать частоту разрядов моторной клетки и подавить идущую к мышцам избыточную импульсацию.

В ряде случаев клетки Реншоу формируют тормозные синапсы не только на активирующих их мотонейронах, но и на соседних мотонейронах со сходными функциями. Осуществляемое через эту систему торможение окружающих клеток называется *латеральным*.

Торможение по принципу отрицательной обратной связи встречается не только на выходе, но и на входе моторных центров спинного мозга. Явление подобного рода описано в моносинаптических соединениях афферентных волокон со спинальными мотонейронами, торможение которых при данной ситуации не связано с изменениями в постсинаптической мембране. Последнее обстоятельство позволило определить данную форму торможения как *пресинаптическое*. Оно обусловлено наличием вставочных тормозных нейронов, к которым подходят коллатерали афферентных волокон (рис. 3,3, Б). В свою очередь, вставочные нейроны формируют аксо-аксональные синапсы на афферентных терминалях, являющихся пресинаптическими по отношению к мотонейронам. В случае избыточного притока сенсорной информации с периферии происходит активация тормозных интернейронов, которые через аксо-аксональные синапсы вызывают деполяризацию афферентных терминалей и, таким образом, уменьшают количество выделяемого из них медиатора, а следовательно, и эффективность синаптической передачи. Электрофизиологическим показателем этого процесса является снижение амплитуды регистрируемых от мотонейрона ВПСП. Вместе с тем никаких признаков изменений ионной проницаемости или генерации ТПСП в мотонейронах не наблюдается.

Вопрос о *механизмах пресинаптического торможения* является довольно сложным. По-видимому, медиатором в тормозном аксо-аксональном синапсе является гамма-аминомасляная кислота, которая вызывает деполяризацию афферентных терминалей за счет увеличения проницаемости их мембраны для ионов Cl^- . Деполяризация снижает амплитуду потенциалов действия в афферентных волокнах и тем самым уменьшает квантовый выброс медиатора в синапсе. Другой возможной причиной деполяризации терминалей может быть повышение наружной концентрации ионов K^+ при длительной активации афферентных входов. Следует отметить, что феномен пресинаптического торможения обнаружен не только в спинном мозгу, но и в других отделах ЦНС.

Исследуя координирующую роль торможения в локальных нейронных цепях, следует упомянуть еще об одной форме торможения — *вторичном торможении*, которое возникает без участия специализированных тормозных структур как следствие избыточной активации возбуждающих входов нейрона. В специальной литературе эту форму торможения определяют как *торможение Введенского*, который открыл его в 1886 г. при исследовании нервно-мышечного синапса.

Торможение Введенского играет предохранительную роль и возникает при чрезмерной активации центральных нейронов в полисинаптических рефлекторных дугах. Оно выражается в стойкой деполяризации клеточной мембраны, превышающей критический уровень и вызывающей инактивацию Na^+ -каналов, ответственных за генерацию потенциалов действия. Таким образом, процессы торможения в локальных нейронных сетях уменьшают избыточную активность и участвуют в поддержании оптимальных режимов импульсной активности нервных клеток.

3.2.5. Принцип доминанты

При объединении нескольких локальных сетей формируются *нервные центры*, которые представляют собой комплекс элементов, необходимых и достаточных для осуществления определенного рефлекса или более сложного поведенческого акта. В свою очередь, нервные центры, расположенные в различных отделах мозга, могут кооперироваться в так называемые *распределенные системы*, которые координируют деятельность организма в целом. Эти системы имеют иерархическую структуру и представляют собой следующую, *более высокий интегративный уровень ЦНС*, деятельность которого базируется на некоторых общих принципах работы нервных центров. Одним из таких принципов является открытый А. А. Ухтомским принцип доминанты.

Под *доминантой* А. А. Ухтомский понимал господствующий очаг возбуждения, предопределяющий характер текущих реакций центров в данный момент. Такой господствующий, или доминантный, центр может возникнуть в различных этажах ЦНС при достаточно длительном действии гуморальных или рефлекторных раздражителей и характеризуется: 1) наличием повышенной возбудимости; 2) инерционностью, обусловленной длительными следовыми процессами; 3) способностью к суммации и сопряженному торможению других центров, функционально несовместимых с деятельностью центров доминантного очага. В целом доминанта как состояние характеризуется своей направленностью и создает определенный вектор поведения.

Указанные выше черты доминанты можно проследить на примере обнимательного рефлекса у лягушек, который возникает в период спаривания в результате гормональных воздействий. Легчайшее прикосновение к мозолям на больших пальцах передних конечностей самца тотчас вызывает обнимательный рефлекс, что свидетельствует о наличии повышенной возбудимости флексорных центров конечностей. Раздражение кожи механическими, химическими или электрическими стимулами приводит к усилению рефлекса, что является показателем суммации посторонних раздражителей. И наконец, высокий порог, необходимый для вызова защитных реакций, указывает на сопряженное торможение других центров.

Рассматривая доминанту как общий принцип работы нервных центров, А. А. Ухтомский считал, что она связана с возбуждением целого созвездия, или *конstellации нервных центров*, которые временно кооперируются при выполнении биологически важной функции. Это созвездие создает *динамический функциональный орган*, сообщающий организму единство действия в данный момент. Формирование конstellации нервных центров, согласно А. А. Ухтомскому, может происходить за счет импульсных взаимодействий и сонастраивания работающих центров на единый ритм активности (*усвоения ритма*).

Сформулированный А. А. Ухтомским в 1923 г. принцип доминанты не является архаизмом, так как современная физиология

накопила много фактов, свидетельствующих о правильности основных положений этой теории.

Сегодня не вызывает сомнения возможность повышения возбудимости центров под влиянием рефлекторных и гуморальных воздействий. В некоторых участках мозга (латеральный и передний гипоталамус, преоптическая область) обнаружены *центральные рецепторы*, реагирующие на содержание в крови питательных веществ, половых гормонов и других факторов. Возбуждение этих рецепторов может стать источником так называемых *мотиваций* (голодной, половой и т. п.) и привести к формированию доминантных состояний соответствующих нервных центров.

Согласно современным представлениям (*функциональная система* Анохина), любой поведенческий акт, в том числе и условный рефлекс, начинается с анализа и синтеза афферентной информации, которые включают в себя доминирующее мотивационное возбуждение, устраняющее избыточные степени свободы.

Доминирующий очаг возбуждения может возникнуть не только за счет гуморальных воздействий, но и под влиянием нервных сигналов, изменяющих возбудимость центральных нейронов. Это хорошо иллюстрируется моделью корковой доминанты путем поляризации анодом слабого постоянного тока сенсомоторной коры кролика в месте представительства одной из конечностей. Нейроны, расположенные в области такого искусственно созданного доминантного очага, обладают способностью суммировать возбуждение, вызванное посторонним, ранее индифферентным раздражителем, и увеличивать частоту своих импульсных разрядов в ответ на световые и звуковые стимулы. В результате индифферентные раздражители на фоне изменяющей возбудимость анодной поляризации начинают вызывать движения соответствующей конечности. Таким образом, анодная поляризация, которая является эквивалентом достаточно долгой нервной сигнализации, формирует доминантное состояние нервного центра, которое может поддерживаться довольно длительное время.

Эта инерционность доминанты, как уже отмечалось выше, обусловлена длительными *следовыми процессами*, механизмы которых детально освещены современной физиологией. В естественных условиях длительное следовое возбуждение может быть обусловлено: 1) суммацией ВПСР, вызванных приходящими к нейронам подпороговыми нервными импульсами; 2) синаптической потенциацией (облегчением) при ритмическом раздражении пресинаптических входов; 3) изменением концентрации ионов K^+ в синаптической щели, который как деполяризатор усиливает входение ионов Ca^{2+} в пресинаптическое окончание; 4) метаболическими следами, связанными с влиянием медиаторов на циклазные системы постсинаптических клеток; 5) циклическими связями в ЦНС, способными обеспечить следовую самостимуляцию центров.

Следует отметить, что способность к длительному хранению следовых процессов выражена по-разному в различных отделах мозга. Так, например, если в спинальных центрах постсинаптическая

потенциация длится минуты, то в центрах гиппокампа она сохраняется часы и даже сутки. Очевидно, такие специализированные блоки памяти, как гиппокамп, могут быть не только участниками доминантных констелляций, но и хранителями следовых процессов от пережитых доминант, представляющих собой системную реакцию мозга.

Доминантное состояние как системная реакция наряду с суммацией посторонних раздражений предполагает *сопряженное торможение конкурирующих центров*. Сегодня феномен сопряженного торможения продемонстрирован во многих отделах ЦНС, где оно связано с наличием коллатералей сенсорных нейронов и специализированных вставочных нейронов. В качестве примера можно привести сопряженное торможение между отдельными колонками (модулями) сенсомоторной коры (см. разд. 3.10.3), которое определяет степень вовлечения того или иного структурного модуля в распределенную систему. Сама гипотеза колончатой организации коры больших полушарий и объединения групп модулей в распределенные системы была выдвинута В. Маунткаслом (1957), который представляет себе головной мозг как распределенную систему нейронных модулей, связанных между собой многократно и очень сложно. Информация распространяется по такой системе по многим разным путям, и доминирование того или иного из модулей составляет динамическое и изменчивое свойство системы.

При всей привлекательности такого подхода к пониманию функций мозга его нельзя признать оригинальным, так как еще в 1923 г. А. А. Ухтомским было сформулировано представление о *динамическом функциональном органе* как о временной кооперации нервных центров, сообщающей организму единство действия.

3.3. Спинной мозг

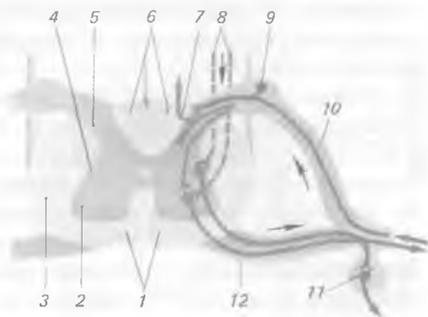
Спинной мозг является *филогенетически наиболее древним отделом ЦНС*. В примитивной форме у ланцетника он представляет собой трубку, идущую вдоль всего тела. От спинного мозга отходят вентральные (передние, или двигательные) и дорсальные (задние, или чувствительные) корешки (рис. 3.4).

У ланцетника спинно-мозговых узлов еще нет, чувствительные клетки рассеяны по ходу нервов или лежат в дорсальных отделах спинного мозга. У круглоротых уже намечается разделение спинного мозга на *серое вещество*, содержащее клетки и составляющее центральную часть, и окружающее его *белое вещество* из продольно идущих безмякотных волокон. Появляются и спинно-мозговые узлы. Они лежат на дорсальных корешках и состоят из биполярных чувствительных нейронов.

Более сложно устроен спинной мозг поперечноротых. В связи с тем что у них происходит миелинизация нервных волокон, серое и белое вещество приобретает четкие границы. В сером веществе возникают вентральные и дорсальные рога, в белом веществе —

Рис. 3.4. Спинной мозг и его взаимосвязь с периферическими нервными волокнами — чувствительным, двигательным, автономным:

1 — передние столбы, 2 — передний рог, 3 — боковые столбы, 4 — боковой рог, 5 — дорсальный рог, 6 — дорсальные столбы, 7 — восходящие волокна, 8 — нисходящие волокна, 9 — заднекорешковый ганглий, 10 — задний корешок, 11 — симпатический ганглий, 12 — передний корешок



вентральные и боковые канатики. Вентральные и дорсальные корешки сливаются и дают начало смешанному нерву. Таким образом, *спинной мозг поперечноротых является прототипом спинного мозга высших позвоночных.*

С появлением конечностей у амфибий возникают шейное и поясничное утолщения спинного мозга, в передних рогах серого вещества выделяются медиальная и латеральная группы клеток, образуются нисходящие и восходящие пути. Дальнейшая дифференцировка клеточно-волоконных структур происходит у рептилий и птиц. У них получают развитие восходящие пути, лежащие в вентральном и боковом канатиках, сформированы дорсальный чувствительный путь и нисходящие связи. Происходит также дифференциация ассоциативных клеток, возникновение межсегментарных и комиссуральных связей. У птиц хорошо развиты связи спинного мозга с вестибулярным аппаратом и мозжечком.

Еще большая дифференцированность серого и белого вещества наблюдается у млекопитающих. В дорсальных рогах появляются желатинообразное вещество и грудное ядро, в вентральных — отчетливо выделяются клеточные группы, возрастает число волокон в дорсальных и вентральных канатиках, появляется новый восходящий путь от шейных сегментов к оливам.

В организации спинного мозга млекопитающих существуют особенности, связанные с видовой принадлежностью животных. Спинной мозг у них имеет разную длину, разное количество сегментов, неодинаковую выраженность утолщений и др. Все это зависит от числа позвонков, наличия хвоста, функции конечностей.

При изучении деятельности спинного мозга необходимо учитывать, что тело позвоночных животных может быть разделено на *пояса*, или *сегменты*. Сегменты, получающие чувствительные волокна от одной отдельной пары дорсальных корешков, образуют *метамер*. Кожная область, в которой распределяются эти чувствительные волокна, называется *дерматомом*.

В процессе эволюции тело позвоночных изменило строение, в итоге возникли существенные отступления от идеальной метамерии. Например, у ланцетника метамерия делит длину тела на

неодинаковые отрезки. Перестройку метамеров вызвало появление плавников у рыб. Метамерность особенно усложнилась в связи с развитием конечностей и приобрела сложную форму для рук и ног человека.

Спинальный мозг человека состоит из следующих сегментов (обозначаются латинскими буквами): 8 шейных— $C_{(I-VIII)}$, 12 грудных— $Th_{(I-XII)}$, 5 поясничных— $L_{(I-V)}$, 5 крестцовых— $S_{(I-V)}$, 1—3 копчиковых— $Co_{(I-III)}$. Общее количество сегментов соответствует числу метамеров тела, однако каждый метамер получает иннервацию от двух-трех лежащих рядом сегментов. В сегментах спинного мозга заканчиваются отростки подавляющего большинства чувствительных нейронов тела, поступающих в составе дорсальных корешков. В нем также начинаются почти все эфферентные нервы организма: двигательные (за исключением иннервирующих мышцы головы), все симпатические и часть парасимпатических. Они следуют в составе дорсальных и вентральных корешков.

Если у лягушки перерезать справа дорсальные, а слева вентральные корешки пояснично-крестцовых сегментов, то правая лапка полностью теряет чувствительность, но может совершать движения. Левая, наоборот, сохранит чувствительность, но окажется не способной к двигательным реакциям. Это явление было открыто независимо друг от друга Ч. Беллом (1811) и Ф. Мажанди (1822) и получило название закона Белла— Мажанди.

Характерной особенностью является соотношение волокон, входящих через дорсальные и выходящих через вентральные корешки. У кошки, например, дорсальный корешок поясничного сегмента содержит около 12 тыс. волокон, тогда как вентральный— 6 тыс. Следовательно, один и тот же двигательный нейрон является общим конечным путем для импульсов, поступивших от разных рецепторов и конкурирующих за общий конечный путь. Несмотря на такую организацию, степень интегративной деятельности спинного мозга ограничена по сравнению с другими вышележащими отделами ЦНС.

Классическими методами изучения функций спинного мозга являются перерезки или разрушения его структур с последующей оценкой нарушения функций. Наибольшее развитие в последние годы получило применение электрофизиологических методов, включающих регистрацию суммарных электрических процессов, вне- и внутриклеточные методы регистрации активности отдельных клеток.

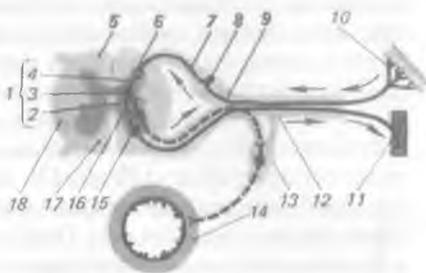
3.3.1. Нейронные структуры и их свойства

Тела чувствительных клеток вынесены за пределы спинного мозга (рис. 3.5). Часть из них располагается в спинальных ганглиях. Это тела соматических афферентов, иннервирующих в основном скелетные мышцы. Другие находятся в экстра- и интрамуральных ганглиях автономной нервной системы и обеспечивают чувствительность только внутренних органов.

Чувствительные клетки имеют один отросток, который вскоре после отхождения от тела клетки делится на две ветви. Одна из

Рис. 3.5. Спинной мозг и цепи нейронов, осуществляющих его рефлекс:

1 — промежуточный нейрон, 2 — его аксон, 3 — тело, 4 — дендрит, 5, 17, 18 — задние, передние столбы белого вещества соответственно, 6 — синапс между центrostремительным и промежуточным нейронами, 7, 8, 9 — аксон, тело и дендрит центrostремительного нейрона соответственно, 10 — рецептор в коже, 11 — мышца, 12, 15 — аксон и тело центростремительного нейрона, 13 — симпатический ганглий, 14 — кишка, 16 — синапс между промежуточным и центростремительным нейронами, стрелками показано направление хода импульсов при спинно-мозговом рефлексе



них проводит возбуждение от рецепторов к телу клетки, другая — от тела нервной клетки к нейронам спинного или головного мозга. Распространение возбуждения из одной ветви в другую может происходить без участия тела клетки.

Нервные волокна чувствительных клеток по скорости проведения возбуждения и диаметру классифицируют на А-, В- и С-группы. Толстые миелинизированные А-волокна с диаметром от 3 до 22 мкм и скоростью проведения возбуждения от 12 до 120 м/с разбиваются еще на подгруппы: *альфа* — волокна от мышечных рецепторов, *бета* — от тактильных рецепторов и барорецепторов, *дельта* — от терморецепторов, механорецепторов, болевых рецепторов. К *волокнам группы В* относят миелиновые отростки средней толщины со скоростью проведения возбуждения 3—14 м/с. По ним в основном передается ощущение боли. К *афферентным волокнам типа С* относится большинство безмиелиновых волокон толщиной не более 2 мкм и скоростью проведения до 2 м/с. Это волокна от болевых, хемических и некоторых механорецепторов.

Сам спинной мозг в целом содержит, например, у человека примерно 13 млн. нейронов. Из их общего числа только около 3% составляют эфферентные, двигательные или моторные нейроны, а остальные 97% приходятся на долю вставочных, или интернейронов. Двигательные нейроны являются выходными клетками спинного мозга. Среди них различают *альфа*- и *гамма*-мотонейроны, а также преганглионарные нейроны автономной нервной системы.

Альфа-мотонейроны осуществляют передачу скелетным мышечным волокнам сигналов, выработанных в спинном мозгу. Аксоны каждого мотонейрона многократно делятся, и, таким образом, каждый из них охватывает своими терминалями до сотни мышечных волокон, образуя в совокупности с ними *двигательную единицу*. В свою очередь, несколько мотонейронов, иннервирующих одну и ту же мышцу, образуют *мотонейронный пул*. В его состав могут входить мотонейроны нескольких соседних сегментов. В связи с тем что возбудимость мотонейронов пула неодинакова, при слабых раздражениях возбуждается только часть из них. Это влечет за собой сокращение лишь части мышечных волокон. Другие моторные еди-

ницы, для которых это раздражение является подпороговым, тоже реагируют, хотя их реакция выражается лишь в деполяризации мембраны и повышении возбудимости. С усилением раздражения они еще больше вовлекаются в реакцию, и, таким образом, все двигательные единицы пула участвуют в рефлекторном ответе.

Максимальная частота воспроизведения ПД в альфа-мотонейроне не превышает 200—300 имп/с. Вслед за ПД, амплитуда которого составляет 80—100 мВ, возникает *следовая гиперполяризация* длительностью от 50 до 150 мс. По частоте импульсации и выраженности следовой гиперполяризации мотонейроны разделяют на две группы: фазические и тонические. Особенности их возбуждения коррелируют с функциональными свойствами иннервируемых мышц. Фазическими мотонейронами иннервируются более быстрые, «белые» мышцы, тоническими — более медленные, «красные» (см. разд. 1.2.1).

В организации функции альфа-мотонейронов важным звеном является наличие *системы отрицательной обратной связи*, образованной аксонными коллатеральными и специальными тормозными вставочными нейронами — клетками Реншоу. Своими возвратными тормозными влияниями они могут охватывать большие группы мотонейронов, обеспечивая, таким образом, интеграцию процессов возбуждения и торможения.

Гамма-мотонейроны иннервируют интрафузальные (внутрирекетенные) мышечные волокна. Они разряжаются с более низкой частотой, и следовая гиперполяризация у них выражена слабее, чем у альфа-мотонейронов. Их функциональное значение сводится к сокращению интрафузальных мышечных волокон, не приводящему, однако, к появлению двигательного ответа. Возбуждение этих волокон сопровождается изменением чувствительности их рецепторов к сокращению или расслаблению экстрафузальных мышечных волокон.

Нейроны автономной нервной системы составляют особую группу клеток. Тела *симпатических нейронов*, аксоны которых являются преганглионарными волокнами, располагаются в интермедиолатеральном ядре спинного мозга (см. разд. 5.1.2). По своим свойствам они относятся к группе В-волокон. Характерной особенностью их функционирования является низкая частота собственной им постоянной тонической импульсной активности. Одни из этих волокон участвуют в поддержании сосудистого тонуса, другие — обеспечивают регуляцию висцеральных эффекторных структур (гладкой мускулатуры пищеварительной системы, железистых клеток).

Тела *парасимпатических нейронов* образуют крестцовые парасимпатические ядра. Они располагаются в сером веществе крестцовых сегментов спинного мозга. Для многих из них характерна фоновая импульсная активность, частота которой возрастает по мере повышения давления в мочевом пузыре. При раздражении висцеральных тазовых афферентных волокон в этих эфферентных клетках регистрируется вызванный разряд, характеризующийся чрезвычайно большим латентным периодом.

К *вставочным*, или *интернейронам*, спинного мозга относятся нервные клетки, аксоны которых не выходят за его пределы. В зависимости от хода отростков различают собственно спинальные и проекционные. *Спинальные интернейроны* ветвятся в пределах нескольких смежных сегментов, образуя внутрисегментарные и межсегментарные связи. Наряду с ними существуют интернейроны, аксоны которых проходят через несколько сегментов или даже из одного отдела спинного мозга в другой. Их аксоны образуют *собственные пучки спинного мозга*.

К *проекционным интернейронам* относятся клетки, длинные аксоны которых формируют восходящие пути спинного мозга. На каждом интернейроне расположено в среднем около 500 синапсов. Синаптические влияния в них опосредуются через ВПСР и ТПСР, суммация которых и достижение критического уровня приводят к возникновению распространяющегося ПД.

3.3.2. Рефлекторная функция спинного мозга

Важную роль в развитии представлений о рефлекторной деятельности спинного мозга сыграли открытия и обобщения английского физиолога, лауреата Нобелевской премии Чарльза Шеррингтона (1859—1952).

Объем функций, осуществляемых спинным мозгом, чрезвычайно велик. В нем находятся центры всех двигательных рефлексов (за исключением мускулатуры головы), всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, рефлексов, обеспечивающих терморегуляцию, регулирующих метаболизм тканей, центры большинства сосудистых рефлексов, центр сокращения диафрагмы и др. В естественных условиях эти рефлексы всегда испытывают влияние вышших отделов головного мозга.

Степень проявления рефлексов зависит от того, сохраняются ли связи структур спинного мозга со структурами головного мозга. После *децеребрации* (удаления головного мозга) или *спинализации* (отделения спинного мозга от головного посредством перерезки) исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом. При этом определенное значение принадлежит уровню организации подопытного животного. Например, спинальная лягушка, представитель низших позвоночных, может сидеть и вырываться, когда ее схватывают. Спинальная же собака сама не может ни стоять, ни ходить. Это объясняется тем, что разобщение спинного мозга и вышележащих структур нарушает рефлекторные дуги, ответственные за осуществление определенных реакций. При этом, в частности, исчезают периодические разряды дыхательных мышц, обеспечивающие дыхательные движения, пропадают тонические разряды симпатических нейронов, поддерживающих сосудистый тонус и соответственно артериальное давление.

Как правило, рефлексы спинальных животных являются координированными. Возбуждение у них каждой группы рецепторов сопровождается своим специфическим ответом. Например, механи-

ческое раздражение кожи ступни у лягушки вызывает сгибание раздражаемой конечности и разгибание другой. Раздражение рецепторов мочевого пузыря и прямой кишки сопровождается рефлекторным сокращением их мускулатуры.

В связи с отсутствием тонических влияний структур головного мозга изменяется функциональное состояние и самих спинно-мозговых нейронных систем. К числу таких нарушений относится прекращение сложных локомоторных актов типа шагания. Характерно, что исчезновение этих актов после спинализации удастся восстановить введением животному веществ, способствующих выделению медиаторов синаптических окончаний перерезанных путей.

В зависимости от числа нейронов, участвующих в проведении возбуждения, рефлекторные дуги спинного мозга делятся на моносинаптические и полисинаптические. *Моносинаптическая дуга* состоит из чувствительного нейрона с рецепторами мышечных веретен и эффекторного нейрона, оканчивающегося на мышечных волокнах. Классическим примером моносинаптической дуги может служить рефлекторная дуга коленного рефлекса, в которой возбуждение от рецептора до эффектора проходит всего за 0,5—1,0 мс, т. е. время, необходимое для прохождения возбуждения всего лишь через один синапс.

В *полисинаптической дуге* на пути возбуждения от рецептора к эффектору помимо чувствительного и эффекторного нейрона находятся еще вставочные нейроны. Таким образом, возбуждение в этой дуге проходит не через один, а через несколько синапсов, определяющих время латентного периода ответа и суммарной синаптической задержки. При осуществлении рефлекторных реакций в моно- и полисинаптических дугах вовлекаются также координирующие рефлекс многочисленные интернейроны.

Подобный анализ периферических воздействий, а также надсегментарный контроль за рефлекторной деятельностью спинного мозга происходит с помощью длинных многоэтажных рефлекторных дуг. Их центры локализованы в подкорковых областях и коре головного мозга.

К числу *рефлексов спинного мозга* относятся защитные рефлексы, рефлексы на растяжение, мышц-антагонистов, висцеромоторные, вегетативные рефлексы. Эта классификация весьма условна, и весь ее смысл в том, что она указывает на многообразие рефлекторных ответов. Даже у спинального животного трудно встретить рефлексы, которые относились бы только к одной из названных групп.

Раздражение в виде укола кожи стопы вызывает у лягушки защитный рефлекс — либо отдергивание лапки при легком уколе, либо вовлечение в реакцию другой лапки и отодвигание от источника при более сильном воздействии, наконец, убежание животного при значительном болевом раздражении, когда в возбуждение вовлекаются многие структуры нервной системы.

Рефлексы растяжения проявляются укорочением мышцы в ответ на ее растяжение. Основными рецепторами в этом случае служат нервно-мышечные веретена, афферентным звеном — чувствительные волокна соматических нервов и дорсальных корешков спинного мозга. Эти рефлекторные дуги чаще всего замыкаются в спинном

мозге. Начало и конец рефлекторной дуги связаны с мышцей. Рефлексы наиболее выражены в мышцах-разгибателях. Для того чтобы организм мог противостоять силе земного притяжения, эти мышцы должны находиться в состоянии тонического напряжения. Биологическое значение этих рефлексов состоит в том, что они участвуют в сохранении статики и положения тела, регулируя степень сокращения мышцы в соответствии с падающими на нее раздражениями. Особое значение этот вид рефлексов имеет у копытных животных, хотя и у человека они хорошо развиты.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных актов и характеризуются тем, что при возбуждении мотонейронов сгибателей одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. В целом это создает правильное чередование противоположных по функциональному значению мышечных сокращений. Механизм, обуславливающий такое чередование активности различных двигательных ядер, например при ходьбе, локализуется в интернейронном аппарате спинного мозга. Вместе с тем для его активации необходимо поступление тонического нисходящего сигнала из двигательных центров головного мозга.

Висцеромоторные рефлексы возникают при возбуждении афферентных волокон внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины. Возникновение этих рефлексов связано с существованием конвергенции висцеральных и соматических афферентных волокон к одним и тем же интернейронам спинного мозга.

Вегетативные рефлексы заключаются, во-первых, в появлении полисинаптических разрядов в преганглионарных симпатических волокнах в ответ на возбуждение симпатических и соматических чувствительных клеток, во-вторых, в возникновении рефлекторных реакций парасимпатических нейронов в ответ на раздражение чувствительных путей (более подробно эти реакции рассмотрены в разд. 5.3).

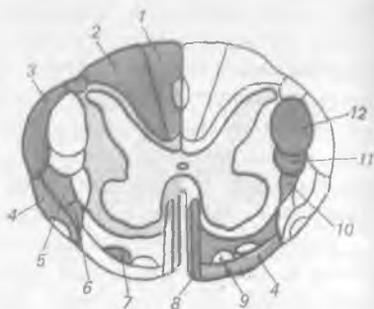
Наряду с выполнением собственных рефлекторных реакций нейронные структуры спинного мозга служат аппаратом для реализации большого числа сложных процессов, осуществляемых различными отделами головного мозга. Это управление может быть прямым, когда нисходящие пути непосредственно связаны с мотонейронами спинного мозга, и непрямым через интернейроны, образующие короткие межсегментарные связи. Свойства последних и особенности связей с нисходящими волокнами и моторными нейронами создают возможность к интеграции поступающих сигналов, их переработке и пространственному перераспределению.

3.3.3. Проводниковые функции спинного мозга

Помимо рефлекторной деятельности еще одной важной функцией спинного мозга является *проведение импульсов*. Оно осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон.

Рис. 3.6. Расположение пучков проводящих путей (на поперечном разрезе спинного мозга):

1 — нежный, 2 — клиновидный, 3, 4 — задний и передний мозжечковые, 5, 6 — латеральный и вентральный спиноталамические, 7 — спинотектальный, 8 — прямой пирамидный, 9 — оливоспинальный, 10 — вестибулоспинальный, 11 — руброспинальный, 12 — перекрещенный пирамидный



В результате эволюционного развития простая рефлекторная дуга, лежащая в основе функции нервной системы, усложняется и в каждой ее части вместо одного нейрона возникают цепи нервных клеток, аксоны которых образуют проводящие пути. Под *проводящими путями* принято понимать группы нервных волокон, характеризующиеся общностью строения и функций. Они связывают различные отделы спинного мозга или спинной и головной мозг. Все нервные волокна одного пути начинаются от однородных нейронов и заканчиваются на нейронах, выполняющих одинаковую функцию.

В соответствии с функциональными особенностями различают ассоциативные, комиссуральные и проекционные (афферентные и эфферентные) нервные волокна. *Ассоциативные волокна* или их пучки осуществляют односторонние связи между отдельными частями спинного мозга. Связывая разные сегменты, они образуют собственные пучки, являющиеся частью сегментарного аппарата спинного мозга. *Комиссуральные волокна* соединяют функционально однородные противоположные участки разных отделов спинного мозга. *Проекционные волокна* связывают спинной мозг с вышележащими отделами. Эти волокна образуют основные проводящие пути, которые представлены восходящими (центростремительными, афферентными, чувствительными) и нисходящими (центробежными, эфферентными, двигательными) путями.

Восходящие проводящие пути. Эти пути несут импульсы от рецепторов, воспринимающих информацию из внешнего мира и внутренней среды организма. В зависимости от вида чувствительности, которую они проводят, их делят на пути *экстеро-, проприо- и интероцептивной чувствительности*. *Нисходящие пути* передают импульсы от структур головного мозга к двигательным ядрам, осуществляющим ответные реакции на внешние и внутренние раздражения.

Основными восходящими путями спинного мозга являются тонкий пучок, клиновидный пучок, латеральный и вентральный спиноталамические тракты, дорсальный и вентральный спинно-мозжечковые тракты (рис. 3.6).

Тонкий пучок (Голля) и клиновидный пучок (Бурдаха) составляют задние столбы спинного мозга. Эти пучки волокон являются отростками чувствительных клеток спинальных ганглиев, проводящих возбуждение от проприоцепторов мышц сухожилий, частично тактильных рецепторов кожи, висцерорецепторов. Волокна тонкого и клиновидного пучков миелинизированные, они проводят возбуждение со скоростью 60—100 м/с. Короткие аксоны обоих пучков устанавливают синаптические связи с мотонейронами и интернейронами своего сегмента, длинные же направляются в продолговатый мозг. По пути они отдают большое число ветвей к нейронам вышележащих сегментов спинного мозга, образуя, таким образом, *межсегментарные связи*.

По волокнам тонкого пучка проводится возбуждение от каудальной части тела и тазовых конечностей, по волокнам клиновидного пучка — от краниальной части тела и грудных конечностей. В спинном мозгу оба этих пути идут, не прерываясь и не перекрещиваясь, и оканчиваются в продолговатом мозгу у одноименных ядер (Голля и Бурдаха), где образуют синаптическое переключение на второй нейрон. Отростки второго нейрона направляются к специфическим ядрам таламуса противоположной стороны, образуя тем самым своеобразный *перекрест*. Здесь они переключаются уже на третий нейрон, аксоны которого достигают нейронов IV слоя коры больших полушарий.

Считают, что по этой системе проводится информация тонко дифференцированной чувствительности, позволяющая определить локализацию, контур периферического раздражения, а также его изменения во времени.

По *латеральному спиноталамическому тракту* проводится болевая и температурная чувствительность, по *вентральному спиноталамическому* — тактильная. Существуют сведения, что по этим путям возможна также передача возбуждения от проприо- и висцерорецепторов. Скорость проведения возбуждения в волокнах составляет 1—30 м/с. Спиноталамические тракты прерываются и перекрещиваются либо на уровне сегмента, в который они только что вступили, либо вначале проходят несколько сегментов по своей стороне, а затем переходят на противоположную. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх. Там они образуют синапсы на нервных клетках, аксоны которых направляются в кору больших полушарий.

Полагают, что по системе волокон этих путей в основном передается информация о качественной природе раздражителей.

Дорсальный спинно-мозжечковый тракт, или *пучок Флексига* — филогенетически это наиболее древний чувствительный путь спинного мозга. Местом расположения нервных клеток, аксоны которых образуют волокна этого пути, является основание дорсального рога спинного мозга. Не перекрещиваясь, путь достигает мозжечка, где каждое волокно занимает определенную область. Скорость проведения по волокнам спинно-мозжечкового пути около 110 м/с. По ним проводится информация от рецепторов мышц и связок конеч-

ностей. Наибольшего развития этот путь достигает у копытных животных.

Вентральный спинно-мозжечковый тракт, или *пучок Говерса*, также образуется аксонами интернейронов противоположной стороны спинного мозга. Через продолговатый мозг и ножки мозжечка волокна направляются к коре мозжечка, где занимают обширные площади. Импульсы со скоростью проведения до 120 м/с идут от сухожильных, кожных и висцерорецепторов. Они участвуют в поддержании тонуса мышц для выполнения движений и сохранения позы.

Нисходящие проводящие пути. Эти пути (см. рис. 4.11, А) связывают высшие отделы ЦНС с эффекторными нейронами спинного мозга. Основными из них являются пирамидный, руброспинальный, вестибулоспинальный и ретикулоспинальный тракты.

Пирамидный тракт образован аксонами клеток двигательной зоны коры больших полушарий. Направляясь к продолговатому мозгу, эти аксоны отдают большое число коллатералей структурам промежуточного, среднего, продолговатого мозга и ретикулярной формации. В нижней части продолговатого мозга большая часть волокон пирамидного пути переходит на противоположную сторону (перекрест пирамид), образуя *латеральный пирамидный тракт*. В спинном мозгу он располагается в боковом столбе. Другая часть волокон идет, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только на уровне сегмента, в котором оканчивается, переходит на противоположную сторону. Это *прямой пирамидный тракт*. Оба они заканчиваются на мотонейронах передних рогов серого вещества спинного мозга. Состав волокон этого пути неоднороден, в нем представлены миелинизированные и немиелинизированные волокна разного диаметра со скоростями проведения возбуждения от 1 до 100 м/с.

Основной функцией пирамидных путей является передача импульсов для выполнения произвольных движений. Надежность в осуществлении этой функции повышается благодаря дублированию связи головного мозга со спинным посредством двух путей — перекрещенного и прямого. В эволюционном ряду пирамидный тракт развивался параллельно с развитием коры больших полушарий и достиг наибольшего совершенства у человека.

Руброспинальный тракт (Монакова) образован аксонами клеток красного ядра среднего мозга. Выйдя из ядра, волокна полностью переходят на противоположную сторону. Часть из них направляется в мозжечок и ретикулярную формацию, другие — в спинной мозг. В спинном мозгу волокна располагаются в боковых столбах перед перекрещенным пирамидным путем и оканчиваются на интернейронах соответствующих сегментов. Руброспинальный тракт несет импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, полосатого тела.

Основное назначение руброспинального тракта — управление тонусом мышц и произвольной координацией движений. В процессе эволюции этот путь возник рано. Большое значение он имеет у животных, слабее развит у человека.

Вестибулоспинальный тракт образован волокнами, которые являются отростками клеток ядра Дейтерса, лежащего в продолговатом мозгу. Этот тракт имеет наиболее древнее эволюционное происхождение. По нему передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам вентральных рогов спинного мозга, регулирующие тонус мускулатуры, согласованность движений, равновесие. При нарушении целостности этого пути наблюдаются расстройства координации движений и ориентации в пространстве.

В спинном мозгу помимо основных длинных имеются и короткие нисходящие пути, соединяющие между собой его отдельные сегменты.

3.4. Задний мозг

3.4.1. Строение заднего мозга

Задний мозг, состоящий из продолговатого мозга и варолиева моста, представляет собой отдел головного мозга, который является непосредственным продолжением спинного мозга. Серое вещество спинного мозга переходит в серое вещество продолговатого мозга и сохраняет черты сегментарного строения. Однако основная часть серого вещества распределена по всему объему заднего мозга в виде *обособленных ядер*, разделенных белым веществом.

В продолговатом мозгу симметрично заложены ядра четырех последних пар черепно-мозговых нервов, осуществляющих афферентную и эфферентную иннервацию головы и внутренних органов. В самой нижней части ромбовидной ямки располагается *ядро подъязычного нерва* (XII пара), иннервирующего мышцы языка. *Двигательное ядро добавочного нерва* (XI пара) является продолжением заднебокового отдела переднего рога спинного мозга и связано с иннервацией мускулатуры шеи (рис. 3.7).

Довольно поверхностно лежит группа *ядер блуждающего нерва* (X пара), который является смешанным и одновременно участвует в вегетативной, двигательной и чувствительной иннервации. Соответственно функции блуждающему нерву принадлежат три ядра. *Вегетативное ядро* дает парасимпатические волокна, идущие к гортани, пищеводу, сердцу, желудку, тонкой кишке, пищеварительным железам (см. разд. 5.3). Чувствительные волокна блуждающего нерва от многих внутренних органов в продолговатом мозгу образуют одиночный пучок (солитарный тракт) и заканчиваются в *чувствительном ядре* солитарного тракта. Третье ядро блуждающего нерва — соматическое, двигательное — лежит глубже в латеральном отделе продолговатого мозга и носит название *обоюдного*. Нейроны этого ядра рефлекторно регулируют последовательность сокращения мышц глотки и гортани при дыхании.

Языкоглоточный нерв (IX пара), так же как и блуждающий, содержит двигательные, чувствительные и вегетативные волокна. Двигательные волокна участвуют в иннервации мышц ротовой полости и глотки. Чувствительные волокна от вкусовых почек задней

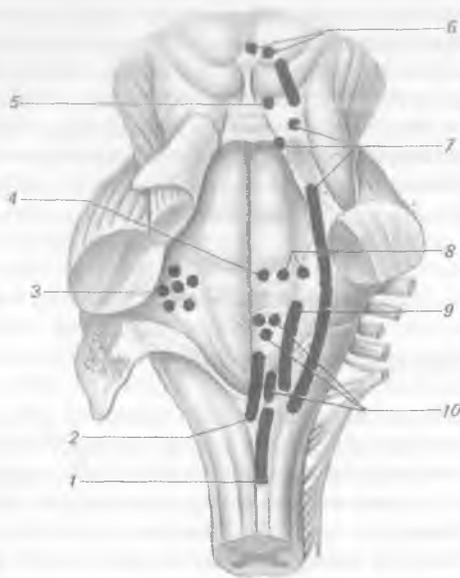


Рис. 3.7. Расположение ядер черепно-мозговых нервов в ствольной части мозга:

- 1 — добавочный нерв, 2 — подъязычный, 3 — слуховой, 4 — отводящий, 5 — блоковый, 6 — глазодвигательный, 7 — тройничный, 8 — лицевой, 9 — языкоглоточный, 10 — блуждающий нерв

трети языка слизистой оболочки глотки входят вместе с волокнами блуждающего нерва в одиночный пучок. Отростки нейронов, формирующих вегетативное ядро языкоглоточного нерва, идут к парасимпатическим ганглиям, которые связаны с иннервацией секреторного аппарата слюнных желез.

На границе продолговатого мозга и моста располагаются ядра слухового, или *вестибулокохлеарного нерва* (VIII пара). Этот нерв состоит из двух частей: нерва улитки и нерва преддверия. Волокна нерва улитки, или *собственно слухового нерва*, представляют собой аксоны клеток лежащего в улитке спирального ганглия. Эти волокна оканчиваются в *кохлеарных ядрах* (рис. 3.7).

Волокна *нерва преддверия* формируются аксонами клеток узла преддверия, локализованного на дне внутреннего слухового прохода. Эти волокна заканчиваются в трех ядрах моста: *медиальном ядре Швальбе, латеральном ядре Дейтерса и верхнем ядре Бехтерева*. Отростки нейронов второго порядка из этих ядер направляются к *фастигиальному ядру мозжечка*. Из ядра Дейтерса, которое можно отнести к надсегментарным образованиям, начинается *вестибуло-спинальный тракт*, идущий в спинной мозг.

В латеральном отделе ретикулярной формации моста расположено *ядро лицевого нерва* (VII пара). Этот нерв является смешанным. Афферентные чувствительные волокна лицевого нерва передают информацию от вкусовых рецепторов передней части языка. Вегетативные волокна участвуют в иннервации подчелюстных и под-

язычных слюнных желез. Эфферентные волокна лицевого нерва имеют концевые разветвления в мимической мускулатуре лица.

Ядро отводящего нерва (VI пара) заложено поверхностно в задней половине моста. Моторные волокна этого нерва иннервируют мышцы, двигающие глазное яблоко, чувствительные волокна связаны с проприоцепторами этих мышц.

И наконец, последняя пара черепно-мозговых нервов, относящаяся к заднему мозгу, — это *тройничный нерв* (V пара). Этот нерв смешанный и обладает двигательными и чувствительными ядрами. *Двигательное ядро* расположено в верхнем отделе покрывки моста. Нейроны этого ядра участвуют в иннервации жевательных мышц, мышцы нёбной занавески и мышцы, напрягающей барабанную перепонку. *Длинное, простирающееся* через весь мост *чувствительное ядро* тройничного нерва содержит клетки, к которым подходят афферентные аксоны от рецепторов кожи лица, слизистой оболочки носа, зубов, надкостницы костей черепа (рис. 3.7).

Изучая топографию серого вещества заднего мозга, необходимо отметить наличие в нем ядер чувствительных путей задних столбов спинного мозга. Это *ядра тонкого пучка Голля* и *клиновидного пучка Бурдаха*, являющихся путями, которые проводят информацию от тактильных и проприоцепторов, сигнализирующих о положении тела в пространстве. Кроме того, внутри заднего мозга расположено *верхнее оливарное ядро*, включенное в восходящий путь, который передает акустическую информацию (см. разд. 4.5.3). По латеральной поверхности продолговатого мозга поднимается продолжение боковых столбов спинного мозга.

Центральная часть заднего мозга занята *сетевидной, или ретикулярной, формацией*, которая представляет собой скопление нервных клеток, напомиающее по принципу организации нервные сети кишечнорастворимых. Ретикулярные нейроны и распределяются диффузно, и группируются в ядрах, среди которых можно выделить наиболее крупные: ретикулярное гигантоклеточное, ретикулярное мелкоклеточное, латеральное ретикулярное ядро на уровне продолговатого мозга, каудальное ретикулярное и оральное ретикулярное на уровне моста. По цитоархитектоническим особенностям в ретикулярной формации заднего мозга выделяют *медиальную часть* с множеством нейронов крупного размера и *латеральную*, включающую в себя более мелкие элементы. По своей топографии ретикулярная формация ствола мозга является структурой, расположенной на пути всех входных и выходных систем мозга.

К дендритам и соме ретикулярных нейронов подходят коллатерали от аксонов сенсорных восходящих путей, локализованных в вентральной и латеральной частях стволовой части мозга. С другой стороны к нейронам ретикулярной формации подходят коллатерали нисходящих моторных трактов, идущих из переднего мозга. От нейронов гигантоклеточного и каудального ретикулярного ядра начинается нисходящий ретикулоспинальный тракт, устанавливающий прямые связи с мотонейронами спинного мозга. Ретикулярная формация имеет связи с ядрами черепно-мозговых нервов, с мозжечком,

промежуточным мозгом и через последний — с корой больших полушарий.

Таким образом, богатство связей ретикулярной формации свидетельствует о том, что она является надсегментарной структурой, приспособленной к регуляции деятельности различных отделов центральной нервной системы.

3.4.2. Рефлексы заднего мозга

Задний мозг является жизненно важным отделом нервной системы, где замыкаются дуги целого ряда соматических и вегетативных рефлексов. При участии ядер заднего мозга осуществляются *ценные рефлексы*, связанные с жеванием и проглатыванием пищи. Так, например, при акте жевания координированная деятельность жевательных мышц, языка, щек, нёба и дна полости рта обеспечивается функцией моторных ядер тройничного и подъязычного нервов. Когда пищевой комочек касается нёба, основания языка или задней стенки глотки, возникает цепной рефлекс глотания. От рецепторов задней трети языка, слизистой оболочки глотки возбуждение по чувствительным волокнам языкоглоточного нерва поступает в продолговатый мозг к центру глотательного рефлекса. Из этого центра запрограммированные в нервной системе моторные команды по двигательным волокнам подъязычных, тройничных, языкоглоточных и блуждающих нервов идут к мышцам полости рта, глотки, гортани и пищевода. В результате координированной деятельности этих мышц совершается акт глотания с одновременным перекрытием входов в носоглотку и гортань.

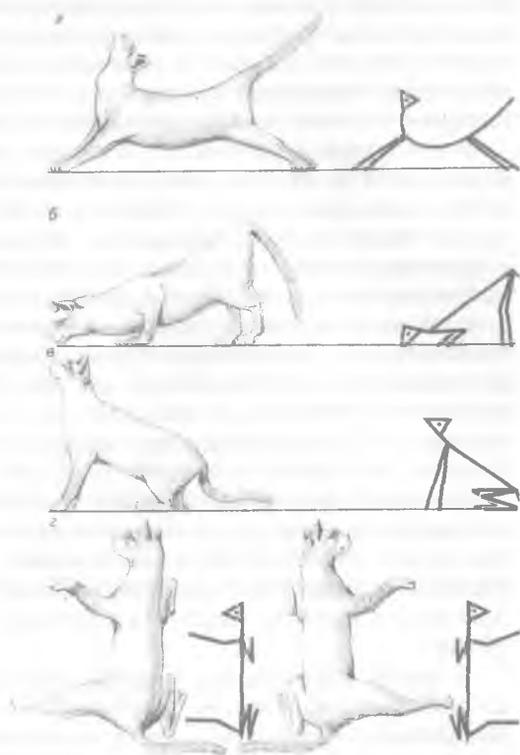
С функцией пищеварительного тракта связаны многие *вегетативные рефлексы* заднего мозга. К их числу относится, например, рефлекторная регуляция секреции слюнных желез, которая осуществляется с участием ядер лицевого и языкоглоточного нервов, содержащих парасимпатические нейроны. Вегетативное ядро блуждающего нерва включено в систему рефлекторной регуляции дыхания, деятельности сердца и тонуса сосудов.

Целая группа рефлексов заднего мозга направлена на поддержание *позного тонуса*. В зависимости от источника рецепторных воздействий тонические рефлексы подразделяются на шейные и вестибулярные, или лабиринтные.

Шейные тонические рефлексы запускаются при возбуждении proprioцепторов мышц шеи. Впервые они описаны голландским физиологом Р. Магнусом на кошках с перерезанным на уровне палатки мозжечка стволом мозга (см. разд. 3.5.2). В чистом виде шейные рефлексы можно наблюдать при разрушении вестибулярного аппарата, дающего дополнительную информацию о положении головы в пространстве. Как показали опыты Р. Магнуса, запрокидывание головы кошки назад в сагиттальной плоскости вызывает возрастание тонуса мышц-разгибателей передних конечностей и одновременно ослабление экстензорного тонуса задних (рис. 3.8). Напротив, наклон головы вниз вызывает обратный процесс, когда тонус разгибателей передних конечностей

Рис. 38. Позные рефлекс децеребрированного животного:

а — децеребрационная ригидность,
 б, в, г — шейные тонические ре-
 флексы по Р. Магнусу; объяснение
 см. в тексте



снижается, а задних — возрастает. Нарушение равновесия за счет поворота головы вправо или влево относительно продольной оси вызывает компенсаторное усиление тонуса разгибателей тех конечностей, в сторону которых повернута голова. Это так называемый *рефлекс вращения* по Магнусу.

Эффекторным звеном шейных рефлексов могут быть не только мышцы конечностей, но и глазная мускулатура. Рефлекторные влияния на глазные мышцы обеспечивают компенсаторную установку глазных яблок при изменении положения головы. Любое отклонение головы вызывает движение глазных яблок в противоположном направлении, и таким образом рефлекторно сохраняется правильная зрительная ориентация животного.

Все шейные рефлексы являются полисинаптическими. Импульсы от проприоцепторов шейных мышц идут в соответствующие центры продолговатого мозга, а оттуда нисходящие команды поступают или к мотонейронам спинного мозга, или к двигательному ядру отводящего нерва и производят определенное влияние на позный тонус и на глазную мускулатуру.

Вестибулярные рефлексы неразрывно связаны с шейными тоническими рефлексами и в естественных условиях дополняют их. Вестибулярные рефлексы не зависят от положения головы относительно туловища и в чистом виде могут быть получены при фиксации головы по отношению к туловищу или при выключении проприоцепторов шейных мышц новокаиновой блокадой.

Вестибулярные рефлексы, согласно классификации Магнуса, подразделяются на статические и статокинетические. *Статические рефлексы* связаны главным образом с возбуждением рецепторов преддверия перепончатого лабиринта и обеспечивают поддержание позы и равновесия тела при самых разнообразных его статических положениях в пространстве. Так, например, если кошку с фиксированной относительно туловища головой поворачивать в пространстве, то в зависимости от положения головы будет наблюдаться различное распределение позного тонуса. В том случае, когда угол между плоскостью горизонта и плоскостью ротовой щели животного составляет 45° , разгибательные мышцы напрягаются максимально. Если же указанный угол равен 135° , наблюдается наименьшее значение тонуса разгибателей. Между крайними положениями имеется ряд постепенных переходов в степени развития экстензорного тонуса. Это пример тонического вестибулярного рефлекса положения, который осуществляется при участии нейронов вестибулярного ядра Дейтерса и идущего от него в спинной мозг вестибулоспинального тракта.

К числу статических вестибулярных рефлексов относятся рефлексы выпрямления, направленные на переход животного из неестественной позы в обычное для него положение. В качестве наглядного примера можно привести переворачивание кошки в воздухе при падении спиной вниз. За очень короткое время падения животное успевает занять нормальное по отношению к гравитационному полю положение и упасть сразу на все четыре лапы. В процессе переворачивания выпрямительные рефлексы совершаются в определенной последовательности. Сначала за счет вестибулярного выпрямительного рефлекса восстанавливается нормальное положение головы — мордой вниз. Затем изменение положения головы возбуждает проприоцепторы шейных мышц и они запускают шейный выпрямительный рефлекс, в результате которого вслед за головой туловище также возвращается в нормальное положение.

Таким образом, в естественных условиях вестибулярные рефлексы выпрямления дополняются шейными, причем ведущую роль в их осуществлении играет положение головы, где расположены дистантные рецепторы.

Следующая группа вестибулярных рефлексов — *статокинетические* — характеризуется тем, что она направлена на поддержание позы при изменении скорости движения животного. Эти рефлексы связаны с возбуждением рецепторов полукружных каналов, которое имеет место при наличии в каналах тока эндолимфы. Обычно направленность статокинетического рефлекса зависит от того, какой полукружный канал раздражается при ускорении. Например, при

замедлении поступательного движения возбуждаются рецепторы сагиттального канала и соответственно рефлекторные изменения мышечного тонуса будут наклонять туловище вперед, как бы сохраняя равномерное движение.

Ускорение при вращении тела в горизонтальной плоскости возбуждает рецепторы горизонтального полукружного канала и вызывает рефлекторную реакцию глазодвигательного аппарата — *горизонтальный нистагм*. Суть этой реакции состоит в том, что в момент ускорения вращения глаза движутся в сторону, противоположную направлению вращения. Затем, достигнув крайнего отклонения, глаза быстро перемещаются обратно в направлении вращения и таким образом в поле зрения попадает другой участок пространства. Нистагм способствует сохранению нормальной зрительной ориентации и обычно используется в диагностических целях для проверки нормального функционирования вестибулярного аппарата. Плоскость нистагма совпадает с плоскостью ускорения, в связи с чем кроме горизонтального нистагма можно встретить вертикальный, диагональный и круговой нистагмы (см. разд. 4.8.4).

К числу статокINETических вестибулярных рефлексов относятся также и так называемые *лифтные рефлексы*, которые проявляются в увеличении тонуса мышц разгибателей при линейном ускорении вверх и в повышении тонуса сгибателей при линейном ускорении вниз.

3.4.3. Функции ретикулярной формации заднего мозга

В ретикулярной формации заднего мозга сосредоточены центры, играющие важную роль в *регуляции висцеральных функций*. Это в первую очередь *дыхательный центр*, локализованный в медиальной части ретикулярной формации продолговатого мозга. Еще в прошлом столетии было установлено, что повреждение каудальной части дна четвертого желудочка приводит к остановке дыхания (*укол Флуранса*). Позднее Н. А. Миславский (1885) выделил в дыхательном центре две функционально различные части: *инспираторную* и *экспираторную* (или *вдыхательную* и *выдыхательную*). В последнее время использование методов микростимуляции и микроэлектродной регистрации активности одиночных нейронов позволило уточнить представления о локализации частей дыхательного центра.

Установлено, что инспираторная часть расположена более вентрально, чем экспираторная. Активность одиночных нейронов дыхательного центра может коррелировать с фазами дыхательного цикла. Этот признак позволяет выделить инспираторные нейроны, которые генерируют потенциалы действия в начальную фазу вдоха, и экспираторные нейроны, разряд которых приурочен к фазе выдоха. Наибольшее скопление инспираторных нейронов обнаружено около одиночного (солитарного) тракта. В области двойного ядра локализованы инспираторные и экспираторные нейроны. Определенная мозаичность в расположении дыхательных нейронов свидетельствует о том, что деление дыхательного центра на две части — *вдыха-*

тельную и выдыхательную — более справедливо в функциональном смысле, чем в анатомическом (см. разд. 9.4.1).

Отличительной чертой нейронов дыхательного центра является *способность к автоматизму*. Даже при отсутствии афферентных воздействий активность этих нейронов характеризуется периодичностью, которая определяется спецификой ионных механизмов их клеточной мембраны. Периодичность разрядов дыхательных нейронов может быть обусловлена также наличием взаимных тормозных связей между инспираторными и экспираторными нейронами. Тормозные связи создают реципрокность разрядов дыхательных нейронов, когда появление активности инспираторных нейронов сопровождается торможением разрядов экспираторных и наоборот. В результате реципрокного взаимодействия дыхательных нейронов происходит смена фаз дыхательного цикла.

Вместе с тем смена фаз дыхательного цикла может осуществляться рефлекторно за счет афферентных влияний, которые модулируют дыхательную ритмику. При интенсивном вдохе и растяжении легочной ткани импульсы от механорецепторов легких по афферентным волокнам блуждающего нерва приходят в дыхательный центр и вызывают рефлекторное торможение инспираторных нейронов, одновременно возбуждая экспираторные (рефлекс Геринга — Брейера). Импульсы от экспираторных нейронов по ретикулоспинальному пути достигают исполнительных моторных центров спинного мозга и стимулируют начало выдоха.

Периодичность в работе дыхательного центра продолговатого мозга может обеспечиваться также за счет регулирующих влияний со стороны *пневмотаксического центра*. Этот центр находится в области варолиева моста и состоит из двух типов нейронов — инспираторных и экспираторных, которые не имеют жесткой приуроченности своих разрядов к фазам дыхательного цикла. Пневмотаксический центр как регулятор периодически затормаживает инспираторную часть дыхательного центра и стимулирует экспираторные нейроны, осуществляя таким образом прекращение вдоха и начало выдоха.

В регуляции функций дыхательного центра могут принимать участие и более высокие этажи головного мозга. Так, например, эмоциональные реакции человека связаны с изменением периодичности в работе дыхательного центра, вызванным импульсацией из промежуточного мозга и лимбической коры. Установлено, что электрическое раздражение орбитальной коры может вызвать полную остановку дыхания у человека. Регулирующие воздействия коры головного мозга обеспечивают произвольную регуляцию дыхания, его коррекцию при разнообразных изменениях жизнедеятельности.

Таким образом, *регуляция дыхательной функции* осуществляется иерархической системой нервных центров, расположенных на разных этапах нервной системы и связанных единством действия.

Другим жизненно важным центром ретикулярной формации заднего мозга является *сосудодвигательный центр*, локализация которого впервые была определена Ф. В. Овсянниковым (1871). Со-

судодвигательный, или вазомоторный, центр занимает обширную область продолговатого мозга, простираясь в дорсолатеральном направлении от дна четвертого желудочка до пирамид (см. разд. 5.5.2). Перерезка спинного мозга на уровне шейных позвонков вызывает у спинальных животных резкое снижение сосудистого тонуса и нарушение регуляторных реакций, связанных с изменением просвета вен и артерий.

Локальная стимуляция ростральных частей судодвигательного центра вызывает увеличение сосудистого тонуса, повышение кровяного давления и тахикардию. Стимуляция каудального отдела судодвигательного центра, напротив, вызывает расширение сосудов, падение кровяного давления и брадикардию.

Микроэлектродная регистрация электрической активности одиночных нейронов судодвигательного центра показала наличие нервных клеток, изменяющих свою фоновую активность синхронно с флуктуациями артериального давления. Среди них можно выделить нейроны, частота разрядов которых возрастает при повышении артериального давления, нейроны, частота фоновой активности которых, напротив, снижается при увеличении артериального давления, и, наконец, нейроны, частота импульсации которых меняется в соответствии с рабочим циклом сердца. Свойства нейронов судодвигательного центра менее изучены, чем у нейронов дыхательного центра. Пока неясно, можно ли дифференцировать судодвигательные нейроны на «сосудосуживающие» и «сосудорасширяющие». Нерешенным остается также вопрос о наличии тормозного взаимодействия между нейронами судодвигательного центра.

Функциональная организация судодвигательного центра имеет определенную специфику в плане проекций его нисходящих путей. Аfferентные волокна от его нейронов спускаются в грудной отдел спинного мозга, но заканчиваются там не на мотонейронах, как в случае нисходящих систем дыхательного центра, а на преганглионарных нейронах симпатической нервной системы.

Таким образом, судодвигательный тонус регулируется не антагонистическими нисходящими воздействиями, а только одной *симпатической судодвигательной системой*. Активное состояние этой системы вызывает вазоконстрикцию, а торможение — вазодилатацию (см. разд. 5.4; 8.6). Исключение из этого принципа составляют только некоторые сосуды, имеющие двойную иннервацию — симпатическую и парасимпатическую (сосуды половых органов).

Рефлекторные влияния на нейроны судодвигательного центра осуществляются при возбуждении хемо- и механорецепторов, локализованных в судодвигательной стенке. Аfferентные волокна от этих рецепторов в составе блуждающего и языкоглоточного нервов достигают продолговатого мозга. Возбуждение механорецепторов дуги аорты, каротидного синуса при повышении артериального давления вызывает торможение активности судодвигательного центра и, как следствие, рефлекторное снижение судодвигательного тонуса (*рефлексы Людвиг — Циона, Геринга, Бейнбриджа*). Напротив, при повышении давления в системе полых вен наблюдается усиление активности

сосудистого центра и вазоконстрикторный эффект. Тонус сосудистого центра может изменяться и при возбуждении хеморецепторов сосудистой стенки, возникающем при изменениях химического состава крови.

Следует отметить, что деятельность сосудодвигательного центра сочетается с функцией моторного ядра блуждающего нерва, снижающего в норме частоту сердечных сокращений. В связи с этим при вазоконстрикторном эффекте одновременно увеличивается частота сердечных сокращений и, наоборот, при вазодилатации наблюдается замедление сердечной ритмики.

Для ретикулярной формации стволовой части мозга характерны не только вегетативные регулирующие функции, но и участие в нисходящем контроле деятельности двигательных центров спинного мозга.

Более ста лет назад в 1862 г. И. М. Сеченов установил факт *угнетения спинальных рефлексов при раздражении стволовой части мозга*. Это было открытием центрального торможения и одновременно открытием ретикулоспинальной системы. Однако механизм этого тормозного процесса удалось раскрыть только в 50-е гг. нашего столетия после работ американского нейрофизиолога Х. Мегуна, показавшего, что локальное электрическое раздражение гиганто-клеточного ядра ретикулярной формации продолговатого мозга вызывает неспецифическое торможение сгибательных и разгибательных спинальных рефлексов. Эти неспецифические супраспинальные влияния по ретикулоспинальному тракту достигают мотонейронов спинного мозга и увеличивают порог и скрытый период их ответов на рефлекторные воздействия. Дальнейшие исследования показали, что нисходящие влияния ретикулярной формации могут реализовываться не только за счет постсинаптического торможения мотонейронов, но и за счет возникновения длительных тормозных постсинаптических потенциалов в промежуточных нейронах, а также за счет воздействия ретикулоспинальных волокон на терминали афферентных волокон, входящих в спинной мозг.

Таким образом, ослабление рефлекторной деятельности достигается как за счет прямого действия на мотонейроны, так и за счет определенного ослабления сенсорного входа в спинной мозг.

В ходе экспериментов с локальной стимуляцией ретикулярной формации выяснилось наличие зон, дающих эффект противоположной полярности, т. е. *облегчающее влияние на спинно-мозговые рефлексы*. Так, например, электрическое раздражение латеральных зон ретикулярной формации моста снижает порог и укорачивает скрытый период спинальных рефлексов. При стимуляции медиальных ядер ретикулярной формации заднего мозга в мотонейронах мышц-сгибателей кошки регистрируются коротколатентные возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП).

Данный факт свидетельствует о наличии (помимо диффузных неспецифических ретикулоспинальных проекций) моносинаптических нисходящих путей специфического действия, которые участвуют в нисходящем контроле деятельности спинного мозга.

Следовательно, ретикулярная формация как один из двигательных центров стволовой части мозга может выступать не только в роли регулятора возбудимости спинальных мотонейронов, но и принимать участие в процессах, связанных с поддержанием позы и организацией целенаправленных движений.

Благодаря работам Х. Мегуна и Дж. Морucci наряду с специфическими нисходящими влияниями ретикулярной формации ствола были открыты ее восходящие, *активирующие влияния на кору головного мозга*. Если через хронически вживленные электроды раздражать центральные части ретикулярной формации ствола, то кошка, находящаяся в сонном состоянии, пробуждается и у нее появляется ориентировочная реакция. Эта поведенческая реакция пробуждения сопровождается характерными изменениями частотного спектра электроэнцефалограммы, переходом от регулярных, высокочастотных колебаний альфа-ритма к низкочастотным колебаниям бета-ритма (см. разд. 3.11.1). Данная электроэнцефалографическая реакция получила название *реакции десинхронизации*. Она имеет генерализованный характер и регистрируется от обширных областей коры головного мозга.

В остром опыте перерезка стволовой части мозга на уровне среднего мозга и, таким образом, разрушение восходящих путей от ретикулярной формации ствола переводят животное в сноподобное коматозное состояние (*спящий мозг, по Бремеру*) с соответствующими изменениями характера электроэнцефалограммы.

Приведенные выше экспериментальные факты послужили основанием для заключения, что ретикулярная формация является структурой, отвечающей за состояние бодрствования, структурой, формирующей восходящую активирующую ретикулярную систему, которая поддерживает на определенном уровне возбудимость промежуточного мозга и коры больших полушарий. Согласно современным представлениям, переход коры к активному состоянию связан с колебаниями количества восходящих сигналов от ретикулярной формации ствола. Количество этих сигналов зависит от поступления в ретикулярную формацию сенсорных импульсов по коллатералим специфических афферентных восходящих путей. Практически к ретикулярной формации приходит информация от всех органов чувств по коллатералим от спиноретикулярного тракта, проприоспинальных путей, афферентных черепно-мозговых нервов, от таламуса и гипоталамуса, от моторных и сенсорных областей коры (рис. 3.9).

Микроэлектродная регистрация электрической активности нейронов ретикулярной формации показала, что большинство из них являются *полисенсорными*, т. е. отвечают на раздражение различных модальностей (световых, звуковых, тактильных и т. д.). Ретикулярные нейроны имеют большие рецептивные поля, большой скрытый период и слабую воспроизводимость реакции. Эти свойства противоположны свойствам нейронов специфических ядер и позволяют отнести ретикулярные нейроны к категории *неспецифических*. Равным образом восходящие пути ретикулярной формации в отличие

Рис. 3.9. Афферентные и эфферентные связи ретикулярной формации стволовой части мозга



от классических специфических чувствительных проекций получили название *неспецифических проекций*.

Восходящие влияния ретикулярной формации высокочувствительны к действию различных фармакологических веществ, особенно анестезирующих препаратов и так называемых успокаивающих средств (аминазин, серпазил, резерпин и др.).

Следует отметить, что в составе восходящих путей ретикулярной формации имеются активирующие и дезактивирующие группы. По данным Дж. Морuzzi, раздражение некоторых участков ретикулярной формации заднего мозга может вызвать у животного глубокий сон и появление альфа-ритма в электроэнцефалограмме. Вероятно, реципрокный принцип организации восходящих и нисходящих проекций является общим для всей системы ретикулярной формации.

3.5. Средний мозг

Средний мозг расположен впереди от мозжечка и варолиева моста в виде толстостенной массы, пронизанной узким центральным каналом (сильвиев водопровод), соединяющим полость третьего мозгового желудочка (в промежуточном мозгу) с четвертым (в продолговатом мозгу). В процессе эмбрионального развития средний мозг формируется из среднего мозгового пузыря, боковые выпячивания которого перемещаются латерально и образуют сетчатку глаза, которая структурно и функционально представляет собой вынесенный на периферию нервный центр среднего мозга.

3.5.1. Морфофункциональная организация среднего мозга

Как видно на поперечном срезе (рис. 3.10), дорсальная поверхность среднего мозга занята пластинкой *четверохолмия*, состоящей из двух пар бугров: верхних и нижних. *Верхнее двуххолмие* играет роль зрительного подкоркового центра и служит местом переключения зрительных путей, идущих к латеральным колленчатым телам промежуточного мозга. У низших позвоночных (рыб и амфибий)

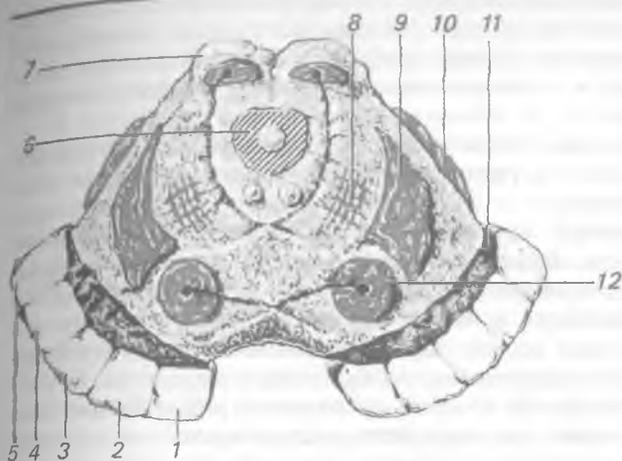


Рис. 3.10. Средний мозг (поперечный разрез):

1—5 — тракты: 1 — кортикостомовой передней, 2 — кортиконуклеарный, 3 — кортикоспинальный латеральный, 4 — кортикоспинальный передний, 5 — кортикостомовой; 6 — силвиев водопровод, 7 — нижнее двухолмие, 8 — ретикулярная формация, 9 — медиальный лемниск, 10 — латеральный лемниск, 11 — черная субстанция, 12 — красное ядро

верхнее двухолмие достигает очень больших размеров и выполняет роль высшего зрительного центра, так как здесь заканчивается большая часть волокон зрительного тракта. Рыбы и амфибии с разрушенным двухолмием (зрительными долями) становятся слепыми.

У птиц и рептилий в среднем мозгу от зрительных путей отходят немногочисленные коллатерали, идущие к латеральным коленчатым телам промежуточного мозга. Наконец, у млекопитающих большинство путей зрительного тракта заканчивается на нейронах коленчатых тел и только часть из них заходит в переднее двухолмие.

Таким образом, в процессе эволюции высший зрительный центр перемещается в конечный мозг, а верхнее двухолмие приобретает роль подкоркового зрительного центра. Его разрушение у млекопитающих не ведет к полной утрате зрения.

Нижнее двухолмие в процессе филогенетического развития формируется у наземных животных (рептилий и птиц) в связи с развитием органа слуха и служит местом переключения слуховых путей, а также афферентных волокон от вестибулярных рецепторов. Нижнее двухолмие выполняет функцию подкоркового слухового центра.

Четверохолмие и лежащие вентральнее клеточные слои вплоть до силвиева водопровода формируют так называемую *крышу среднего мозга*, или *текталную область*, которая обладает довольно сложной цитоархитектоникой. Большие нейроны веретенообразной формы расположены здесь слоями, общее число которых достигает 14. Ветвящи-

еся дендриты и мощные аксоны этих клеток ориентированы в вертикальной плоскости по отношению к поверхности мозга. Аксоны тектальных нейронов идут к ретикулярной формации, к двигательным ядрам стволовой части мозга и в спинной мозг, формируя тектоспинальный тракт.

Таким образом, сама структура крыши среднего мозга создает предпосылки для его участия в анализе сенсорной информации и в регуляции движений.

Данные, полученные при регистрации импульсной активности тектальных нейронов, позволяют дифференцировать их на группы по способности реагировать на различные параметры сенсорных раздражений (смена света и темноты, перемещение светового источника). Эфферентные воздействия тектальных нейронов реализуются в форме ряда *жизненно важных безусловных рефлексов*. К числу таких рефлексов можно отнести сторожевой рефлекс при внезапной подаче светового или звукового раздражителей — рефлекс, вызывающий усиление тонуса мышц сгибателей. В четверохолмии осуществляются замыкание ориентировочных, зрительных и слуховых рефлексов (поворот головы к источнику раздражения, рефлекторная установка на звук внешнего уха), оборонительных рефлексов. Все эти автоматические реакции относятся к категории генетически запрограммированных реакций организма, важных для сохранения вида.

В координации движений участвуют и другие структуры среднего мозга. Вентральное сильвиево водопровода в виде двух толстых валиков расположены *ножки мозга*, которые, расходясь кпереди, выступают в полушария конечного мозга. На поперечном срезе ножки мозга разделяются пигментированной прослойкой на две части: крышку (тегментум) и основание ножек.

Пигментированная прослойка состоит из нейронов, богатых пигментом меланином, и носит название *черной субстанции (Земмеринга)*. Это филогенетически древнее образование относится к экстрапирамидной системе регуляции двигательной активности и функционально связано с лежащими в основании полушарий переднего мозга базальными ганглиями — полосатым телом и бледным шаром (см. разд. 3.9).

В 60-е гг. нашего столетия было установлено, что нейроны черной субстанции имеют *дофаминэргическую природу*, т. е. способны синтезировать медиатор катехоламинового ряда — дофамин. Аксоны этих нейронов подходят к полосатому телу, также содержащему в значительном количестве дофамин. Дальнейшие исследования показали, что повреждение черной субстанции, вызывающее дегенерацию дофаминэргических путей к полосатому телу, связано с тяжелым неврологическим заболеванием — *болезнью Паркинсона*.

Паркинсонизм проявляется в нарушении тонких содружественных движений, функции мимической мускулатуры и в появлении непроизвольных мышечных сокращений, или тремора. Этот болезненный синдром может быть снят при введении L-диоксифенилаланина — вещества, из которого синтезируется дофамин в организме.

Таким образом, восполняя дефицит медиатора, стало возможным купировать неврологическое заболевание и вместе с тем привести фактические доказательства роли черной субстанции среднего мозга в сенсомоторной координации движений.

В покрывке ножек мозга залегают различные функционально значимые ядра. Наиболее крупным из них является *парное красное ядро*, представляющее собой удлиненное образование, которое расположено между черной субстанцией и окружающим сильвиев водопровод центральным серым веществом. Красные ядра являются *важным промежуточным центром проводящих путей стволовой части мозга*. В них заканчиваются волокна экстрапирамидной системы, идущие от базальных ганглиев конечного мозга, а также волокна, идущие из мозжечка.

Аксоны крупноклеточной части красного ядра дают начало *нисходящему руброспинальному тракту* (Монакова), заканчивающемуся на мотонейронах передних рогов спинного мозга. Этот тракт является конечным звеном древней экстрапирамидной системы, объединяющей влияния переднего мозга, мозжечка, вестибулярных ядер и координирующей работу двигательного аппарата.

Часть аксонов клеток, локализованных в красном ядре, заканчивается на нейронах ретикулярной формации среднего мозга. Она расположена несколько дорсальнее красного ядра и представляет собой продолжение ретикулярной формации заднего мозга. Наряду с активирующей функцией, механизм которой разбирается в предыдущем разделе, ретикулярная формация среднего мозга играет важную роль в регуляции работы глазодвигательного аппарата.

В рефлекторной регуляции глазных движений принимают также участие *ядра глазодвигательного* (III пара) и *блокового* (IV пара) черепно-мозговых нервов, расположенные в покрывке под дном сильвиева водопровода. Кпереди от ядра глазодвигательного нерва лежит *ядро Даркшевича*, от которого начинается медиальный продольный пучок среднего мозга, связывающий между собой ядра глазодвигательного, блокового и находящегося в заднем мозгу отводящего нервов, образуя из них единую функциональную систему, регулирующую сочетанные движения глаз.

Под ядром глазодвигательного нерва лежит непарное вегетативное *ядро Якубовича* — *Эдингера*, парасимпатические нейроны которого посылают отростки в периферический цилиарный ганглий (см. разд. 5.1.2). Постганглионарные нейроны цилиарного ганглия иннервируют мышцы радужной оболочки, регулирующие диаметр зрачка, и мышцы ресничного тела, изменяющие кривизну хрусталика. Рефлекторные воздействия нейронов цилиарного ганглия находятся в соответствии с деятельностью соматических глазодвигательных ядер. Как правило, кривизна хрусталика изменяется сопряженно с изменением угла сведения глазных осей.

Средний мозг является не только местом замыкания многих жизненно важных рефлексов, но и выполняет существенную *проводниковую функцию*. Отделенное от покрывки черной субстанцией основание ножек состоит исключительно из нисходящих путей, со-

единяющих кору больших полушарий с мостом и спинным мозгом. В их числе находятся оба пирамидных тракта, по которым распространяются прямые влияния коры на мотонейроны спинного мозга (рис. 3.10).

3.5.2. Участие среднего мозга в регуляции движений и позного тонуса

Среднему мозгу принадлежит важная роль в *регуляции глазных движений*. Двигательный аппарат глаза состоит из шести наружных глазных мышц, которые иннервируются тремя черепно-мозговыми нервами (см. разд. 4.8.4). Нейроны ядра глазодвигательного нерва иннервируют внутреннюю, нижнюю и верхнюю прямые мышцы глаза, нижнюю косую, а также мышцу верхнего века. Блоковый нерв иннервирует верхнюю косую мышцу, а отводящий нерв — наружную прямую мышцу глаза. С помощью этого двигательного аппарата глаза могут производить горизонтальные, вертикальные и вращательные движения. При свободном рассматривании предметов, при чтении наши глаза совершают быстрые скачки (*саккады*) из одной точки фиксации в другую. Саккады чередуются периодами фиксации глаза, продолжающимися от 0,15 до 2 с.

Горизонтальные движения глаза зависят от содружественной работы наружной и внутренней прямых мышц глаза. Нейрофизиологическими исследованиями установлено, что степень возбуждения мотонейронов, локализованных в ядрах отводящего и глазодвигательного нервов, идущих к этим мышцам, контролируется центрами ретикулярной формации варолиева моста. В этих центрах обнаружены нейроны, которые характеризуются повышением частоты своей импульсной активности перед началом каждой горизонтальной саккады. Другая группа нейронов, напротив, прерывает свои импульсные разряды до и во время саккад.

Очевидно, характер разрядов нейронов ретикулярного центра определяет его активирующие или, наоборот, тормозные управляющие воздействия на мотонейроны отводящего и глазодвигательного нервов в соответствии с принципом антагонистической иннервации. Аналогичным образом при *вертикальных движениях* глаза также наблюдается антагонистическое взаимодействие между двумя другими группами глазных мышц. При движении глаза по вертикали вверх сокращаются нижняя косая и верхняя прямая мышцы (глазодвигательный нерв) и одновременно расслабляются верхняя косая (блоковый нерв) и нижняя прямая (глазодвигательный нерв) мышцы глаза. В данном случае возбудимость соответствующих моторных центров регулируется группой нейронов ретикулярной формации среднего мозга, локализованной под верхними холмами четверохолмия. В этой области также обнаружены ретикулярные нейроны, увеличивающие частоту своих импульсных разрядов перед началом вертикальных саккад. Поражение ретикулярной формации среднего мозга при патологических процессах парализует вертикальные движения глаз.

Таким образом, ретикулярная формация среднего мозга играет важную роль в координации сокращений глазных мышц. Она получает афферентные входы от верхних холмов четверохолмия, мозжечка, вестибулярных ядер, зрительных областей коры полушарий головного мозга. Поступающие по этим входам сигналы интегрируются центрами ретикулярной формации и служат для рефлекторного изменения работы глазодвигательного аппарата при внезапном появлении движущихся объектов, при изменении положения головы, при произвольных движениях глаз и т. д. По отношению к моторным центрам в ядрах черепно-мозговых нервов ретикулярная формация выступает как более высокий уровень регуляции глазных движений, осуществляемой за счет возбуждающих и тормозных влияний.

Одной из структур, ответственных за надсегментарный контроль позного тонуса, является *красное ядро среднего мозга*. Будучи составной частью организующей движения экстрапирамидной системы, красное ядро получает входы от моторной коры, ядер мозжечка, черной субстанции среднего мозга и *дает начало руброспинальному тракту*, который как общий путь обеспечивает регуляцию тонуса скелетных мышц.

Локальное электрическое раздражение крупноклеточной части красного ядра или самого руброспинального тракта вызывает возбуждение альфа- и гамма-мотонейронов мышц-сгибателей и одновременно торможение мотонейронов разгибателей. В этом отношении влияние красного ядра противоположно эффекту от раздражения вестибулоспинального тракта, который начинается от ядра Дейтерса. Вестибулоспинальный тракт оказывает возбуждающее действие на альфа- и гамма-мотонейроны разгибателей и тормозное — на мотонейроны сгибателей.

Существует точка зрения, что красное ядро и ядро Дейтерса оказывают друг на друга тормозное воздействие, которое в норме снижает тонус антигравитационных разгибательных мышц. О наличии такого взаимодействия свидетельствует классический опыт Ч. Шеррингтона с перерезкой стволовой части мозга. Если перерезку произвести на уровне переднего края задних холмов четверохолмия и таким образом отделить красное ядро от заднего мозга, где локализовано вестибулярное ядро Дейтерса, то у кошки развивается *децеребрационная ригидность*.

Это состояние характеризуется резким повышением тонуса мышц-разгибателей конечностей, спины и хвоста. Оперированное животное, поставленное на лапы, сохраняет стоячее положение, так как сгибания в суставах не происходит (см. рис. 3.8, а). Если плоскость перерезки сдвинуть вперед и сохранить связь красного ядра с задним мозгом, то состояние децеребрационной ригидности не возникает. Децеребрационная ригидность устраняется при коагуляции ядра Дейтерса или при повторной перерезке стволовой части мозга каудальнее зоны расположения вестибулярных ядер.

Все эти факты указывают на то, что основной причиной децеребрационной ригидности является *снятие при перерезке тормозных влияний со стороны красного ядра на ядро Дейтерса*. При

этом начинает преобладать действие ядра Дейтерса, которое, как известно, возбуждает мотонейроны мышц разгибателей.

По представлениям Ч. Шеррингтона, красное ядро является не только источником, но и посредником в регуляции разгибательных рефлексов, передавая тормозные влияния со стороны мозжечка и моторных областей коры. Удаление мозжечка или моторной коры сопровождается усилением тонуса разгибательных мышц.

Децеребрационная ригидность — рефлекторное состояние, она поддерживается сенсорными сигналами от проприоцепторов мышц. Если перерезать дорсальные (чувствительные) корешки спинного мозга, то спазматическое сокращение разгибательных мышц (*опистотонус*) исчезает. Очевидно, в естественных условиях красное ядро регулирует протекание проприоцептивных рефлексов спинного мозга, подчиняя их рефлексам более высокого порядка. Одним из путей этой регуляции является изменение возбудимости гамма-мотонейронов, контролирующих чувствительность проприоцепторов мышц.

Другой путь состоит в непосредственном воздействии на альфа-мотонейроны мышц разгибателей.

3.6. Мозжечок

Мозжечок как надсегментарная структура появляется на ранних этапах филогенеза позвоночных, причем степень его развития у различных животных определяется экологией и сложностью локомоции.

3.6.1. Структурная организация и связи мозжечка

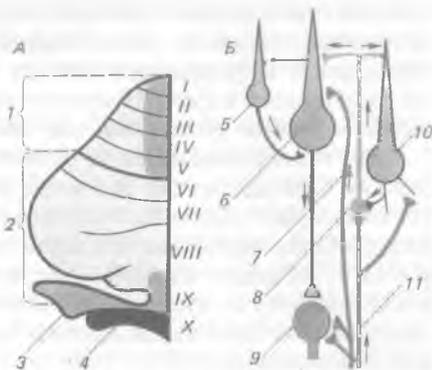
У млекопитающих мозжечок — *крупный вырост варолиева моста*, состоящий из двух полушарий и непарного отдела — червя. Со стволовой частью мозга мозжечок соединяется тремя парами ножек. Самые толстые средние ножки как бы охватывают продолговатый мозг и, расширяясь, переходят в варолиев мост. Верхние ножки начинаются в зубчатых ядрах мозжечка (см. ниже) и направляются к четверохолмию среднего мозга. Третья пара ножек (нижняя) спускается вниз, сливаясь с продолговатым мозгом. Афферентные волокна, приходящие в мозжечок, преимущественно входят в состав средних и нижних ножек, тогда как эфферентные собраны главным образом в верхних ножках мозжечка.

Вся поверхность мозжечка разделяется глубокими бороздами на доли. В свою очередь, каждая доля параллельными бороздками разделяется на *извилины*; группы извилин формируют *дольки* мозжечка. Каждую дольку обозначают как классическим названием (язычок, центральная, вершина и т. д.), так и латинской нумерацией (I-X) в соответствии с распространенной номенклатурой (рис. 3.11, А).

Согласно О. Ларселу, всю поверхность мозжечка можно разделить на отделы в зависимости от характера поступающих афферентных

Рис. 3.11. Морфофункциональная организация мозжечка. А — отделы и доли мозжечка; Б — расположение связей в коре мозжечка:

1 — X — обозначение долей мозжечка по номенклатуре Ларсела; 1 — передняя доля, 2 — задняя доля, 3 — парафлоркулярный отдел, 4 — флоккулонодулярная доля, 5 — корзинчатая клетка, 6 — клетка Пуркинье, 7 — лазающее волокно, 8 — клетка-зерно, 9 — клетка Гольджи, 11 — мшистое волокно; на рис. А черным цветом обозначены структуры древнего мозжечка, зеленым — старого, желтым — нового мозжечка



путей и филогенетического возраста структурных образований. Наиболее изолированная флоккулонодулярная доля (X) составляет древний мозжечок (архицереbellум), гомологичный мозжечку круглоротых. Здесь заканчиваются проекции от вестибулярных ядер продолговатого мозга. Следующий отдел мозжечка — старый мозжечок, или палеоцереbellум, — включает в себя участки червя, соответствующие передней доле, пирамиды, язычок и парафлоркулярный отдел. В палеоцереbellуме находятся проекции восходящих спинно-мозжечковых трактов, несущих информацию от мышечных рецепторов. И наконец, третий отдел — новый мозжечок, или неоцереbellум, — состоит из появляющихся у млекопитающих полушарий и участков червя, которые расположены каудальнее первой борозды. К неоцереbellуму по трактам, переключающимся в ядрах варолиева моста, поступает афферентная импульсация от обширных областей коры больших полушарий (лобных, теменных, височных и затылочных долей).

Полушария и червь мозжечка состоят из лежащего на периферии серого вещества — коры — и расположенного глубже белого вещества, в котором заложены скопления нервных клеток, образующие ядра мозжечка. Кора мозжечка представлена тремя слоями, каждый из которых имеет определенный набор клеточных элементов. Самый поверхностный слой — молекулярный — состоит из параллельных волокон и разветвлений дендритов и аксонов нейронов нижележащих слоев. В нижней части молекулярного слоя расположены тела корзинчатых клеток, аксоны которых оплетают тела и начальные сегменты аксонов клеток Пуркинье (рис. 3.11, Б). Здесь же в молекулярном слое имеется некоторое количество звездчатых клеток.

Вентральнее молекулярного слоя находится ганглиозный слой, в котором сосредоточены тела клеток Пуркинье (рис. 3.11, Б). Эти крупные клетки ориентированы вертикально по отношению к поверхности коры мозжечка. Их дендриты поднимаются вверх и ши-

роко ветвятся в молекулярном слое. Дендриты клеток Пуркинье содержат множество шипиков, на которых образуют синапсы параллельные волокна молекулярного слоя. Аксоны клеток Пуркинье спускаются к ядрам мозжечка. Часть на них заканчивается на вестибулярных ядрах. Практически аксоны клеток Пуркинье представляют собой *единственный выход из коры мозжечка*.

Под ганглиозным слоем лежит гранулярный слой, который содержит большое число тел клеток-зерен, или гранулярных клеток. По некоторым подсчетам их число может достигать 10 млрд. Аксоны клеток-зерен поднимаются вертикально вверх в молекулярный слой и там Т-образно ветвятся. Ветви идут параллельно поверхности коры и образуют синапсы на дендритах других клеток. Здесь же в гранулярном слое лежат клетки Гольджи, аксоны которых подходят к клеткам-зернам.

Афферентный вход к нейронному аппарату коры осуществляется по трем системам волокон. Это, во-первых, *лазающие*, или *лиановидные*, волокна, идущие из нижних олив продолговатого мозга. Нижняя олива получает афференты от нескольких восходящих трактов спинного мозга и из центров головного мозга. Лазающие волокна широко ветвятся и подобно лианам оплетают дендриты клеток Пуркинье, формируя на них синапсы. Вторая система афферентных волокон — это *мшистые*, или *моховидные*, волокна, идущие от ядер моста и оканчивающиеся на клетках-зернах. Мшистые волокна многократно ветвятся и образуют синапсы на множестве клеток коры мозжечка. И наконец, третья система афферентных волокон — это также широко ветвящиеся *адренэргические волокна*, поступающие в кору мозжечка из голубого пятна в среднем мозгу. Голубое пятно представляет собой скопление из нескольких сотен нейронов, аксоны которых способны диффузно выбрасывать норадреналин в межклеточное пространство. Вероятно, эти нейроны выполняют нейромодуляторную функцию и могут изменять возбудимость нейронов, локализованных в коре мозжечка.

Нейрофизиологические исследования Дж. Экклса показали, что корзинчатые и звездчатые клетки, которые заканчиваются синапсами на клетках Пуркинье, вызывают в них тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП) и подавление импульсной активности. Клетки Гольджи тормозят клетки-зерна по принципу обратной связи (рис. 3.11, Б).

Таким образом, большинство связей, опосредованных интернейронами коры мозжечка, являются тормозными. Исключение составляют только клетки-зерна, которые возбуждаются от мшистых волокон и сами через Т-образно ветвящиеся аксоны активируют все остальные интернейроны коры мозжечка. Однако конечный эффект этой активации опять-таки сводится к торможению.

Клетки Пуркинье, которые представляют собой выход функциональной системы, могут возбуждаться прямо через лиановидные волокна и опосредованно через моховидные волокна и клетки-зерна. Возникающие под действием этого возбуждения разряды клеток Пуркинье, согласно электрофизиологическим данным, вызывают в

конечном итоге торможение нейронов ядер мозжечка. Эти факты свидетельствуют о том, что деятельность всей нейрональной системы коры мозжечка сводится к торможению ядер, над которыми кора настроена. Очевидно, *механизм этого торможения можно представить следующим образом.*

В покое клетки Пуркинье обладают фоновой электрической активностью, которая вызывает тоническое торможение нейронов в ядрах мозжечка. Возбуждение клеток Пуркинье через систему лиановидных или мшистых волокон приводит к увеличению частоты импульсных разрядов этих нейронов и, как следствие, к усилению торможения ядер мозжечка. Напротив, торможение клеток Пуркинье, вызванное звездчатыми или корзинчатыми клетками, сопровождается растормаживанием нейронов в ядрах мозжечка. Сами же ядра мозжечка, обладающие постоянной тонической активностью, через нисходящие пути регулируют уровень возбудимости центров спинного мозга и мышечный тонус.

Согласно гипотезе, высказанной Дж. Экклсом, большое количество тормозных нейронов в коре мозжечка предотвращает длительную циркулирующую возбуждения по нейронным цепям. Любой возбуждающий импульс, приходя в кору мозжечка, превращается в торможение за время порядка 100 мс. Так происходит как бы автоматическое стирание предшествующей информации, которое позволяет коре мозжечка участвовать в регуляции быстрых движений.

В белом веществе мозжечка сконцентрированы три пары ядер. В белом веществе червя близко к срединной плоскости находится *ядро шатра*, или *фастигиальное ядро*. Нейроны этого ядра посылают свои отростки к вестибулярному ядру Дейтерса и к ретикулярной формации продолговатого мозга и варолиева моста, где берет свое начало ретикулоспинальный тракт спинного мозга. Латеральное фастигиальное ядро находится *вставочное*, или *промежуточное ядро*, которое у человека разделяется на *шаровидное* и *пробковидное ядро*. От вставочного ядра аксоны идут в средний мозг к красному ядру. Менее развитый афферентный путь от вставочного ядра идет в промежуточный мозг к вентролатеральному ядру зрительного бугра — таламуса (см. разд. 3.7.2) — и оттуда к двигательной коре. Латеральное всех ядер лежит наиболее крупное *зубчатое ядро* мозжечка, от которого мощные пучки волокон направляются к вентролатеральному ядру таламуса, и далее аксоны нейронов второго порядка проецируются в моторные зоны коры.

К нейронам мозжечковых ядер подходят аксоны клеток Пуркинье. Установлено, что клетки Пуркинье червя устанавливают прямые связи с ядром Дейтерса. Это позволяет иногда относить ядро Дейтерса к внутримозжечковым ядрам по функциональному принципу.

Существует определенная топография связей коры мозжечка с его ядрами. Согласно классификации Бродаля, кору мозжечка млекопитающих можно разделить на три продольные зоны: *медиальную червячную зону*, от которой аксоны клеток Пуркинье проецируются на ядро шатра, *промежуточную зону коры*, связанную со вставочным ядром, и *латеральную зону коры полушарий*, дающую проекции к

зубчатому ядру. Эта классификация, в основу которой положены эфферентные связи мозжечка, свидетельствует о том, что латеральные отделы мозжечка через зубчатое ядро связаны с более высокими уровнями головного мозга.

В целом мозжечок имеет обширные эфферентные связи со всеми двигательными системами стволовой части мозга: кортикоспинальной, руброспинальной, ретикулоспинальной и вестибулоспинальной. Не менее разнообразными являются и афферентные входы мозжечка.

Афферентная информация в мозжечок от спинного мозга приходит по спинно-мозжечковым трактам (дорсальному и вентральному), ростральному спинно-мозжечковому и кунеоцеребеллярным трактам, по спинооливамозжечковым путям. Кора больших полушарий также посылает афферентные пути в мозжечок, среди которых наиболее важными являются кортикоретикуломозжечковый и церебромостомозжечковый тракты.

3.6.2. Функции мозжечка

Мозжечок как надсегментарный орган, входящий в систему регуляции движений, выполняет следующие *важные функции*: 1) регуляция позы и мышечного тонуса; 2) сенсомоторная координация позных и целенаправленных движений; 3) координация быстрых целенаправленных движений, осуществляемых по команде из коры больших полушарий. Эти функции мозжечка наиболее удобно разбирать в соответствии с топической классификацией его отделов, основанной на характере эфферентных связей.

Медиальная червячная зона мозжечка в наибольшей степени связана с реализацией первой функции, т. е. с *управлением тонуса, позы и равновесия тела*. В эту зону коры мозжечка, а также в флоккулонодулярную долю архицереbellума поступает афферентная информация, сигнализирующая о позе и состоянии локомоторного аппарата. После обработки этой информации из коры мозжечка через ядро шатра коррегирующие команды направляются к вестибулярному ядру Дейтерса, к ретикулярной формации ствола и оттуда к спинальным центрам по ретикулоспинальным и вестибулоспинальным трактам.

Таким образом, вся система работает по принципу обратной связи и обеспечивает срочную регуляцию антигравитационного тонуса.

Удаление червячной зоны мозжечка вызывает растормаживание ядра Дейтерса и как результат — усиление тонуса разгибателей у животного в состоянии децеребрационной ригидности. Электрическое раздражение червячной зоны, напротив, приводит к ослаблению тонуса мышц разгибателей за счет активации тормозных влияний мозжечка на ядро Дейтерса.

Промежуточная зона коры мозжечка, связанная со вставочным ядром (или шаровидным и пробковидным), так же как и предыдущая зона, имеет афферентные входы от спинальных трактов. Однако, кроме того, через ядра моста промежуточная зона коры мозжечка

получает информацию от двигательной области коры больших полушарий. Эта информация поступает через коллатерали кортико-спинального тракта и сигнализирует о готовящемся целенаправленном движении. Сопоставление приходящей по этим двум путям информации позволяет промежуточной зоне мозжечка участвовать в координации целенаправленных движений с рефлексамии поддержания позы, в выборе наиболее оптимальной для выполнения движения позы. Нисходящие команды от промежуточной зоны коры мозжечка через вставочное ядро идут к красному ядру и далее по руброспинальному тракту к моторным центрам спинного мозга.

Как уже отмечалось выше, латеральная, филогенетически наиболее молодая, кора полушарий мозжечка дает эфферентные проекции к зубчатому ядру. Эта латеральная зона через церебромостомозжечковый тракт получает афферентный вход от различных ассоциативных зон коры больших полушарий. По этим афферентным путям в кору полушарий мозжечка поступает информация о замысле движения. В полушариях и зубчатом ядре мозжечка эта информация преобразуется в программу движения, которая по мозжечково-таламокортикальному тракту поступает в двигательные зоны коры больших полушарий. В дальнейшем двигательный акт реализуется за счет нисходящих команд, идущих от двигательной коры в спинной мозг по кортикоспинальному тракту. Кроме того, от зубчатого ядра мозжечка через красное ядро могут распространяться прямые нисходящие воздействия к спинальным центрам.

Эта сложная система регуляции движений с наличием обратных связей между мозжечком и корой больших полушарий позволяет полушариям мозжечка участвовать в организации быстрых целенаправленных движений, протекающих без учета информации, идущей от восходящих сенсорных путей спинного мозга. Такие движения могут встретиться в спортивной практике, при игре на музыкальных инструментах и при некоторых других видах деятельности.

Экспериментальные исследования функций мозжечка показали, что этот отдел головного мозга участвует не только в регуляции движений, но и включен в систему контроля висцеральных функций. Л. А. Орбели было установлено, что раздражение мозжечка вызывает целый ряд вегетативных рефлексов, таких, например, как расширение зрачков, повышение артериального давления и т. д. Удалению мозжечка сопутствуют нарушения сердечно-сосудистой деятельности, дыхания, моторики и секреторной функции желудочно-кишечного тракта. Электрофизиологическими методами в мозжечке обнаружены висцеральные проекции внутренних органов. Так, например, при раздражении интерорецепторов в коре мозжечка регистрируются вызванные потенциалы.

Все эти экспериментальные факты позволили Л. А. Орбели считать мозжечок млекопитающих не только регулятором моторной деятельности, но и адаптационно-трофическим органом, который определяет возбудимость вегетативных и соматических центров. Однако до сих пор остается неясным вопрос о том, какое место занимает мозжечок в иерархии структур, регулирующих висцеральные

функции. По всей вероятности, модулирующие влияния мозжечка могут быть опосредованы связями с ретикулярной формацией ствола и гипоталамусом, который является главным подкорковым центром регуляции висцеральных функций.

Основные функции мозжечка определяют и *характер патологических симптомов* при нарушении его деятельности. Согласно классическим представлениям Л. Лючиани, сформулированным еще в конце прошлого столетия, при частичном и общем поражении мозжечка наблюдается три симптома: атония, астения и астазия.

Атония характеризуется ослаблением мышечного тонуса. У собак и кошек после удаления мозжечка наблюдается начальное повышение тонуса мышц-разгибателей, причем животные находятся в позе, сходной с состоянием децеребрационной ригидности. Однако через несколько суток после операции у животных гипертонус разгибателей сменяется гипотонией. Аналогичная операция у приматов сразу вызывает падение мышечного тонуса и, как следствие, неспособность поддерживать определенную позу. Обычно атония сопровождается симптомом *астении*, которая характеризуется слабостью и быстрой утомляемостью мышц. Очевидно, атония и астения связаны в первую очередь с выпадением функции мозжечка контролировать познотонические рефлексy.

Третий симптом, описанный Л. Лючиани, — *астазия* — проявляется в способности мышц давать колебательные и дрожательные движения. Мышечный тремор особенно выражен в начале и конце движения, что в значительной мере препятствует завершению целенаправленного движения. Этот симптом вызывается нарушением сенсомоторной координации позных и целенаправленных движений.

Более поздние исследования, проведенные на млекопитающих, показали, что удаление мозжечка пагубно сказывается на выполнении произвольных движений. При этом более всего страдают содружественные движения — *симптомы асинергии*. В результате асинергии происходит как бы распад программы движения и целостное движение состоит не из одновременных содружественных актов, а из последовательности ряда простых движений. Так, например, касание рукой кончика носа мозжечковый больной осуществляет в три приема. Асинергия сочетается с *дисметрией*, или утратой соразмерности движения. Движения становятся преувеличенно размашистыми и теряют свою точность, в результате чего цель достигается только после многократных ошибок. У мозжечковых больных деформируется походка — *атаксия*. Атаксическая походка характеризуется широко расставленными ногами и избыточными движениями, из-за которых больного как пьяного «бросает» из стороны в сторону.

Нарушение координации быстрых целенаправленных движений при удалении или травмах мозжечка может вызвать *адиадохокинез* — неспособность выполнять быструю последовательность движений, например сгибание и разгибание пальцев.

Следует отметить, что у млекопитающих, перенесших травму мозжечка, со временем наступает довольно эффективная компенсация его функций. По всей вероятности, эта компенсация осуществляется за

счет функции коры больших полушарий, которая обладает двусторонними связями с мозжечком. Этот факт свидетельствует о высокой пластичности мозговых систем регуляции движений.

3.7. Промежуточный мозг

3.7.1. Структура промежуточного мозга

Промежуточный мозг в процессе эмбриогенеза развивается из переднего мозгового пузыря и образует стенки третьего мозгового желудочка. Топографически и функционально промежуточный мозг подразделяется на эпиталамус, таламус и гипоталамус.

Эпиталамус, или *надталамическая область*, состоит из расположенного под мозолистым телом свода и из железы внутренней секреции *эпифиза*, которые формируют верхнюю стенку третьего желудочка. *Таламус*, или *зрительный бугор*, представляет собой состоящее из скопления серого вещества объемистое тело яйцевидной формы. Нижней и латеральной поверхностью таламус сращен с соседними частями мозга. Медиальная поверхность зрительного бугра образует боковую стенку полости третьего желудочка. Таламус является крупным подкорковым образованием, через которое в кору больших полушарий проходят разнообразные афферентные пути.

Дно третьего желудочка формирует группа структур, которые объединяют под названием *гипоталамуса* или *подбугорья*. Гипоталамус содержит большое количество ядер и является центром регуляции висцеральных функций организма (см. разд. 3.7.3).

3.7.2. Морфофункциональная организация таламуса

Нервные клетки таламуса группируются в большое количество ядер (до 40), которые топографически разделяют на переднюю, заднюю, срединную, медиальную и латеральную группы. По функции таламические ядра можно дифференцировать на специфические, неспецифические, ассоциативные и моторные.

В *специфических*, или *проекционных*, ядрах таламуса происходит синаптическое переключение сенсорной информации с аксонов восходящих афферентных путей на следующие, конечные нейроны, отростки которых идут в соответствующие сенсорные проекционные области коры больших полушарий. Повреждение специфических ядер приводит к необратимому выпадению определенных видов чувствительности. Эти экспериментальные факты свидетельствуют о том, что специфические ядра являются передаточной станцией на пути афферентных импульсов от периферических рецепторов к коре больших полушарий.

Среди основных проекционных ядер таламуса можно выделить *вентробазальное ядро*, которое является специфическим ядром соматосенсорной системы. Оно разделяется на две части — *вентральное постериолатеральное ядро*, к которому подходят восходящие

волокна спиноталамического тракта и системы медиальной петли, несущие информацию от кожных рецепторов туловища, проприоцепторов мышц и суставного аппарата, и *вентральное постериомедиальное ядро*, к которому подходят соответствующие пути от ядер тройничного нерва, осуществляющего иннервацию лицевой части головы.

Микроэлектродные исследования нейронов вентробазального комплекса показали, что данное ядро, как и прочие специфические ядра, организовано по топическому принципу. Суть этого принципа состоит в том, что каждый нейрон активируется раздражением рецепторов определенного участка кожи, причем смежные участки туловища проектируются на смежные части вентробазального комплекса.

Специфичность данных нейронов проявляется также в том, что каждый из них возбуждается одним типом рецепторов. Соматотопический принцип организации сохраняется и на более высоком уровне в соматосенсорной проекционной области коры больших полушарий (постцентральная извилина), с которой вентробазальный комплекс связан восходящими и нисходящими путями.

Специфическим ядром зрительной сенсорной системы является *латеральное колленчатое тело* (ЛКТ), имеющее прямые связи с затылочными (зрительными) проекционными областями коры больших полушарий.

Латеральное колленчатое тело имеет слоистую структуру и организовано также по топическому принципу. Аксоны, идущие в ЛКТ из зрительного тракта, распределяются в нем с поразительной четкостью: три слоя ЛКТ связаны с ипсилатеральным глазом, а три остальные — с контралатеральным. В каждом из слоев ЛКТ аксоны зрительного тракта вступают в синаптический контакт с четко ограниченными группами клеток. Нейроны ЛКТ обладают концентрическими рецептивными полями, центр и периферия которых антагонистичны и по-разному реагируют на изменение освещенности. Рецептивное поле нейрона ЛКТ представляет собой концентрически организованную совокупность рецепторов сетчатки, имеющую либо возбуждающий (при включении света) центр и периферическую тормозную часть, либо, напротив, тормозный центр и возбуждающую данный нейрон ЛКТ периферическую область.

Такая организация рецепторного поля позволяет нейронам ЛКТ хорошо реагировать на контраст при определении границы между темным и светлым и на суммарную яркость светового стимула.

У млекопитающих некоторые нейроны ЛКТ обладают цветоспецифичными рецепторными полями и могут возбуждаться или, наоборот, тормозиться в зависимости от длины волны светового стимула. Таким образом, нейроны ЛКТ, также как и нейроны сетчатки, принимают участие в анализе зрительной информации. Об этом же свидетельствует наличие тормозных процессов в нейронах ЛКТ, субстратом которых являются цепи отрицательной обратной связи, образованные возвратными коллатеральными аксонов этих клеток и промежуточными нейронами, имеющими тормозные окончания. По всей вероятности, возникающие в нейронах ЛКТ тормозные постси-

наптические потенциалы служат для подавления следовых эффектов и всех побочных воздействий, которые мешают передаче сигнала через данный канал.

Восходящие пути слуховой системы, идущие из нижних бугров четверохолмия и по волокнам латеральной петли, проецируются в специфическое таламическое ядро — *медиальное коленчатое тело* (МКТ), от которого начинается тракт, достигающий первичной слуховой коры в верхней части височных долей.

Медиальное коленчатое тело состоит из мелкоклеточной и крупноклеточной частей и обладает тонопической специализацией своих нейронов. Так, например, нервные клетки мелкоклеточной части МКТ имеют довольно узкую настройку на восприятие звуков различной высоты и принимают участие в анализе и передаче акустической информации.

Таким образом, по справедливому выражению одного из исследователей таламуса А. К. Уолкера, «таламус является посредником, в котором сходятся все раздражения от внешнего мира и, видоизменяясь здесь, направляются к подкорковым и корковым центрам...».

В специфические ядра таламуса проецируются афференты не только от экстерорецепторов и рецепторов двигательного аппарата. Электрофизиологические исследования показали, что в вентробазальном комплексе таламуса имеются области проекций блуждающего и чревного нервов, чувствительные волокна которых несут информацию от интероцепторов. В то же время таламус, как надсегментарный центр рефлекторной деятельности, имеет связи с гипоталамусом, где сосредоточены главные вегетативные центры. Эти связи характерны для передней группы ядер таламуса и создают материальную предпосылку для участия этой структуры в системе регуляции висцеральных функций организма.

Следующую функциональную группу ядер таламуса составляют так называемые *ассоциативные ядра*. В отличие от специфических ядер они не могут быть отнесены к какой-либо одной сенсорной системе и получают афферентные импульсы от специфических проекционных ядер. Три ядра этой группы имеют связи с главными ассоциативными областями коры: *ядро подушки* связано с ассоциативной зоной теменной и височной коры, *заднее латеральное ядро* — с теменной корой, *медиальное дорсальное ядро* — с лобной долей. Четвертое ядро — *переднее* — имеет связи с лимбической корой больших полушарий. По-видимому, ассоциативные ядра участвуют в высших интегративных процессах, однако их функция изучена еще недостаточно.

К моторным ядрам таламуса относится *вентролатеральное ядро*, которое имеет вход от мозжечка и базальных ганглиев и одновременно дает проекции в моторную зону коры больших полушарий. Это ядро включено в систему регуляции движений, и, как показал материал клиники, разрушение некоторых его участков ослабляет симптомокомплекс болезни Паркинсона.

Наконец, последнюю большую группу ядер таламуса образуют *неспецифические ядра*, которые функционально связаны с ретику-

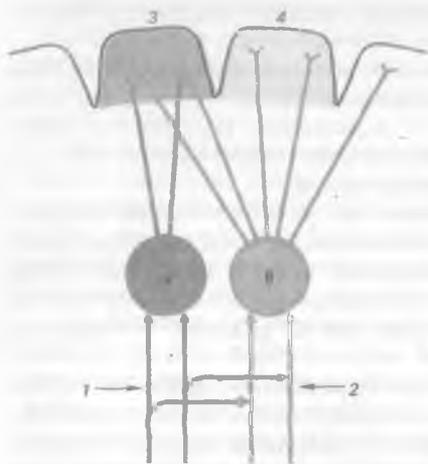


Рис. 3.12. Проекция специфических (а) и неспецифических (б) ядер таламуса в кору больших полушарий:

1 — сенсорные афферентные пути, 2 — ретикулоталамические пути, 3 — проекционная зона коры, 4 — ассоциативная зона коры

лярной формацией ствола. К числу этих ядер относится *срединная и интроламинарная группа ядер таламуса*, которая получает афферентный вход от волокон, восходящих из ретикулярной формации, и, кроме того, имеет двусторонние связи со специфическими ядрами таламуса. В отличие от специфических ядер с локальными проекциями в коре филогенетически более древние неспецифические ядра обнаруживают диффузные проекции во все области коры (рис. 3.12). Этой структурной особенностью обусловлены их название и функция, которая состоит в регуляции возбудимости и электрической активности корковых нейронов.

Доказательства влияния неспецифических ядер таламуса на кору впервые были получены американскими исследователями Э. Демпси и Р. Моррисоном в 1942 г. Они показали, что при электрическом раздражении неспецифических ядер с ритмом 6—12 имп/с почти на всей поверхности коры ипсилатерального полушария регистрируются постепенно увеличивающиеся по амплитуде негативные волны, очень сходные с альфа-ритмом электроэнцефалограммы. Эти негативные волны появляются с латентным периодом 25 мс и более на 2—3-й стимул, достигают максимальной амплитуды на 5—6-й стимул, а затем начинают постепенно уменьшаться вплоть до полного исчезновения. Если раздражение продолжается, то негативные волны появляются вновь в такой же последовательности. Эта электрофизиологическая реакция была названа *рекрутирующим ответом или реакцией вовлечения*.

В отличие от первичных ответов, которые регистрируют при раздражении специфических ядер, реакция вовлечения характеризуется большим латентным периодом, нарастанием и снижением амплитуды и отсутствием локальности или диффузностью вне связи с какой-либо специфической областью коры.

Дальнейший анализ этого электрофизиологического феномена показал, что периодическое увеличение и уменьшение негативных волн реакции вовлечения обусловлено лучшей или худшей синхронизацией активности таламических и корковых нейронов, а также суммацией постсинаптических потенциалов в большем или меньшем количестве нейронов. Уровень синхронизации может определяться динамикой возбуждающих и тормозных процессов при таламокортикальных циклических взаимодействиях.

Наличие этих взаимодействий используют для объяснения природы ритмической активности коры больших полушарий и, в частности, происхождения альфа-ритма электроэнцефалограммы (см. разд. 3.11.1).

При сопоставлении функций специфических и неспецифических ядер таламуса возникает резонный вопрос о взаимодействии этих двух систем, которые могут влиять на одни и те же нейроны коры больших полушарий. Как показали электрофизиологические исследования, восходящие влияния неспецифических ядер таламуса проявляются не в вызове разряда коркового нейрона, а в изменении его возбудимости. Неспецифические влияния из таламуса, повышая возбудимость корковых нейронов, облегчают их деятельность, при этом ответы корковых нейронов на импульсы, приходящие из специфических проекционных ядер, усиливаются. Вместе с тем неспецифические влияния могут иметь и противоположный знак и обнаруживать угнетающее действие на разряды корковых нейронов.

Существует точка зрения, что неспецифические ядра включены в восходящую активизирующую систему и являются посредниками между корой и ретикулярной формацией ствола, которая получает информацию от всех органов чувств. Таким образом, неспецифические ядра передают активизирующие влияния ретикулярной формации и участвуют в поддержании оптимального тонуса коры. Однако эта точка зрения не является общепризнанной, и некоторые исследователи рассматривают ретикулярную формацию и неспецифические ядра таламуса как две отдельные системы, контролируемые возбудимость корковых нейронов.

Обсуждая таламокортикальные взаимодействия, было бы упрощением рассматривать их как односторонние. Кора, в свою очередь, может оказывать тормозные и облегчающие влияния на таламические ядра. Эти влияния могут распространяться на специфические ядра по прямым кортикоталамическим путям и на неспецифические через кортикоталамические связи. Так, например, раздражение сенсомоторной зоны коры угнетает на длительное время возникновение реакции вовлечения. Эти факты свидетельствуют о наличии между таламусом и корой больших полушарий двусторонних циклических связей, которые играют важную роль в интегративной деятельности мозга. Не случайно таламокортикальная система связана с регуляцией таких физиологически важных состояний, как смена сна и бодрствования, сохранение сознания, развитие процессов внутреннего торможения.

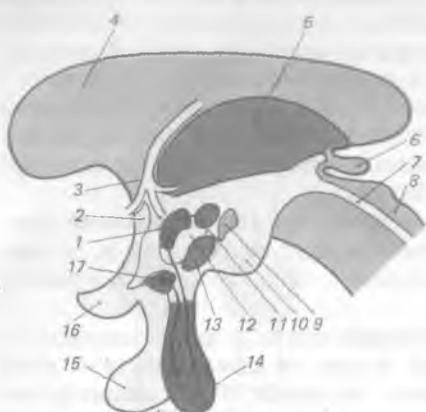


Рис. 3.13. Расположение основных ядерных групп гипоталамуса:

1 — паравентрикулярное ядро, 2 — передняя спайка, 3 — свод, 4 — мозолистое тело, 5 — зрительный бугор (таламус), 6 — эпифиз, 7 — водопровод, 8 — средний мозг, 9 — заднее ядро, 10 — сосцевидное тело, 11 — дорсомедиальное ядро, 12 — латеральное ядро гипоталамуса, 13 — вентромедиальное ядро, 14 — нейрогипофиз, 15 — аденогипофиз, 16 — зрительный перекрест, 17 — супраоптическое ядро

3.7.3 Гипоталамус

Гипоталамус — филогенетически старый отдел промежуточного мозга, который играет важную роль в поддержании постоянства внутренней среды и обеспечении интеграции функций вегетативной, эндокринной и соматической систем. Этот небольшой по объему, но важный по функциям отдел лежит на дне и по бокам третьего мозгового желудочка, вентральнее таламуса. Он включает в себя такие анатомические структуры, как серый бугор, воронку, которая заканчивается гипофизом, и мамиллярные или сосцевидные тела. Верхнюю границу гипоталамуса формируют конечная пластинка и перекрест зрительного нерва (рис. 3.13). Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а сзади смыкается к среднему мозгу.

В нейтральной сети гипоталамуса можно выделить несколько десятков ядер, которые топографически подразделяются на пять групп. *Преоптическая группа*, наиболее близкая к конечному мозгу, состоит из *перивентрикулярного, медиального и латерального преоптических ядер*. *Передняя группа* включает *супрахиазматическое, супраоптическое и паравентрикулярное* ядра. Отростки нейронов двух последних четко отграниченных ядер идут к задней доле гипофиза — *нейрогипофизу*. *Средняя группа* ядер гипоталамуса образована *вентромедиальным и дорсомедиальным* ядрами. В состав *наружной группы* входят *латеральное гипоталамическое ядро и ядро серого бугра*. И наконец, *задняя группа* сформирована из *заднего гипоталамического ядра, перифорникального ядра* и нескольких *мамиллярных ядер*.

Большинство ядер гипоталамуса имеют плохо очерченные границы и, за малым исключением (супраоптическое и паравентрикулярное ядра), их трудно рассматривать как центры с узкой локализацией специфических функций. Более перспективным является деление гипоталамуса на области и зоны, обладающие определенной функциональной спецификой. Так, например, некоторые ядра пре-

оптической и передней групп объединяются в *гипофизотропную область*, нейроны которой продуцируют так называемые *рилизинг-факторы* (*либерины*) и ингибирующие факторы (*статины*), регулирующие деятельность передней доли гипофиза — *аденогипофиза*.

Срединная группа ядер формирует *медиальный гипоталамус*, где имеются своеобразные нейроны-датчики, реагирующие на различные изменения внутренней среды организма (температуру крови, водно-электролитный состав плазмы, содержание гормонов в крови). Посредством нервных и гуморальных механизмов медиальный гипоталамус управляет деятельностью гипофиза.

Латеральный гипоталамус представляет собой безъядерную зону, в которой сосредоточены проводниковые элементы (медиальный пучок переднего мозга), формирующие пути к верхним и нижним отделам стволовой части мозга. Нервные клетки в латеральном гипоталамусе расположены диффузно. В целом гипоталамус как важный интегративный центр имеет богатые афферентные и эфферентные связи с различными отделами мозга.

Через систему волокон дорсального продольного пучка Шютца гипоталамус получает афферентный вход от ретикулярной формации среднего мозга. Параллельно этому каналу афферентные импульсы от среднего мозга могут поступать в гипоталамус по мамилло-тegmentальному или сосково-покрышечному тракту. Гипоталамус обладает двусторонними связями с таламусом и через передние таламические ядра — с корой больших полушарий. Афферентный вход от лимбической системы мозга осуществляется через медиальный пучок переднего мозга, проходящий в латеральном гипоталамусе.

Паллидо-гипоталамический тракт связывает гипоталамус с базальными ганглиями переднего мозга. Кроме того, афферентные входы гипоталамуса дополняются непрямыми мозжечково-гипоталамическими и вагосупраоптическими связями. Наличие последних подтверждается и электрофизиологическими данными о представительстве в гипоталамусе висцеральной афферентации, приходящей по чувствительным волокнам блуждающего и чревного нервов.

Основные эфферентные связи гипоталамуса с вегетативными и соматическими ядрами головного и спинного мозга осуществляются через *полисинаптические пути ретикулярной формации ствола*.

Эти пути дополняются короткими эфферентными трактами, идущими в таламус и через его посредство далее в кору больших полушарий. В системе мозгового свода проходят эфферентные волокна от гипоталамуса в лимбическую кору. Через мамилло-тegmentальный тракт эфферентная импульсация от гипоталамуса может достигать среднего мозга. Особо выделяется мощный пучок нисходящих волокон, идущих от супраоптического ядра гипоталамуса в нейрогипофиз.

Таким образом, сама структурная организация гипоталамуса свидетельствует о функциональной значимости этого отдела головного мозга. Вместе с тем эта организация настолько сложна, что в вопросе об основных принципах ее построения еще остается много загадочного.

3.7.4. Роль гипоталамуса в регуляции вегетативных функций

Исследование вегетативных и соматических реакций, вызванных локальным электрическим раздражением различных областей гипоталамуса, позволило В. Гессу (1954) выделить в этом отделе мозга *две функционально дифференцированные зоны*. Раздражение одной из них — *задняя и латеральная области гипоталамуса* — вызывает типичные *симпатические эффекты*: расширение зрачков, подъем кровяного давления, увеличение частоты сердечных сокращений, прекращение перистальтики кишечника и т. д. Разрушение данной зоны, напротив, приводило к длительному снижению тонуса симпатической нервной системы и контрастному изменению всех перечисленных выше показателей. Гесс назвал область заднего гипоталамуса *эрготропной* и допустил, что здесь локализованы высшие центры симпатической нервной системы.

Другая зона, охватывающая *преоптическую и переднюю области гипоталамуса*, получила название *трофотропной*, так как при ее раздражении наблюдались все признаки общего возбуждения *парасимпатической нервной системы*, сопровождавшиеся реакциями, направленными на восстановление и сохранение резервов организма.

Однако дальнейшие исследования показали, что гипотеза о наличии двух антагонистических зон гипоталамуса является слишком обобщенной и не может объяснить различные функции этого отдела мозга. Так были получены факты, противоречащие узкой локализации симпатических и парасимпатических центров в гипоталамусе. Оказалось, что сосудосуживающий эффект может быть получен при раздражении и задней, и передней областей гипоталамуса и, следовательно, симпатические нейроны присутствуют в этих обеих областях. Равным образом клетки, которые активируют постганглионарные холинэргические сосудорасширяющие нейроны, тоже довольно широко распространены в пределах гипоталамуса (см. разд. 5.5.3).

Детальное исследование изменений в сердечно-сосудистой системе показало, что локальное раздражение определенных отделов гипоталамуса сопровождается диаметрально противоположными изменениями кровотока в различных органах. Например, при увеличении кровотока в скелетных мышцах может наблюдаться его снижение в сосудах кожи и органах брюшной полости. При раздражении гипоталамуса возможны не только вегетативные реакции, но и целый ряд соматических эффектов, таких, как изменение позы или увеличение частоты дыхания.

Эти факты свидетельствуют о том, что гипоталамус вряд ли является статическим и локальным объединением эрготропной и трофотропной зон. Предпочтительнее представлять себе гипоталамус как важный *интегративный центр вегетативных, соматических и эндокринных функций*, который отвечает за реализацию сложных гомеостатических реакций и входит в иерархически организованную систему отделов головного мозга, регулирующих висцеральные функции.

Системность гомеостатических реакций можно продемонстрировать опять-таки на примере регуляции гемодинамики. Известно, что саморегуляция сосудистого тонуса осуществляется за счет функции сосудистого центра продолговатого мозга, который работает как *следящая система*. Этот уровень интеграции достаточен для осуществления простых рефлекторных реакций в ответ на информацию от баро- и механорецепторов сосудистого русла. Вместе с тем более сложные вазомоторные реакции, связанные, например, с терморегуляцией или локомоторными актами, реализуются с участием гипоталамуса, который связан с сосудистым центром и с сосудодвигательными нейронами спинного мозга.

В то же время сам гипоталамус имеет связи с корой головного мозга, представляющей еще более высокий уровень интеграции. Такие связи обнаружены, например, между корой и латеральной областью гипоталамуса, отвечающей за приспособительные реакции сосудистой системы при физической нагрузке. Очевидно, по этим путям распространяются модулирующие влияния коры на деятельность гипоталамуса.

Таким образом, в регуляцию вегетативных реакций вовлекается целая система центров, представленных на всех уровнях головного мозга. Гипоталамус является одним из уровней данной системы, и это во многом определяет сложность и адаптивный характер регулируемых им вегетативных реакций.

3.7.5. Терморегуляционная функция гипоталамуса

Целый ряд экспериментальных и клинических данных указывает на то, что гипоталамус является *интегративным центром терморегуляции* (см. разд. 10.4.5). Так, например, перерезка стволовой части мозга у кошки на уровне верхней границы среднего мозга нарушает терморегуляцию и превращает теплокровное животное в холоднокровное. Локальное раздражение задних отделов гипоталамуса показало, что здесь находятся структуры, регулирующие процесс теплопродукции. Эффект от раздражения проявляется в интенсификации обменных процессов, увеличении частоты сердечных сокращений и появлении дрожания скелетной мускулатуры. Разрушение задних отделов гипоталамуса вызывает подавление теплопродукции и снижение температуры тела.

Передние отделы гипоталамуса, в частности *паравентрикулярные ядра*, ответственны за интеграцию процессов теплоотдачи. Раздражение этой области вызывает расширение кожных сосудов, усиление потоотделения, интенсификацию дыхания. Повреждение переднего гипоталамуса сопровождается нарушением теплоотдачи и повышением температуры организма — *гипертермией*. При регистрации электрической активности одиночных клеток в переднем гипоталамусе были обнаружены так называемые *тепловые нейроны*, у которых локальное нагревание вызывает увеличение частоты импульсной активности. Как правило, усиление разрядов этих нейронов предшествует комплексу реакций, увеличивающих теплоотдачу.

Тепловые нейроны переднего гипоталамуса могут быть отнесены к категории внутренних терморцепторов, которые в естественных условиях реагируют на температуру крови и вместе с кожными терморцепторами рефлекторно возбуждают эфферентные нейроны гипоталамуса, контролирующие теплоотдачу на периферии.

3.7.6. Участие гипоталамуса в регуляции поведенческих реакций

Локальные электрические раздражения определенных зон гипоталамуса могут вызывать направленные на выживание особи поведенческие комплексы, которые включают моторные, вегетативные и гормональные компоненты. Так, в заднем гипоталамусе обнаружена область, электрическая стимуляция которой вызывает комплекс реакций, характерных для пищевого поведения: поиск пищи, обильное слюноотделение, усиленная моторика и кровоснабжение кишечника, снижение мышечного кровотока.

Б. Ананду и Д. Бробеку (1951) удалось идентифицировать в гипоталамусе взрослых крыс несколько зон, ответственных за пищевое поведение. Они показали, что повреждение небольшого участка в латеральном гипоталамусе ведет к полному отказу от пищи (афагия) и воды (адинсия), истощению и гибели животного. Эта зона была названа авторами «зоной голода».

В то же время разрушение вентромедиальных ядер гипоталамуса вызывает чрезмерное потребление пищи (гиперфагию) и ожирение. Здесь локализован «центр насыщения», нейроны которого, по всей вероятности, обладают прямой химической чувствительностью к составу крови, зависимому от периодичности питания. Согласно гипотезе Б. Ананду и Д. Бробека, нейроны центра насыщения по мере потребления пищи активируются и через внутригипоталамические тормозные связи подавляют функции центра голода, что, как следствие, вызывает устранение комплекса реакций, связанных с пищевым поведением.

Эта привлекательная гипотеза в целом еще не получила экспериментального подтверждения, так как тормозные взаимодействия между центрами не идентифицированы, да и само понятие центров голода и насыщения является скорее абстрактным, нежели соотнесенным с представлением о четко очерченных анатомических структурах.

Дело в том, что области гипоталамуса, связанные с конкретными поведенческими реакциями, широко перекрываются и зачастую их удаление вызывает содружественные нарушения общего поведения животных. Например, разрушение латерального гипоталамуса ведет помимо афагии еще и к снижению двигательной активности животных, угнетению эмоций, ослаблению устойчивости к стрессу. Эти факты объясняются тем, что при повреждении латерального гипоталамуса нарушаются функции не только одной изолированной системы. Как известно, через латеральный гипоталамус проходят волокна мощного медиального пучка переднего мозга, который связывает между собой базальные отделы переднего мозга, гипоталамус и покрывку среднего

мозга. Сюда же от стволовой части мозга подходят восходящие дофаминэргические и норадренэргические пути, поражение которых вызывает комплекс нарушений, сходных с теми, которые возникают при повреждении латерального гипоталамуса.

Таким образом, латеральный гипоталамус является общим путем, в котором сходятся воздействия разнообразных интегративных систем мозга, и нет ничего удивительного, что его повреждение вызывает комплексные нарушения поведенческих реакций.

В этой связи следует отметить, что в медиальном пучке переднего мозга, так же как и в заднем гипоталамусе, обнаружены зоны, связанные с регуляцией полового поведения. В 1954 г. Дж. Олдс и П. Милнер впервые показали, что крысы с хронически живильными в эти зоны электродами довольно быстро обучались нажимать на рычаг, который включает электрическое раздражение их собственного мозга. Такое производимое по собственному почину раздражение действует как «вознаграждение». Если животным предоставлялся свободный выбор, то голодные крысы гораздо быстрее устремлялись к рычагу самостимуляции, чем к лежащей рядом пище. Максимальная частота самораздражения достигала 5000 нажатий рычага за 1 ч.

Естественно, что о субъективных ощущениях животных мы ничего не знаем, и вопрос о возможности использовать эксперименты на животных для объяснения человеческих эмоций долгое время оставался спорным. Однако работы американских ученых С. Сен-Джекобсона, А. Торкилдсена, Х. Дельгадо, проведенные в условиях нейрохирургической клиники, показали, что раздражение аналогичных участков мозга у людей вызывало чувства радости, удовлетворения, сопровождавшиеся эротическими переживаниями.

Очевидно, эти положительные эмоции являются *компонентами полового поведения*, которое регулируется задним гипоталамусом. Вместе с тем судить о локализации здесь «центра удовольствия» несколько опрометчиво, так как система регуляции полового поведения включает и другие отделы головного мозга, в том числе лимбическую кору.

Материалы клинических данных свидетельствуют о том, что гипоталамус определяет *правильную периодичность функций, связанных с размножением*. Опухолевые процессы в области гипоталамуса могут вызывать быстрое половое созревание, нарушение менструального цикла, половую слабость и ряд других дисфункций.

Как показали опыты с локальным раздражением, гипоталамус участвует в регуляции *агрессивного поведения* животных. При раздражении передних отделов гипоталамуса кошка принимает угрожающую позу, оскаливает зубы, шипит и выпускает когти. Эта реакция сопровождается вегетативными компонентами — увеличением частоты сердечных сокращений и пиломоторным эффектом. В связи с тем что данная реакция не имеет объекта агрессии, она называется *ложной яростью*.

Иная картина наблюдается при раздражении некоторых боковых отделов гипоталамуса. В данном случае агрессия имеет четкую направленность против контрольного животного, без лишних дви-

жений и агрессивных демонстраций. Эти факты говорят о том, что каждая форма поведения имеет свою эмоциональную окраску, в создании которой гипоталамус как интегративный центр играет существенную роль.

Как регуляторный орган гипоталамус принимает участие в *чередовании состояний сна и бодрствования*. В клинике описаны случаи перехода в состояние летаргического сна при повреждении гипоталамуса. Сноподобное состояние у животных можно вызвать при электрическом раздражении некоторых зон медиального гипоталамуса. Напротив, задний гипоталамус имеет решающее значение в поддержании состояния бодрствования. Переход от сна к бодрствованию и обратно сопровождается изменением соматических (мышечный тонус) и вегетативных (частота сердечных сокращений, перистальтика кишечника) процессов, интеграция которых осуществляется гипоталамусом.

В процессы регуляции гипоталамусом приспособительных поведенческих реакций входит и его участие в *поддержании водного баланса организма*. Отсутствие воды создает мощное побуждение (мотивацию), направленное на устранение дефицита жидкости. В создании этой мотивации, в появлении чувства жажды участвует гипоталамус, в передней области которого обнаружены нейроны с осморецепторной функцией. Эти нейроны возбуждаются при изменении осмотического давления крови и запускают целый комплекс соматических и эндокринных реакций, направленных на устранение данной мотивации.

Даже это краткое перечисление регуляторных функций гипоталамуса свидетельствует о его важной роли в организации поведения у животных.

Вместе с тем принцип нейронной организации гипоталамуса до сих пор мало исследован и остается загадкой, как такое маленькое образование способно управлять многими системными реакциями организма. Вероятно, исследование структуры и функции нейронных цепей гипоталамуса обеспечит дальнейший прогресс в нашем познании этого отдела мозга.

3.7.7. Гипоталамо-гипофизарная система

Одной из важнейших функций гипоталамуса является *регуляция деятельности гипофиза* (см. разд. 6.2). *Гипофиз* — главная железа внутренней секреции — состоит из передней, задней и промежуточной долей. В процессе эмбриогенеза передняя доля, или *аденогипофиз*, развивается из выпячивания глотки, а задняя, или *нейрогипофиз*, формируется из промежуточного мозга. Как передняя, так и задняя доли гипофиза находятся под контролем гипоталамуса, однако механизмы их регуляции различны.

Нейрогипофиз является органом, депонирующим два гормона: *антидиуретический (АДГ, вазопрессин)* и *окситоцин*. Как уже упоминалось выше, местом синтеза этих гормонов являются супраоптическое и паравентрикулярное ядра гипоталамуса. Формируясь

в нейросекреторных клетках этих ядер, гормоны в виде гранул транспортируются по их аксонам и после разрушения гранул выделяются в капиллярную сеть нейрогипофиза. Антидиуретический гормон регулирует обратное всасывание воды в почечных канальцах и действует на гладкую мускулатуру артериол, повышая таким образом артериальное давление. Окситоцин стимулирует сокращение гладкой мускулатуры матки и молочных желез.

Регуляция секреции обоих гормонов осуществляется по механизму *нейрогуморального рефлекса*, афферентное звено которого представлено нервными путями от осморецепторов или механорецепторов до гипоталамуса, а эфферентное звено — поступающим в кровяное русло гормоном. Кроме того, регуляция функций молочной железы может осуществляться на первых порах чисто гуморальным путем за счет изменения гормонального фона во время беременности.

Если гормоны задней доли гипофиза продуцируются нейросекреторными клетками гипоталамических ядер, то все гормоны передней доли секретируются клетками самого *аденогипофиза*. В зависимости от мишеней, на которые направлено их действие, гормоны аденогипофиза подразделяются на *гландотропные*, влияющие на другие периферические эндокринные железы, и *эффektorные*, воздействующие непосредственно на организм. К первой группе относятся: *адренокортикотропный гормон (АКТГ)* — регулирует секрецию глюкокортикоида кортизола в коре надпочечников; *тиреотропный гормон (ТТГ)* — стимулирует рост и секрецию щитовидной железы; *гонадотропные гормоны* — *фолликулостимулирующий (ФСГ)* и *лютеинизирующий (ЛГ)* — регулируют деятельность половых желез.

Эффекторные гормоны аденогипофиза представлены *соматотропным гормоном (СТГ, гормон роста)*, регулирующим рост костей, и *пролактином*, который стимулирует рост молочных желез и секрецию молока. К числу эффекторных гормонов относятся также *меланоцитостимулирующий гормон* промежуточной доли гипофиза (*МСГ, интермедин*), являющийся регулятором кожной пигментации.

В 70-е гг. было установлено, что секреторная функция аденогипофиза находится под контролем гипоталамуса. Этот контроль осуществляется нейрогуморальным путем за счет гормонов, выделяемых гипофизотропной зоной гипоталамуса (в медиальном гипоталамусе). Оказалось, что секреция всех известных гормонов аденогипофиза регулируется *гипофизотропными гормонами* гипоталамуса, которые являются как бы *гормонами гормонов*. Гипофизотропные гормоны представляют собой пептиды с низкой молекулярной массой и подразделяются на стимулирующие, или так называемые *рилизинг-факторы (либерины)*, и тормозящие секрецию ингибирующие факторы (*статины*).

Высвобождаясь из нервных окончаний, гипофизотропные гормоны через сосуды гипоталамо-гипофизарной портальной системы попадают в аденогипофиз и там воздействуют на клетки, секретирующие тот или иной тропный гормон. Совсем недавно из гипоталамуса и

гипофиза была выделена еще одна группа пептидов — *энкефалины* и *эндорфины*, которые оказывают на нервные клетки морфиноподобное действие и, по-видимому, играют существенную роль в регуляции вегетативных процессов и поведения.

Секреция гипофизотропных гормонов гипоталамуса регулируется по принципу отрицательной обратной связи. Установлено, что при повышении содержания в плазме крови гормонов периферических желез внутренней секреции уменьшается поступление соответствующих рилизинг-факторов в портальную гипоталамо-гипофизарную систему и тем самым снижается секреция того или иного тропного гормона аденогипофиза. Параллельно с этим механизмом деятельность гипоталамо-гипофизарной системы может регулироваться и за счет нервных влияний, приходящих от лимбической системы и среднего мозга через латеральный гипоталамус. Так, известно, что при сильных болевых или других стрессорных воздействиях у животных наблюдается усиленное выделение АКТГ и, наоборот, снижение секреции гонадотропных гормонов. Механизм этой реакции обусловлен изменениями в секреции соответствующих рилизинг-факторов, которые вызываются импульсацией, приходящей в гипофизотропную зону гипоталамуса из лимбической коры и среднего мозга. Существует точка зрения, что сигналы от этих центров поступают через дофамин- и норадренэргические пути.

Таким образом, за счет нервных влияний секреция аденогипофиза приводится в соответствие с мотивацией и биологической направленностью реакций организма.

3.8. Лимбическая система

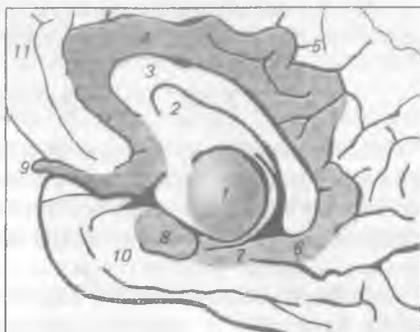
3.8.1. Анатомические структуры лимбической системы

Гипоталамус как нервный центр, участвующий в формировании биологических побуждений к действию или мотиваций, тесно связан с лимбической системой мозга. Под *лимбической системой* понимают морфофункциональное объединение, которое включает в себя филогенетически старые отделы коры переднего мозга, а также ряд подкорковых структур, которые регулируют функции внутренних органов, обуславливающих эмоциональную окраску поведения и его соответствие имеющемуся субъективному опыту (см. разд. 5.5).

В состав лимбической коры входит *древняя кора (палеокортекс)*, формирующая обонятельный мозг и состоящая из обонятельных луковиц, обонятельного бугорка, прозрачной перегородки и прилежащих областей коры (препериформная, периамигдаллярная и диагональная области). Следующий компонент лимбической системы — *старая кора (архикортекс)*, объединяющая сместившийся в процессе эволюции к височной доле гиппокамп (аммонов рог), зубчатую фасцию, основание гиппокампа (субикулум) и расположенную над мозолистым телом поясную извилину (рис. 3.14).

Рис. 3.14. Расположение отделов лимбической системы на внутренней поверхности полушария (выделены красным):

1 — зрительный бугор (таламус), 2 — прозрачная перегородка, 3 — мозолистое тело, 4 — поясная извилина, 5 — поясная борозда, 6 — перешеек поясной извилины, 7 — парагиппокампальная извилина, 8 — крючок, 9 — обонятельная луковица, 10 — височная доля, 11 — лобная доля



Древняя и старая кора, которые обозначают как *аллокортекс*, граничат с пятислойной межучточной корой, или *мезокортексом*, переходящим непосредственно в новую шестислойную кору — *неокортекс*, или *изокортекс*. Мезокортекс формируется прилежащей к древней коре островковой, или инсулярной, зоной и граничащей со старой корой парагиппокампальной извилиной (энториальная область и предоснование гиппокампа, или пресубикулум), которые также включены в состав лимбической системы.

Из *подкорковых структур* в лимбическую систему входят расположенный в медиальной стенке височной доли *миндалевидный комплекс* и *ядра мозговой перегородки*. Многие исследователи причисляют к лимбической системе также переднее таламическое ядро, мамиллярные тела и гипоталамус.

Все многочисленные формирования лимбической коры кольцеобразно охватывают основание переднего мозга и являются своеобразной границей между новой корой и стволовой частью мозга.

Лимбическая система характеризуется обилием двусторонних связей с другими отделами мозга и внутри самой системы. Так, например, установлено наличие мощных связей лимбической системы с гипоталамусом.

Через гипоталамус и мамиллярные тела лимбическая система соединена с центральным серым веществом и ретикулярной формацией среднего мозга.

К миндалине и гиппокампу идут пути от височной доли коры, передающие информацию от зрительной, слуховой и соматической сенсорных систем. Установлены связи лимбической системы с лобными долями коры переднего мозга. Наконец, в пределах лимбической системы идентифицированы сложные циклические связи, создающие условия для циркуляции возбуждения по сложным круговым путям. Примером такой циклической связи может служить так называемый *круг Панеса*, идущий от гиппокампа через свод — мамиллярное тело — переднее ядро таламуса — кору поясной извилины и пресубикулум обратно к гиппокампу.

Очевидно, сложность связей и внутренней организации лимбической системы свидетельствует об ее участии в интеграции функций новой коры и стволовых образований головного мозга.

3.8.2. Функции лимбической системы

Исследование функции лимбической системы у высших позвоночных началось сравнительно недавно. Длительное время в физиологии существовала точка зрения, что аллокортекс имеет только обонятельную функцию и это нашло выражение в термине *обонятельный мозг*. Вместе с тем экспериментальные данные показывают, что помимо обонятельных афферентов в аллокортексе обнаруживаются проекции и других афферентных систем, конвергирующих к одним и тем же нервным структурам. Это и ряд других факторов заставили отказаться от традиционных взглядов и расширить наши представления о функциях древней и старой коры.

В 1937 г. американский невропатолог Д. В. Папес выдвинул гипотезу, согласно которой данные структуры мозга образуют единую систему (круг Папеса), ответственную за осуществление врожденных поведенческих актов и формирование эмоций. В 1952 г. другой американский исследователь, П. Д. Мак-Лин, развивая предположения Папеса, ввел понятие *лимбическая система*, представляя этим термином сложную функциональную систему, обеспечивающую постоянство внутренней среды и контроль видоспецифических реакций, направленных на сохранение вида. Теоретические и практические разработки Папеса и Мак-Лина послужили мощным толчком для дальнейших исследований в этой области.

Эти исследования показали, что локальное раздражение различных отделов лимбической системы вызывает разнообразные вегетативные эффекты и влияет на деятельность внутренних органов (см. разд. 5.5.4). Так, раздражение ядер миндалевидного комплекса приводит к изменениям частоты сердечного ритма, дыхательных движений, сосудистого тонуса. В ряде случаев раздражение миндалин влияет на деятельность пищеварительного тракта, изменяя перистальтику тонкого кишечника, стимулируя секрецию слюны, произвольное жевание и глотание. Описано влияние миндалин на сокращения мочевого пузыря, матки, пилоэрекцию и сокращение третьего века. Все эти разнообразные реакции могут иметь различный знак и характеризоваться активацией или угнетением висцеральных функций.

Существуют указания на то, что кортикальные и медиальные ядра миндалевидного комплекса имеют отношение к регуляции пищевого поведения. Однако большей частью попытки связать тип реакции с определенным ядром миндалевидного комплекса не дали четких результатов. Факты указывают скорее на то, что функциональное представительство в миндалевидном комплексе, да и в других структурах лимбической системы (например, в гиппокампе) не дифференцировано. В некоторых случаях негативные результаты объясняются генерализованным, распространяющимся на соседние участки нервной ткани действием электрических стимулов.

Вместе с тем характер вегетативных реакций, вызванных раздражением различных отделов миндалины, идентичен эффектам при электрической стимуляции гипоталамуса, и это позволяет думать, что регулирующие влияния лимбической системы опосредованы нижележащими вегетативными центрами.

Скорее всего, изменяя в ту или иную сторону возбудимость гипоталамических центров, лимбическая система определяет знак соответствующей вегетативной реакции. Так формируется многоэтажная, построенная по иерархическому принципу система управления вегетативной сферой, интегрирующая вегетативные и соматические реакции.

Как известно, эмоциональная окраска поведенческих реакций определяется не только вегетативными компонентами, но и соответствующими эндокринными сдвигами. В этом плане представляют интерес данные о влиянии лимбической системы на деятельность желез внутренней секреции. Установлено, что длительное (60 мин) раздражение ядер миндалевидного комплекса у обезьян вызывает повышение содержания кортикостероидов в плазме крови. Низкочастотное (12-36 имп/с) раздражение гиппокампа, напротив, уменьшает содержание кортикостероидов, которые выделяются надпочечниками при нанесении стрессорных раздражителей. Очевидно, нисходящие влияния этих структур лимбической системы на гипоталамус, а через него на гипофиз изменяют продукцию АКТГ, который регулирует секрецию кортикостероидов.

Таким образом, изменяя гормональный фон, лимбическая система в естественных условиях может участвовать в формировании побуждений к действию (мотиваций) и регулировать реализацию самих действий, направленных на устранение побуждения, усиливая или ослабляя эмоциональные факторы поведения.

3.8.3. Роль лимбической системы в формировании эмоций

Сведения об участии различных отделов лимбической системы в формировании эмоций неоднозначны. Наибольшее их количество относится к роли миндалевидного комплекса и поясной извилины в этих процессах. При локальном электрическом раздражении ядер миндалевидного комплекса могут быть получены эмоциональные реакции типа страха, гнева, ярости и агрессии. Двустороннее удаление височных долей вместе с миндалиной и гиппокампом вызывает у макак-резусов целый ряд сдвигов в эмоциональной сфере. Как правило, агрессивные обезьяны после этой операции становятся спокойными и доверчивыми. У животных наблюдается гиперорализм, когда все незнакомые предметы без разбора запикиваются в рот.

Удаление височных долей вызывает у обезьян гиперсексуальность, причем их половая активность может быть направлена даже на неодушевленные предметы. Наконец, послеоперационный синдром сопровождается так называемой *психической слепотой*. Животные утрачивают способность правильной оценки зрительной и слу-

ховой информации, и эта информация никак не связывается с собственным эмоциональным настроем обезьян. Так, макаки без разбора исследуют все, даже опасные для себя предметы. Возникновение психической слепоты связывают с послеоперационным нарушением передачи сенсорной информации от височной доли к гипоталамусу. Эта точка зрения подкрепляется электрофизиологическими данными, свидетельствующими о том, что различные сенсорные раздражения изменяют частоту импульсной активности нейронов миндалевидного комплекса, который, очевидно, участвует в оценке поступающей из внешней среды информации.

Согласно теории Папеса, сенсорные пути на уровне таламуса расходятся, причем один путь идет в проекционные зоны коры, где обеспечивается восприятие, а второй — в лимбическую систему. Вероятно, в этой системе происходит оценка поступающей информации, ее сопоставление с субъективным опытом и запуск соответствующих эмоциональных реакций через гипоталамические структуры. Информация об аффективном состоянии организма может поступать от стволовых структур в неокортекс либо прямо от миндалевидного комплекса, либо через поясную извилину, которая связана с лобными, теменными и височными долями коры полушарий большого мозга. Вероятно, эти пути связаны с восприятием эмоционального фона, однако детальные механизмы этого восприятия еще нуждаются в разработке.

Как уже отмечалось выше, лимбическая система принимает участие в запуске тех эмоциональных реакций, которые уже апробированы в ходе жизненного опыта. В этом плане привлекают внимание исследования, констатирующие участие лимбической системы в *процессах сохранения памяти*. Так, например, удаление гиппокампа вызывает у людей полное выпадение памяти на недавние события. Электрическое раздражение гиппокампальной извилины во время нейрохирургических операций может сопровождаться появлением мимолетных воспоминаний. Двустороннее удаление гиппокампа у обезьян и крыс приводит к нарушению способности выполнять ту или иную последовательность поведенческих актов. Описанные факты привели к заключению, что гиппокамп играет определенную роль в процессах памяти и послужил толчком для дальнейших исследований этой структуры.

Оказалось, что для строения гиппокампа характерно наличие четко отграниченных слоев с преимущественным расположением в них либо тел, либо отростков нервных клеток. Нейронные цепи гиппокампа представляют собой стереотипные микросети, которые состоят из возбуждающих волокон энториальной коры, клеток-зерен и пирамидных клеток с аксонами, идущими через свод к перегородке. Аксоны пирамидных клеток образуют коллатерали, направляющиеся к нейронам других частей гиппокампа.

Такая стереотипная слоистая структура гиппокампа делает его очень удобным объектом для изучения функции нейронных сетей на перфузируемых срезах мозга. Электрофизиологические исследования срезов и тотальных препаратов гиппокампа показали, что

для этой структуры характерно периодическое возникновение низкочастотных (4—5 в 1 с) электрических колебаний тета-ритма. Эти колебания сопряжены с правильным чередованием возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов пирамидных клеток гиппокампа и, вероятно, отражают синхронизацию деятельности его нейронных элементов.

Способность генерировать ритмическую активность, по всей видимости, зависит от упорядоченной слоистой структуры гиппокампа, которая создает условия для циркулирования возбуждения по нейронным цепям, лежащему в основе одного из нейронных механизмов памяти.

Об участии гиппокампа в процессах консолидации памяти свидетельствуют также изменения свойств его нейрональных синапсов после тетанической стимуляции. При высокочастотной стимуляции энториальной области коры кролика наблюдается длительное, достигающее нескольких часов, а иногда даже дней, возрастание амплитуды синаптических потенциалов клеток-зерен гиппокампа. В дальнейшем при микроэлектродном исследовании толстых срезов гиппокампа было установлено, что изменение эффективности синаптического проведения после тетанической стимуляции обусловлено повышением секреции медиатора из пресинаптического окончания. Параллельные электронно-микроскопические исследования показали, что после тетанической стимуляции наблюдалось увеличение числа шипиков на дендритах нейронов гиппокампа.

Эти факты убеждают в том, что пластичность нейронных цепей гиппокампа является *предпосылкой его участия в формировании нейронных механизмов памяти*. Однако было бы упрощением считать гиппокамп единственным хранилищем следов памяти у позвоночных. Пластичность является весьма распространенным свойством нейронов, и поэтому большинство исследователей склоняются к тому, что функция памяти не является прерогативой какой-либо одной структуры, а обусловлена содружественными действиями многих центров головного мозга. Существенным звеном в этой системе являются связи гиппокампа с неокортексом.

Функциональная роль этих связей подтверждается физиологическими экспериментами. При одновременной регистрации электрической активности гиппокампа и неокортекса наблюдаются реципрокные взаимоотношения между ними. Когда в гиппокампе возникает медленноволновый тета-ритм, в неокортексе доминирует высокочастотная низкоамплитудная активность и, наоборот, медленноволновой активности энцефалограммы соответствует высокочастотная активность гиппокампа.

Наиболее выраженное усиление тета-ритма в гиппокампе обнаруживается на начальных стадиях выработки условного рефлекса и сочетается с состоянием настороженности и сосредоточения внимания при формировании ориентировочной реакции.

Удаление гиппокампа у животных нарушает процессы внутреннего торможения и снижает способность к угашению потерявших свое адаптивное значение условно-рефлекторных реакций. Одновре-

менно затрудняется упрочение условного рефлекса в связи с резким усилением ориентировочной реакции. Следовательно, гиппокамп, как, впрочем, и другие структуры лимбической системы, существенно влияет на функции неокортекса и на процессы научения. Это влияние осуществляется в первую очередь за счет создания эмоционального фона, который в значительной степени отражается на скорости образования любого условного рефлекса.

Таким образом, лимбическую систему как одно из наиболее древних образований мозга нельзя считать простым атавизмом. Это важный отдел головного мозга, функционально связанный с неокортексом и стволовыми структурами, образующими вместе систему координации висцеральных и соматических функций организма.

3.9. Базальные ганглии и их функции

Базальные ганглии, названные так гистологами прошлого века, представляют собой структуры ядерного типа, которые располагаются в толще белого вещества переднего мозга ближе к его основанию. У млекопитающих к базальным ганглиям относятся сильно вытянутое в длину и изогнутое *хвостатое ядро* и заложненное в толще белого вещества *чечевицеобразное ядро*. Двумя белыми пластинками оно подразделяется на три части: наиболее крупную, лежащую латерально *скорлупу* и *бледный шар*, состоящий из внутреннего и внешнего отделов (рис. 3.15).

Эти анатомические образования формируют так называемую *стриопаллидарную систему*, которая по филогенетическим и функциональным критериям разделяется на древний палеостриатум и неостриатум. *Палеостриатум* представлен бледным шаром, а *неостриатум*, появившийся впервые у рептилий, состоит из хвостатого ядра и скорлупы, которые объединяются под названием *полосатого тела* или *стриатума*. Хвостатое ядро и скорлупа связаны анатомически и характеризуются чередованием белого и серого вещества, что оправдывает возникновение термина *полосатое тело*.

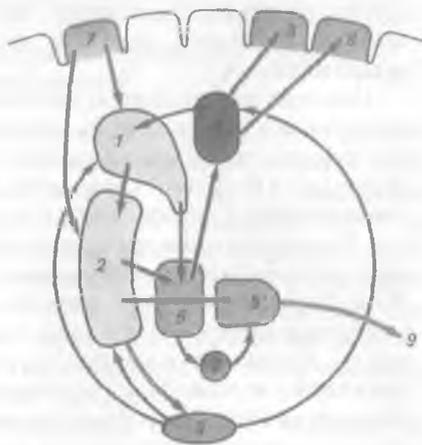
К стрипаллидарной системе часто относят также *субталамическое ядро* (*люисово тело*) и *черную субстанцию среднего мозга*, которые образуют с базальными ганглиями функциональное единство. Полосатое тело состоит главным образом из мелких клеток, аксоны которых направляются к бледному шару и черной субстанции среднего мозга.

Полосатое тело является своеобразным коллектором афферентных входов, идущих к базальным ганглиям. Главными источниками этих входов служат новая кора (преимущественно сенсомоторная), неспецифические ядра таламуса и дофаминэргические пути от черной субстанции.

В противоположность полосатому телу бледный шар состоит из крупных нейронов и является сосредоточением выходных, эфферентных путей стрипаллидарной системы. Аксоны локализованных в бледном шаре нейронов подходят к различным ядрам промежуточного и среднего мозга, в том числе и к красному ядру, где начинается

Рис. 3.15. Аfferентные и эfferентные связи базальных ганглиев:

1 — хвостатое ядро, 2 — скорлупа, 3 — черная субстанция, 4 — таламус, 5, 5' — внутренний и внешний отделы бледного шара, 6 — субталамическое ядро, 7 — сенсомоторная кора, 8 — двигательная кора, 9 — пути к стволу мозга; синими стрелками обозначены аfferентные пути, красными — эfferентные, черными — межядерные взаимодействия



руброспинальный тракт экстрапирамидной системы двигательной регуляции.

Другой важный эfferентный тракт идет от внутреннего отдела бледного шара к передневентральному и вентролатеральному ядрам таламуса, а оттуда продолжается к двигательным областям коры головного мозга. Наличие этого пути обуславливает многозвенную петлеобразную связь между сенсомоторными и двигательными областями коры, которая осуществляется через полосатое тело и бледный шар к таламусу. Примечательно, что в составе этого стриатопаллидоталамокортикального пути базальные ганглии выполняют роль аfferентного звена по отношению к моторным областям коры головного мозга. Многочисленные связи стриопаллидарной системы с различными отделами мозга свидетельствуют об ее участии в процессах интеграции, однако до настоящего времени в знании о функциях базальных ганглиев остается много невыясненного.

Базальные ганглии играют важную роль в *регуляции движений* и *сенсомоторной координации*. Известно, что при повреждении полосатого тела наблюдается *атетоз* — медленные червеобразные движения кистей и пальцев рук. Дегенерация клеток стриатума вызывает также другое заболевание — *хорею*, выражающуюся в судорожных подергиваниях мимических мышц и мускулатуры конечностей, которые наблюдаются в покое и при выполнении произвольных движений. Однако попытки выяснить этиологию этих нарушений в экспериментах на животных не дали результатов. Разрушение хвостатого ядра у собак и кошек не приводило к возникновению гиперкинезов, характерных для описанных выше заболеваний.

Локальное электрическое раздражение некоторых участков стриатума вызывает у животных так называемые *циркуляторные двигательные реакции*, характеризующиеся поворотом головы и

туловища в сторону, противоположную раздражению. Раздражение других участков полосатого тела, напротив, приводит к торможению двигательных реакций, вызванных различными сенсорными раздражениями.

Наличие определенных расхождений между данными эксперимента и клиники, по-видимому, свидетельствует о возникновении системных нарушений механизмов регуляции движений при патологических процессах в базальных ганглиях. Очевидно, эти нарушения связаны с изменениями функции не только полосатого тела, но и других структур. В качестве примера можно рассмотреть возможный патофизиологический механизм возникновения дрожательного паралича — *синдрома Паркинсона*. Этот синдром связан с повреждением базальных ганглиев и характеризуется комплексом таких симптомов, как *акинезия* — малая подвижность и затруднения при переходе от покоя к движению; *восковидная ригидность*, или *гипертонус*, не зависящий от положения суставов и фазы движения; *статический тремор*, наиболее выраженный в дистальных отделах конечностей.

Все эти симптомы, согласно современным представлениям, обусловлены гиперактивностью базальных ганглиев, которая возникает при повреждении дофаминэргического (по всей вероятности, тормозного) пути, который идет от черной субстанции к полосатому телу. Таким образом, этиология синдрома Паркинсона обусловлена дисфункцией как полосатого тела, так и структур среднего мозга, которые функционально объединены в стриопаллидарную систему.

В последнее время для выяснения роли базальных ганглиев в осуществлении движений успешно используют данные микроэлектродных исследований. Эксперименты на обезьянах показали наличие корреляции между разрядами нейронов полосатого тела и медленными, направленными из стороны в сторону червеобразными движениями лапы. Как правило, разряд нейрона предшествует началу медленного движения, а при быстрых «баллистических» движениях он отсутствует. Эти факты позволяют заключить, что нейроны полосатого тела участвуют в генерации медленных движений, подвергающихся коррекции со стороны сенсорной обратной связи.

По современным представлениям, базальные ганглии являются одним из уровней построенной по иерархическому принципу системы регуляции движений.

Получая информацию от ассоциативных зон коры, базальные ганглии участвуют в создании программы целенаправленных движений с учетом доминирующей мотивации. Далее соответствующая информация от базальных ганглиев поступает в передний таламус, где она интегрируется с информацией, приходящей от мозжечка. Из таламических ядер импульсация достигает двигательной коры, которая отвечает за реализацию программы целенаправленного движения через посредство нижележащих стволовых и спинальных двигательных центров. Так в общих чертах можно представить себе место базальных ганглиев в целостной системе двигательных центров мозга. Однако детальное исследование координирующей функции стриопаллидарной системы еще ждет своего разрешения.

3.10. Кора больших полушарий

3.10.1. Морфофункциональная организация коры больших полушарий

Полушария конечного мозга состоят из белого вещества, покрытого снаружи серым, или корой, толщина которой в различных отделах больших полушарий колеблется от 1,3 до 4,5 мм. Кора представляет собой филогенетически наиболее молодой и вместе с тем сложный отдел мозга, предназначенный для обработки сенсорной информации, формирования двигательных команд и интеграции сложных форм поведения. Бурный рост неокортекса у высших позвоночных в ограниченном объеме черепа сопровождается образованием многочисленных складок, увеличивающих общую площадь коры, которая у человека составляет 2200 см^2 .

На этом пространстве сконцентрировано 10^9 — 10^{10} нейронов и еще большее количество глиальных клеток, выполняющих ионорегулирующую и трофическую функции. Образующие кору нейроны по своей геометрии и функции подразделяются на несколько групп. Одну группу составляют варьирующие по размеру пирамидные клетки. Они ориентированы вертикально по отношению к поверхности коры и имеют тело треугольной формы (рис. 3.16). От тела пирамидной клетки вверх отходит длинный Т-образно ветвящийся апикальный дендрит, а вниз от основания нейрона — аксон, который либо покидает кору в составе нисходящих путей, либо направляется к другим зонам коры. Апикальные и более короткие базальные дендриты пирамидных клеток густо усеяны мелкими (до 3 мкм) выростами — шипиками, каждый из которых представляет собой область синаптического контакта.

Другая группа корковых нейронов представлена более мелкими звездчатыми клетками. Эти клетки имеют короткие сильно ветвящиеся дендриты и аксоны, формирующие внутрикоровые связи. Дендриты звездчатых клеток также могут быть снабжены шипиками, которые в процессе онтогенетического развития у человека появляются только к моменту рождения.

Наконец, третья группа корковых нейронов включает в себя веретеновидные клетки, имеющие длинный аксон, который ориентирован в горизонтальном или вертикальном направлении. В связи с тем что тела и отростки описанных выше нейронов имеют упорядоченное расположение, кора построена по экранному принципу и у млекопитающих в типичном случае состоит из шести горизонтальных слоев.

Самый наружный молекулярный слой слагается из густого сплетения нервных волокон, лежащих параллельно поверхности корковых извилин. Основную массу этих волокон составляют ветвящиеся апикальные дендриты пирамидных клеток нижележащих слоев. Сюда же в наружный слой приходят афферентные таламокортикальные волокна от неспецифических ядер таламуса, регулирующих уровень возбудимости корковых нейронов.

Второй слой — наружный зернистый — состоит из большого

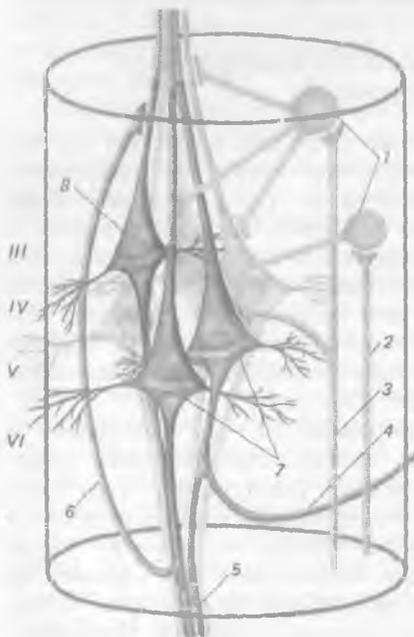


Рис. 3.16. Структурный модуль сенсомоторной коры:

III—VI — корковые слои; 1 — интернейроны, 2 — афферентный вход, контактирующий с интернейроном, 3 — афферентный вход, образующий терминали на пирамидных нейронах, 4 — возвратная коллатераль аксона, вступающая в контакт с тормозным интернейроном, 5 — пучок аксонов, выходящий за пределы колонки, 6 — возвратная коллатераль, обеспечивающая облегчающие влияния в пределах модуля, 7 — кортикоспинальные пирамидные клетки, 8 — кортикорубральная пирамидная клетка

количества мелких звездчатых клеток, которые в вентральной части слоя дополняются малыми пирамидными клетками.

Третий слой — *наружный пирамидный* — формируется из пирамидных клеток средней величины. Функционально второй и третий слои коры объединяют нейроны, отростки которых обеспечивают кортико-кортикальные ассоциативные связи.

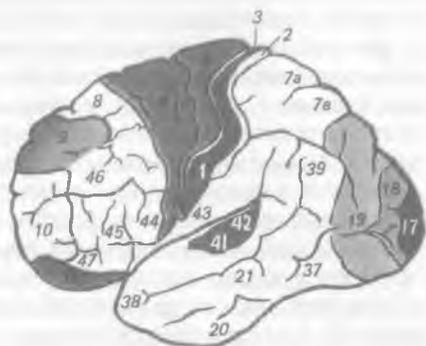
Четвертый слой — *внутренний зернистый* — содержит множество звездчатых клеток (клеток-зерен), обуславливающих его гранулярную структуру. В этом слое преимущественно оканчиваются афферентные таламокортикальные волокна, идущие от специфических ядер таламуса.

Пятый слой — *внутренний пирамидный* — образован крупными пирамидными клетками. Наиболее крупные пирамидные нейроны — *гигантские клетки Беца* — встречаются в прецентральной извилине, занятой моторной зоной коры больших полушарий. Аксоны этих эфферентных корковых нейронов формируют кортикоспинальный (пирамидный) и кортикобульбарные тракты, участвующие в координации целенаправленных двигательных актов и позы.

И наконец, шестой слой — *полиморфный*, или *слой веретеновидных клеток*, переходящий непосредственно в белое вещество больших полушарий. Этот слой содержит тела нейронов, чьи отростки формируют кортикоталамические пути.

Такой шестислойный план строения характерен для всего неокортекса. Однако выраженность отдельных слоев в различных областях коры не одинакова. Учитывая эту особенность, К. Вродман

Рис. 3.17. Цитоархитектонические поля коры больших полушарий человека
Объяснение см. в тексте



по гистологическим признакам, в частности по плотности расположения и форме нейронов, разделил всю кору на 50 *цитоархитектонических полей* (рис. 3.17). Позднее были разработаны функциональные принципы классификации различных зон коры. При этом оказалось, что зоны, выделенные на основании их функциональных и нейрохимических особенностей, в известной степени соответствуют цитоархитектоническому разделению коры на поля.

Так, например, при сравнении наиболее изученных сенсорных и моторных зон коры оказалось, что в первых наружный пирамидный слой (3) выражен слабо и доминируют зернистые слои (2, 4), где оканчиваются сенсорные афференты (гранулярная кора). И напротив, в моторных зонах коры зернистые слои развиты плохо (агранулярная кора), а пирамидные слои преобладают.

Таким образом, функциональная специализация накладывает определенный отпечаток на структуру сенсорных и моторных зон коры, и выделение этих областей по различным системам классификации не случайно.

3.10.2. Проекционные зоны коры

Использование методов удаления и раздражения отдельных зон коры позволило идентифицировать ее моторные (мотосенсорные) области. Важнейшая двигательная область коры локализована в *прецентральной извилине* (поля 4 и 6, по Бродману), лежащей впереди от центральной (роландовой) борозды, которая разделяет лобную долю от теменной (рис. 3.17). Слабое электрическое раздражение конкретных точек прецентральной извилины вызывает сокращение определенных групп мышц на противоположной стороне тела.

В 30-х гг. нашего столетия У. Пенфилд, базируясь на результатах, полученных во время нейрохирургических операций, установил наличие *правильной пространственной проекции соматических мышц* различных отделов тела на двигательную область коры. Обнаружив соматотопическую организацию двигательной коры, У. Пенфилд отметил, что зоны, управляющие движениями кистей

рук и мимической мускулатурой лица, являются наиболее обширными и характеризуются самым низким порогом (см. рис. 3.41). В дальнейшем на медиальной поверхности полушария рядом с этой первичной моторной областью была обнаружена еще одна вторичная двигательная область и, таким образом, было показано множественное представительство периферических образований в нескольких двигательных зонах коры. В связи с тем что эти области помимо моторного выхода из коры имеют самостоятельные сенсорные входы от кожных и мышечных рецепторов, они были названы *первичной и вторичной мотосенсорной корой* (McI и McII).

Последующие экспериментальные исследования показали, что в лежащей позади роландовой борозды *постцентральной извилины* (поля 1, 2, 3) находится *первая соматосенсорная (сенсомоторная) область*, куда через специфические ядра таламуса приходят афферентные проекции от рецепторов кожи и двигательного аппарата (рис. 3.17). Так же как и в двигательной коре, эти проекции имеют соматотопическую организацию, причем близкие друг от друга точки на поверхности тела имеют представительство в соседних участках постцентральной извилины. Удаление определенных зон постцентральной извилины приводит к утрате дискриминационной чувствительности в тех или иных частях тела. Электрическая стимуляция постцентральной извилины у больных при нейрохирургических операциях (под местным наркозом) вызывает чувство онемения или покалывания в определенных местах на поверхности тела.

Кроме первой соматосенсорной области у хищников и приматов обнаружена *вторая соматосенсорная область*, локализованная вентральнее в районе *силвиевой борозды*, которая отделяет височную долю от теменной и лобной. Здесь также имеется соматотопическая проекция поверхности тела, однако менее четкая, чем в первой соматосенсорной области. Оказалось, что первая и вторая соматосенсорные области кроме афферентных входов содержат моторные выходы и, следовательно, их правильнее называть *первичной и вторичной сенсомоторными зонами* (СmI и СmII).

Следовательно, можно судить о наличии в коре *четырёх чувствительных областей* (СmI, СmII, McI и McII), расположенных здесь в порядке убывания их значимости. Равным образом в коре существует четыре двигательных области (McI, McII, СmI, СmII), причем ведущая роль в этом ряду принадлежит первичной мотосенсорной коре.

Из числа других проекционных зон коры следует отметить *первичную зрительную область* (поле 17), локализованную в *затылочной доле*. В проекциях рецепторов сетчатки на поле 17, так же как и в других сенсорных системах, обнаруживается точный топографический порядок, причем в каждое полушарие проецируются одноименные половины сетчаток (левые половины — в правое полушарие, а правые — в левое). Происходящее при этом в каждом полушарии совмещение зрительных полей обоих глаз лежит в основе бинокулярного зрения. Повреждение ограниченной области зрительной коры может привести к частичной слепоте, проявляющейся в

нарушении небольшой части поля зрения. Электрическое раздражение зрительной коры может вызвать зрительные ощущения.

Рядом с первичной зрительной областью расположена *вторичная*, занимающая поля 18 и 19. Эти поля имеют отношение к таким функциям, как зрительное внимание и управление движениями глаз (см. разд. 4.8.4).

В настоящее время хорошо изучена *первичная проекционная зона слухового анализатора*, которая локализована в верхнем крае височной доли (поля 41 и 42). Для этой области, так же как и для других проекционных зон, описано тонотопическое представительство кортиева органа улитки, состоящее в том, что различные участки кортиева органа проецируются в определенные локусы слуховой коры (см. разд. 4.5.2). Повреждение полей 41 и 42 затрудняет восприятие речи, пространственную локализацию источника звука и распознавание временных характеристик звука.

В пределах каждой доли коры больших полушарий рядом с проекционными зонами расположены поля, которые не связаны с выполнением какой-либо специфической сенсорной или моторной функции. Такие поля составляют *ассоциативную кору*, для нейронов которой свойственно отвечать на раздражение различных модальностей и таким образом участвовать в интеграции сенсорной информации и в обеспечении связей между чувствительными и двигательными зонами коры. Эти механизмы являются *физиологической основой высших психических функций*.

В состав ассоциативной коры входит ряд областей теменной, височной и лобной долей. К сожалению, границы этих областей и кортико-кортикальные связи между ними идентифицированы не полностью, а большинство физиологических данных базируется на симптомах поражения ассоциативных областей у животных и на данных клинических наблюдений.

Вместе с тем в настоящее время установлено, что *теменные ассоциативные поля*, которые в процессе эволюции надстраиваются над зрительной проекционной зоной, участвуют в оценке биологически значимой информации и в восприятии пространственных отношений окружающего мира.

Лобные доли (поля 9—14), имеющие обширные двусторонние связи с лимбической системой мозга, контролируют *оценку мотивации поведения и программирование сложных поведенческих актов*. Установлено участие лобных долей в *управлении движениями*. Так, например, поражение лобных долей вызывает у больных тенденцию к повторению двигательных актов без видимого соответствия с внешними обстоятельствами.

Эксперименты на обезьянах показали, что повреждение лобных долей нарушает запоминание локализации предметов, причем этот процесс связан с дофаминэргическими структурами, которыми богаты лобные доли.

Очевидно, лобные доли наряду с теменными участвуют в интеграции сведений о пространстве и времени.

3.10.3. Колончатая организация зон коры

Применение современных микроэлектродных методов для изучения функций корковых нейронов в значительной мере расширило представления о переработке сенсорной информации в неокортексе. В 1957 г. американский исследователь В. Маунткасл, анализируя ответы клеток в соматосенсорной (сенсомоторной) коре кошки на стимулы различных модальностей, обнаружил следующий интересный факт. При погружении микроэлектрода перпендикулярно поверхности соматосенсорной коры все встречаемые им клетки отвечали на раздражитель одной и той же модальности, например на легкое прикосновение к коже или на движение в суставе. Если же электрод погружали под углом к поверхности коры, то на его пути попадались нейроны с различной сенсорной модальностью, чередовавшиеся с определенной периодичностью.

На основании этих экспериментальных фактов В. Маунткасл пришел к заключению, что соматосенсорная кора организована в *элементарные функциональные единицы* — колонки, ориентированные перпендикулярно поверхности. Диаметр такой колонки порядка 500 мкм определяется горизонтальным распространением терминалей афферентного таламокортикального волокна и вертикальной ориентацией дендритов *пирамидных клеток*. По мнению Маунткасла, колонка является *элементарным блоком сенсомоторной коры*, где осуществляется локальная переработка информации от рецепторов одной модальности. Эта гипотеза колончатой организации неокортекса получила широкое распространение и дала толчок к дальнейшим исследованиям в этой области у нас в стране и за рубежом.

Согласно современным представлениям, каждая функциональная колонка сенсомоторной коры состоит из нескольких морфологических микромодулей, объединяющих пять-шесть гнездообразно расположенных нейронов. На рис. 3.16 приводится возможная схема микромодуля сенсомоторной коры. В его состав входит несколько пирамидных клеток, апикальные дендриты которых максимально сближены и образуют дендритный пучок; в пределах этого пучка возможны *электротонические связи*, которые обеспечивают, по всей вероятности, синхронную работу всего объединения.

К группе ориентированных по вертикали пирамидных клеток прилегают *звездчатые клетки*, с которыми контактируют приходящие к микромодулю таламокортикальные волокна. Некоторые из звездчатых клеток, выполняющие тормозную функцию, имеют длинные аксоны, распространяющиеся в горизонтальном направлении. Аксоны пирамидных клеток образуют возвратные коллатерали, которые могут обеспечивать и облегчающие влияния в пределах микромодуля (см. рис. 3.16), и тормозные взаимодействия между микромодулями, контактируя с тормозными интернейронами. Несколько структурных микромодулей, объединенных горизонтальным ветвлением терминалей специфических таламокортикальных афферентов, аксоны терминалей и отростков звездчатых клеток формируют колонку (или макро-модуль), диаметр которой достигает 500—1000 мкм. Каждая колон-

ка характеризуется функциональным единством, которое проявляется в том, что нейроны колонки отвечают на раздражитель одной модальности.

В пределах одной колонки нейроны можно дифференцировать по характеру их импульсных ответов на простые и сложные. У *простых нейронов* распределение импульсов в ответе на раздражение адекватного механорецептора идентично ответу самого рецептора. *Сложные нейроны* реагируют на периферические стимулы иначе, чем связанные с ними рецепторы, и дают максимальный ответ только на определенные формы раздражения, например на движущиеся стимулы. По всей вероятности, сложные нейроны связаны с более поздней ступенью анализа тактильного восприятия.

Нейрофизиологические исследования сенсомоторной коры показали, что обычно *возбуждение одного из модулей сопровождается торможением соседних*. Очевидно, этот факт свидетельствует о том, что процесс торможения препятствует иррадиации возбуждения на смежные модули и, таким образом, усиливает контрастное различие контуров тактильного раздражения.

В дальнейшем принцип колончатой организации был подтвержден при изучении других проекционных зон коры. Д. Хьюбел и Т. Визель обнаружили ретинопическую организацию зрительной коры, которая, также как и сенсомоторная, построена по колончатому принципу. Эти авторы показали, что в зрительной коре обезьян наблюдается регулярное чередование колонок, нейроны которых реагируют на оптическое раздражение либо только правого, либо только левого глаза. Кроме этих глазодоминантных колонок в зрительной коре обнаружен другой набор колонок, отличающихся друг от друга осевой ориентацией рецептивного поля. Присутствие глазодоминантных колонок было подтверждено морфологическими методами, например с помощью аксонного транспорта меченых аминокислот из глаза в зрительную кору обезьяны.

Колончатый принцип организации нейронов присущ и слуховой коре, где колонки дифференцируются по способности суммировать информацию, идущую от двух ушей. Наконец, в мотосенсорной коре также были обнаружены колонки, способные возбуждать или тормозить группу функционально однородных мотонейронов.

Таким образом, колончатая организация является общей чертой структуры мотосенсорных и сенсомоторных зон коры.

Возможно, в первичных проекционных областях этот принцип организации intimately связан с процессами, создающими в мозгу отображение различных параметров внешнего раздражителя. Однако вопросы о том, как используется эта информация за пределами проекционных зон, как из информации об отдельных качествах внешнего объекта мозг синтезирует цельную картину реальности, пока остаются открытыми.

По всей вероятности, в мозгу должна существовать система, которая считывает элементарные процессы в колонках и объединяет дробную информацию в более сложные сочетания. Реальных данных о существовании такой системы нейронов нет, однако некоторые

гипотезы о возможных механизмах синтетической деятельности мозга существуют. Одна из них принадлежит Дж. Экклсу. Согласно этой гипотезе, каждая корковая колонка, или *модуль*, может попеременно участвовать в различных сложных системах модулей, аналогичных динамической констелляции центров по Ухтомскому.

Формирование такой сложной системы обусловлено внутрикорткальными связями между отдельными модулями, которые могут иметь и возбуждающий, и тормозный характер. Активирующие воздействия на модуль в первую очередь могут поступать через поверхностные горизонтальные волокна, которые образуют синапсы на апикальных дендритах крупных пирамидных клеток. Эта активация может усиливаться за счет импульсации, идущей в модуль по таламокортикальным входам. В то же время через тормозные интернейроны (например, крупные корзинчатые клетки) активность соседних модулей может быть подавлена.

Таким образом, баланс возбуждающих и тормозных процессов в данный момент может выступать в роли координирующего фактора, который определяет формирование сложных систем модулей. Согласно современным представлениям, такая система расположенных в разных отделах мозга и связанных единством функций модулей носит название *распределенной*.

С точки зрения отмеченных выше соображений, сегодня старое представление о локализации функций не выдерживает критики. Даже такой простой поведенческий акт, как захватывание предмета пальцами, предполагает содружественную работу центров зрительной, моторной коры и лобной доли, которая участвует в регуляции глазных движений. Вполне естественно, что управление высшими психическими функциями тем более нельзя считать компетенцией какого-то одного центра. Реализацию каждой функции осуществляет распределенная система, состоящая из корковых и подкорковых центров, соединенных между собой нервными связями.

3.11. Электрические явления в коре головного мозга

В настоящее время электрофизиологические методы нашли широкое применение для изучения функций коры. У человека и других видов позвоночных от поверхности головы можно зарегистрировать спонтанные электрические колебания, обладающие определенной периодичностью. Эти постоянные колебания отражают электрическую активность коры и обозначаются термином *электроэнцефалограмма* (ЭЭГ).

3.11.1. Электроэнцефалография

Впервые ЭЭГ у животных была зарегистрирована в 1925 г. В. Правдич-Неминским, а у людей — психиатром Г. Бергером в 1929 г.

Для отведения ЭЭГ могут быть использованы два метода: бипо-

лярный и монополярный. При *биполярном отведении* оба отводящих электрода расположены на коже головы, т. е. являются активными и регистрируют разность потенциалов между двумя точками коры. При *монополярном отведении* один электрод фиксируют на поверхности головы (активный), а второй — на мочке уха, это индифферентный электрод. В условиях клиники расположение электродов при регистрации ЭЭГ стандартизировано и, как правило, включает отведения от лобных долей, двигательной коры, теменных и затылочных долей.

В острых опытах на животных и при нейрохирургических операциях на человеке ЭЭГ регистрируют непосредственно от поверхности коры — в этом случае ее называют *электрокортикограммой* (ЭКоГ). Электрокортикограмма имеет более высокую амплитуду и несколько больший частотный спектр быстрых колебаний по сравнению с ЭЭГ, что обусловлено исключением дополнительного электрического сопротивления тканей, расположенных между электродами и поверхностью мозга.

При анализе ЭЭГ с помощью аналоговых или цифровых устройств учитывают частоту, амплитуду, форму и длительность слагающих ее электрических колебаний. По этим параметрам в ЭЭГ человека можно выделить следующие компоненты. У взрослого человека в состоянии покоя и при отсутствии внешних раздражений в ЭЭГ преобладают регулярные волны, которые следуют с частотой 8—13 Гц и имеют амплитуду порядка 50 мкВ. Эти волны обозначаются как *альфа-ритм*, наиболее выраженный в затылочных долях коры. Альфа-ритм возможно регистрировать и от других областей коры, в частности от теменной доли, где локализована сенсомоторная кора (*роландический ритм*) (рис. 3.18, а).

Переход человека от покоя к деятельности (восприятие зрительных или акустических сигналов, умственная работа и т. д.) сопровождается исчезновением альфа-ритма и возникновением частых (14—30 Гц) низкоамплитудных (25 мкВ) колебаний *бета-ритма* (рис. 3.18, б). Это явление в физиологической литературе определяется как *реакция десинхронизации ЭЭГ*. Синонимами этого термина могут быть *реакция открывания глаз* или *реакция активации*, характеризующаяся десинхронизирующим, т. е. тормозящим генерацию альфа-ритма эффектом.

Если человек из состояния покоя переходит не к активной деятельности, а, наоборот, ко сну, то в его ЭЭГ появляются более медленные и высокоамплитудные по сравнению с альфа-ритмом волны, в частности *тета-ритм* (4—7 Гц) и *дельта-ритм* (0,5—3,5 Гц) (рис. 3.18, в). Амплитуда этих медленных ритмов варьирует от 100 до 300 мкВ. В норме у бодрствующих взрослых людей тета- и дельта-ритм не выявляются. Исключение в данном случае может составлять гиппокамповая кора, где доминирует тета-ритм при активном состоянии.

Таким образом, анализ частотного спектра ЭЭГ позволяет довольно четко судить о функциональном состоянии коры и не случайно электроэнцефалографию широко используют в клинике.

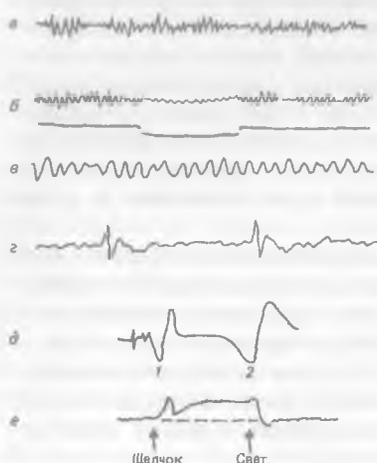


Рис. 3.18. Ритмы ЭЭГ у человека и вызванные потенциалы коры головного мозга:

а — альфа-ритм; б — бета-ритм, реакция десинхронизации ЭЭГ (нижняя кривая — отметка акустического раздражения); в — дельта-ритм; г — судорожные пиковые разряды у больного эпилепсией; д — вызванные потенциалы; е — волна ожидания 1 — первичный ответ, 2 — вторичный ответ); объяснение см. в тексте

Травмы и патологические процессы в мозгу вызывают специфические изменения ЭЭГ, по которым можно установить локализацию болезненного очага. Так, например, для больных эпилепсией характерно наличие в ЭЭГ судорожных пиковых разрядов и специфических пароксизмальных волн, возникающих в патологической зоне.

Вопрос о генезисе волны ЭЭГ является довольно сложным; вместе с тем исходя из современного уровня знаний можно утверждать, что волны ЭЭГ являются результатом алгебраической суммации постсинаптических потенциалов корковых нейронов. Наиболее эффективная суммация происходит при синхронном возбуждении многих клеток, которое проявляется при ограничении сенсорного притока. Приход сенсорной импульсации в кору (например, при открывании глаз) расстраивает синхронизацию и приводит к смене альфа-ритма на бета-ритм, или к реакции десинхронизации ЭЭГ.

Причиной возникновения синхронных постсинаптических изменений в корковых нейронах могут быть циклические таламокортикальные взаимодействия, в которых таламические нейроны играют роль своеобразных ритмоводителей, или пейсмекеров. В пользу этой точки зрения свидетельствуют следующие экспериментальные факты. В таламических центрах обнаружена ритмическая активность, частота которой совпадает с альфа-ритмом. После экспериментального нарушения таламокортикальных связей альфа-ритм в коре исчезает, а в таламических структурах сохраняется.

Одним из возможных механизмов ритмической активации таламических нейронов считают возвратное самоторможение, создающее периодические колебания возбудимости. Кроме того, на генерацию таламического ритма влияют импульсы, поступающие из ретикулярной формации ствола. Частота этих импульсов зависит от афферентного притока в неспецифическую систему ретикулярной формации, которая может и стимулировать, и тормозить ритмическую активность таламических центров.

3.11.2. Метод вызванных потенциалов

При исследовании функций коры успешно используют метод регистрации вызванных потенциалов. *Вызванные потенциалы* представляют собой регистрируемые с поверхности коры электрические реакции в ответ на раздражение рецепторов, периферических нервов, таламических ядер и других образований, связанных с проведением сенсорных сигналов.

Вызванные потенциалы принято разделять на две группы: первичные ответы (ПО) и вторичные ответы (ВО). *Первичные ответы* представляют собой двухфазные, позитивно-негативные (рис. 3.18, д) колебания, которые регистрируются в проекционных зонах коры при раздражении специфических афферентов; ПО характеризуются коротким скрытым периодом, стойкостью к наркозу и способностью воспроизводить довольно высокий ритм (до 120 имп/с) афферентных сигналов. Первичные ответы являются локальными процессами и регистрируются только в пределах проекционной зоны. Это свойство ПО было использовано при исследовании топической организации различных проекционных зон и при идентификации связей между различными структурами мозга.

Первичные ответы возникают за счет суммации постсинаптических потенциалов нейронов, расположенных в изучаемом локусе коры. По-видимому, начальная позитивная фаза ПО обусловлена суммацией синаптических потенциалов тел и базальных дендритов пирамидных клеток. Негативная фаза связана с активацией апикальных дендритов этих же нейронов в поверхностных слоях коры.

Позитивная полярность первой фазы ПО определяется пространственным расположением электрода по отношению к источнику напряжения и конфигурацией электрического поля вокруг возбужденного нейрона в коре, являющейся объемным проводником. В результате регистрируемое поверхностным электродом позитивное колебание ПО отражает деполяризацию тел пирамидных клеток, локализованных в более глубоких слоях коры. При отведении негативной фазы ПО электрод максимально приближен к источнику напряжения (апикальным дендритам) и это исключает изменение полярности, обусловленное дипольным моментом. Справедливость этой точки зрения подтверждается тем, что при погружении регистрирующего электрода в кору полярность первой позитивной фазы ПО изменяется на отрицательную по мере приближения к телам пирамидных клеток, т. е. к источнику напряжения.

Вторичные ответы (ВО), которые также включают ассоциативные ответы как самостоятельную категорию, в отличие от ПО довольно изменчивы по форме, обладают большей чувствительностью к наркозу, большим скрытым периодом и исчезают при частоте раздражения более 5 имп/с. Большинство из них не обладает узкой локализацией и регистрируется в ассоциативных корковых зонах, примыкающих к проекционным. Вторичные ответы, возникающие

при раздражении неспецифических структур мозга (ретикулярная формация мозга, неспецифические ядра таламуса), имеют генерализованный характер и могут быть зарегистрированы в коре повсеместно. Функционально ВО отражают процессы, связанные с передачей возбуждения от первичных проекционных зон к ассоциативным и с рабочей настройкой корковых нейронов путем изменения их возбудимости.

Метод регистрации вызванных потенциалов может быть использован при анализе процессов, связанных с формированием условного рефлекса. Одним из показателей этих процессов является описанная Г. Уолтером волна ожидания, или условное негативное отклонение. Если испытуемому дается инструкция нажать кнопку на второй из двух последовательных сигналов, то после ряда сочетаний первый раздражитель (звуковой щелчок) начинает вызывать волну ожидания, которая продолжается до подачи второго раздражителя (вспышка света). Волну ожидания регистрируют от поверхности головы в зоне лобных и теменных долей, она представляет собой медленное негативное колебание с амплитудой порядка 40 мкВ (рис. 3.18, е). Волна ожидания предшествует движению, которое должен произвести испытуемый, и, по-видимому, является электрофизиологическим отражением процессов подготовки к целенаправленному движению. Однако более детально связь волны ожидания с психическими процессами у человека пока не расшифрована.

Использование микроэлектродных методов исследования позволило детально изучить биофизические свойства одиночных пирамидных клеток, которые отличаются сравнительно большими размерами и могут быть идентифицированы. Оказалось, что основные электрофизиологические характеристики пирамидных клеток сходны с таковыми у мотонейронов. Потенциал покоя колеблется в пределах от -60 до -80 мВ; потенциал действия достигает $60-100$ мВ и имеет длительность $0,5-2$ мс. Он возникает в низкопороговой зоне клетки (аксонном холмике) и оттуда распространяется как по аксону, так и антидромно, попадая в тело и дендриты пирамидных нейронов. Постсинаптические потенциалы пирамидных клеток длительнее, чем у мотонейронов. Особенно это касается ТПСР, продолжающихся $70-150$ мс и дольше.

Интегрирующая деятельность пирамидных нейронов, так же как и других центральных нейронов, обусловлена суммацией синаптических потенциалов на клеточной мембране.

3.12. Закономерности эволюции коры больших полушарий

Основной вопрос при изучении эволюции мозговых систем и поведения целостного организма состоит в том, может ли изучение ныне живущих дать нам достоверные сведения о тех существах, которые жили десятки миллионов лет назад. Обращаясь к *филогенетическому древу*, можно видеть, что по мере развития основного

ствола млекопитающих от него отходит ветвь современных однопроходных, позже сумчатых, стволем же плацентарных млекопитающих являются насекомоядные, от которых произошли приматы, хищные и грызуны. Поэтому иногда встречающееся сравнение крыс, кошек и обезьян, якобы представляющих собой филогенетический ряд, неправомерно с точки зрения истории их развития. Наоборот, большая часть отрядов современных млекопитающих — результат параллельной эволюции, а не последовательной, к которой можно отнести однопроходных, сумчатых и насекомоядных.

Особенно важна специфика мозговой организации насекомоядных, которых рассматривают как потомков общих предков, давших начало высшим плацентарным. Есть основание считать, что план организации мозга насекомоядных является предшественником для его дальнейшего усовершенствования в параллельных независимых друг от друга рядах — грызунов, хищных и приматов. Филогенетический подход не исключает и другого, *адаптационного подхода*, который основан на изучении ныне живущих форм, обладающих разной степенью адаптации (специализации) в смысле развития мозга и сенсорных систем. Представители такого сравнительного ряда не обязательно должны иметь общую линию эволюции, и выводы, сделанные в результате такого сравнения, будут относиться только к общим принципам адаптации и выживания.

Филогенетический и адаптационный подходы не исключают, а взаимно дополняют друг друга. Поэтому выделяют пути филогенетической и адаптивной эволюции.

3.12.1. Происхождение новой коры

У предков млекопитающих, как и у современных рептилий, кора больших полушарий обладала очень невысоким уровнем дифференциации. Значительному росту *неокортекса* млекопитающих способствует прогресс старой (архиокортекс) и древней (палеокортекс) коры. Некоторые ученые связывают кортикогенез с древней корой, обонятельным мозгом, считая обонятельную афферентацию ведущей в процессах кортикогенеза.

Другие исследователи считают, что неокортекс произошел в результате дифференциации структур старой, гиппокампальной, коры. Поэтому формирование новой коры уже у низших млекопитающих связывают не столько с обонятельной сигнализацией, сколько с представительством всей совокупности сенсорных систем.

А. А. Заварзин считал, что развитие новой коры, т. е. слоистых, экранных структур, вызвано у млекопитающих переключением зрительного пути на кору большого мозга, а поэтому и развитие новой коры он связывал со зрительной системой. Не менее важная роль как фактора прогрессивного кортикогенеза принадлежит двигательнo-проприоцептивной системе. Считают вероятым, что зрительная и соматическая афферентные проекции определили формирование новой коры. Ведущим рассматривают процесс вступления афферен-

тных волокон из зрительного бугра (таламуса) в древнюю кору на границе со старой корой и превращение соответствующего участка коры в проекционный район определенного вида чувствительности. В зарождающуюся кору первыми по такому пути стали поступать импульсы соматической чувствительности, а затем зрительные и другие импульсы.

Экранная структура новой коры явилась субстратом для проекции и объединения деятельности многих сенсорных систем. Одновременно развивался и собственный эффекторный аппарат коры — *пирамидные пути*. При сопоставлении низших млекопитающих с субприматами и приматами видно, что диапазон адаптивных возможностей животного тесно коррелирует с уровнем развития не столько самих специфических сенсорных аппаратов, сколько мозговых систем, обеспечивающих преимущественно объединение, интеграцию всех сенсорных влияний. Применительно к млекопитающим это своеобразные структуры таламуса и коры, не принадлежащие какой-либо сенсорной системе, но в то же время получающие импульсацию от нескольких сенсорных систем.

На стволовом уровне мозга сложные интегративные функции приписывают *ретиккулярной формации* — филогенетически древней неспецифической структуре, из которой формируются специфические ядра ствола. Аналогичные изменения происходят и с неспецифической системой таламуса и общей неспецифической корковой пластинкой у пресмыкающихся. Наряду с формированием специфических реле — ядер таламуса — многие структуры продолжают оставаться неспецифическими — они получают множество разно-модальных входов и не имеют локальной проекции на ограниченные корковые районы. Из такой неспецифической системы таламуса начинает выделяться ряд образований, которые получают импульсацию от ядер разных афферентных систем и проецируют ее на ограниченные корковые структуры, располагающиеся между специфическими сенсорными зонами.

Именно этим системам, которые именуются *ассоциативными*, и принадлежит наиболее важная роль в организации интегративной функции мозга.

3.12.2. Организация новой коры у низших млекопитающих

Сведения о функциональной организации коры больших полушарий у *однопроходных* крайне ограничены. Электрофизиологическое обследование новой коры у ехидны показало, что основные сенсорные проекции располагаются в затылочной доле коры позади так называемой альфа-борозды. Спереди от нее находится *агранулярная кора*, а сзади — *гранулярная*. Соматосенсорное представление перекрывается моторным. Не обнаружено зон перекрытия типа ассоциативных. В верхней части электровозбудимой зоны берет начало пирамидный тракт, который прослеживается до 24-го спин-

ного сегмента. Мозолистое тело отсутствует. Мозг утконосов лишен борозд и извилин и по плану функциональной организации напоминает мозг ехидны. Моторные и сенсорные проекции перекрываются не на всем протяжении, тогда как зрительные и слуховые проекции в затылочном полюсе коры перекрываются между собой и частично с соматической проекцией. Такая организация неокортекса утконоса, приближающаяся к корковой пластинке рептилий, позволяет его рассматривать как еще более примитивный в сравнении с ехиднами.

Следовательно, мозг однопроходных сохраняет еще многие черты мозга рептилий и в то же время отличается от последних общим планом строения, характерным для млекопитающих.

Значительно более изучены сумчатые, общая схема строения таламуса которых в основном соответствует таковой у высших млекопитающих. Для ядер таламуса обнаружено перекрытие слуховой и соматической систем. У сумчатых нет мозолистого тела. В отношении общего плана таламокортикальных проекций сумчатые не представляют исключения из остальных млекопитающих. Кора мозга также построена по классическому шестислойному типу. Коровые представительства соматомоторных и соматосенсорных систем почти полностью перекрываются. Существуют перекрытия и других сенсорных систем, хотя и не столь выраженные, как у однопроходных.

Пирамидный тракт начинается от коры позади орбитальной борозды и заканчивается на интернейронах спинного мозга на уровне 7—10-го грудных сегментов. Обнаружены кроме этого другие корковые нисходящие тракты к ядрам моста и продолговатого мозга, которые можно рассматривать как предпосылки для дальнейшего развития у высших млекопитающих кортикобульбарного и кортикопонтийного нисходящих трактов.

У сумчатых не обнаружено участка коры, которая по своим свойствам хотя бы отдаленно напоминала ассоциативную кору высших млекопитающих.

Плацентарные млекопитающие, самыми низшими из которых являются насекомоядные, характеризуются близостью общей конструкции мозга к грызунам и хищным. Хотя насекомоядные характеризуются более развитым неокортексом, чем сумчатые, мозолистое тело мало чем отличается у представителей обеих групп животных. Зоны коры с диффузно распределенными по слоям комиссуральными волокнами являются остатками старой неспециализированной коры, столь характерной для рептилий. У ежей слуховое и зрительное таламические ядра еще полностью не дифференцированы и не имеют четкой модальной специфичности. В коре больших полушарий описан поясок вторичного зрительного поля, расположенный между первичным зрительным и слуховым полями. На него проецируется заднее латеральное ядро таламуса, являющееся предшественником подушки зрительного бугра.

Появление вторичных корковых сенсорных зон — прогрессивный фактор эволюции. Помимо проекционных зон в коре мозга ежей

обнаружена полисенсорная ассоциативная зона, которая охватывает архитектурные поля 5 и 7 теменной доли. Эта зона непосредственно перекрывается со вторичным зрительным и соматическим полями (V—II и S—II), на нее проецируются ассоциативные ядра таламуса (заднее латеральное и медиодорсальное). По нейронному строению ассоциативная зона сложнее, чем другие районы коры: это в основном касается высокодифференцированных клеток верхних слоев, развитой дендритной системы нейронов, пространственного распределения различных афферентных входов по поперечнику коры (хотя по электрофизиологическим данным мультисенсорные нейроны располагались диффузно и не обнаружили преобладания того или иного сенсорного входа). Последние были равноценными по степени активации ассоциативной коры. Пирамидный тракт у насекомых берет начало от гигантских пирамидных клеток Беца в передней теменной и островковой областях коры. Фронтальная зона коры еще не посылает волокон в пирамидный путь.

Следовательно, у насекомых пирамидное теменное поле является одновременно предшественником ассоциативных систем мозга и источником волокон пирамидного тракта, т. е. той структурой, где осуществляются процессы сенсорной интеграции. Разрушение этой области неокортекса лишает животное наиболее тонких актов сенсорного контроля произвольных движений в составе цепного двигательного условного рефлекса.

В параллельных рядах, которыми шло развитие современных млекопитающих, хотя и сохранился общий план конструкции мозга, но его таламокортикальные системы претерпели существенные морфофункциональные перестройки. Высокого развития достигли корковые механизмы деятельности сенсорных систем с тенденцией возрастания как специфических проекций, так и ассоциативных корковых полей со свойствами мультисенсорного конвергирования. Эти отделы мозга как зоны перекрытия корковых сенсорных проекций обособились; с ними связывают реализацию наиболее сложных форм межсенсорной интеграции.

3.12.3. Организация новой коры у высших млекопитающих

В отношении функциональной организации коры *грызуны* еще мало отличаются от насекомых. На наружной поверхности коры еще не обнаружено ассоциативных зон, проекция афферентных систем достаточно диффузна с большими зонами перекрытия, в них преобладает (как и у ежей) неспецифический тип мультисенсорной конвергенции с равноценностью сенсорных входов. Все это коррелирует с низким уровнем интегративной деятельности мозга *грызунов*, у которых преобладают автоматизированные формы поведения.

У *хищных* выделяют два самостоятельных ассоциативных поля — теменное и лобное, каждое из которых характеризуется конвергенцией различных сенсорных входов и наличием выходных волокон

в составе пирамидного тракта. У кошек и собак таковыми свойствами обладают теменная и заднелобная области коры (гигантопирамидные поля), а переднелобная кора как зона широкой конвергенции сенсорных влияний формирует самостоятельные нисходящие тракты к ядрам моста и продолговатого мозга.

Дальнейший прогресс в конструкции больших полушарий отмечен у *приматов*, характеризующихся наибольшим развитием таламотеменной и таламофронтальной ассоциативных систем. Эти ассоциативные корковые поля достигают особенного развития у человека и занимают более половины всей поверхности неокортекса.

Кроме того, у приматов впервые в эволюции больших полушарий появляются длинные пучки волокон, соединяющих между собой все ассоциативные поля коры в *единую интегративную систему мозга*.

Территория специфических проекционных зон коры по сравнению с хищными значительно сокращается. У приматов также территориально обособляются корковые зоны, дающие начало пирамидному тракту. При этом все три ассоциативные зоны неокортекса оснащаются экстрапирамидными эфферентными путями, посылающими свои волокна к ядрам варолиева моста, среднего и продолговатого мозга и оттуда к мозжечку. Таким путем кора больших полушарий подчиняет себе деятельность практически всех нижележащих отделов головного мозга.

Таким образом, прогрессивное развитие ассоциативных систем мозга, коррелирующее с уровнем совершенства аналитико-синтетической деятельности, может рассматриваться в качестве показателя филогенетического статуса вида и уровня его адаптивных возможностей.

Лобная кора — не только коллектор множества эфферентных влияний, конвергирующих к ней из разнообразных мозговых источников, но это и мощный аппарат регулирования и управления структурами мозга. Здесь расположены *основные пути саморегуляции внутримозговых систем*: мезэнцефалическая ретикулярная формация — основное звено управления функциональным состоянием мозга, ассоциативный таламус — главный докорковый уровень межсенсорной интеграции, гипоталамус — основной аппарат регуляции мотивационно-эмоциональной сферы организма и его вегетативных функций. Таким образом, высшие ассоциативные системы осуществляют непрерывный контроль за деятельностью всех основных координационных аппаратов мозга. Именно поэтому поражение корковых ассоциативных полей сопровождается глубокими расстройствами в регуляции различных систем организма и в их координированном взаимодействии, столь необходимым для осуществления его полноценного функционирования и приспособления к внешней среде.

3.12.4. Онтогенез коры головного мозга

Исследование основных этапов формирования новой коры и ее связей представляет собой один из наиболее эффективных путей для установления структурно-функциональных соотношений и по-

нимания закономерностей созревания кортикальных механизмов интегративной деятельности мозга. Будучи сопоставимы с филогенетическим периодом, исследования в онтогенезе позволяют оценить значение закона рекапитуляции в этапном созревании мозговых систем.

Во-первых, в онто- и филогенезе отмечена смена критических этапов развития нервной деятельности, что определяется сменой уровней интеграции в восходящем ряду: спинобульбарный, мезэнцефалоцеребеллярный, диэнцефалостриарный и, наконец, кортикальный. Во-вторых, эволюция ЦНС в онто- и филогенезе совершается по принципу «от диффузных неспециализированных форм функционирования к более дискретным специализированным формам нервной деятельности».

Основные закономерности созревания функциональных систем как целостной интеграции структур и процессов формулирует теория системогенеза П. К. Анохина. Согласно этой теории, к моменту рождения организма избирательно созревают генетически детерминированные нервные связи, не зависящие от обучения, своего рода генетические матрицы развивающегося мозга. Эти связи и структуры «с места» обеспечивают приспособительный эффект и существование организма с первых же моментов после рождения.

Таким образом, наряду со случайными нервными связями многие из них в действительности детерминированы уже на ранних стадиях онтогенеза всей историей развития вида. Они закладываются к рождению отдельными функциональными блоками, их дальнейший количественный рост заключается в увеличении связей с другими системами, установлении иерархических взаимоотношений между ними, расширении афферентного обслуживания с координированным выходом на исполнительные аппараты. Ведущим фактором постнатального развития является индивидуальное обучение.

Между развитием коры и общим созреванием мозга существует временной разрыв. Если формирование коры заканчивается к 30-му дню, то завершение созревания основных мозговых систем — к 7—12-му месяцу постнатальной жизни.

Развитие коры по ширине обуславливается несколькими процессами: делением и миграцией нейробластов, созреванием клеток, ростом их отростков, подрастанием афферентных волокон из таламуса и ассоциативных кортико-кортикальных волокон. Каждый из этих процессов вносит свой вклад в увеличение поперечника коры в определенном возрастном периоде. Деление и миграция нейробластов особенно значимы в пренатальном периоде развития. Дифференциация нейронов начинается с глубоких слоев коры. К окончанию миграции нейробласты в глубине корковой пластинки формируют V—VI слои коры, а те нейробласты, которые мигрировали последними, — II слой.

Морфологическое созревание нейронов выражается в появлении и накоплении нислевского вещества, развитии отростков и их ветвлений, росте ядра и тела клетки, миелинизации аксонов и обра-

зрелости синапсов. Уже у новорожденных клетки снабжены отростками, рост и развитие которых продолжается в течение первых месяцев жизни.

Одним из критериев созревания коры является *прогрессивное уменьшение плотности клеток*. Таламические же афференты, подрастая к коре, способствуют дифференциации слоев коры и стимулируют развитие нейронов. Постепенно в течение раннего постнатального онтогенеза максимум плотности афферентных таламических волокон сдвигается от крайних слоев к срединным.

Таким образом, все нейроны коры формируются благодаря митозу, однако это формирование происходит не в одно и то же время. Нейроны закладываются и мигрируют из глубины коры по направлению к поверхности (за исключением I слоя, в котором преобладают дендритные ветвления глубоко расположенных клеток). Мигрирующие клетки могут образовывать синаптические контакты с клетками, мимо которых они проходят к местам окончательного расположения. Звездчатые клетки к моменту рождения еще продолжают мигрировать, а пирамидные клетки V—VI слоев уже к моменту рождения занимают свои окончательные позиции.

3.12.5. Развитие корковых межнейронных связей

В основном межнейронные синапсы проходят путь своего развития в *постнатальном онтогенезе*. У новорожденных животных незрелость ультраструктуры проявляется в небольшой протяженности активных зон синаптических мембран, малом количестве синаптических пузырьков, диффузно распределенных в пресинаптических терминалиях. К концу 1-й недели повышается электронная плотность в местах контакта мембран, увеличиваются количество везикул, их концентрация в области активных зон, в синаптической щели появляется субсинаптическая сеть. И только к 2-недельному возрасту отмечается сходство со строением синапсов взрослых. Среди аксодендритических контактов раньше образуются синапсы с круглыми, а позднее — с удлиненными везикулами, что предположительно связывают с разными сроками созревания возбуждающих и тормозных синапсов.

В постнатальном онтогенезе *особенно важен этап прозревания животного*. С открыванием глаз резко увеличивается электронная плотность синаптических мембран, пузырьки группируются в местах их активного контакта. Количество синапсов существенно зависит от степени зрелости той или иной области коры: если у новорожденных слепых крысят в зрительной коре зрелые синапсы отсутствуют, то в сенсомоторной коре они обнаруживаются в большом количестве. Количество синапсов зависит от формирования системы дендритов и коллатералей аксонов, т. е. от функциональной нагрузки коры мозга.

Раньше всего синапсы появляются на основном стволе дендрита, затем на больших ветвях дендритов и позднее на их более тонких ветвях. Позднее всех созревают аксошипиковые синапсы. Именно

в этот период отмечено интенсивное образование аксосоматических синапсов. Предполагают, что рано созревающие контакты являются стабильными, а позднее формирующиеся -- более изменчивые и динамичные. Последние в большей мере ответственны за пластические свойства коры головного мозга.

Различные зоны коры больших полушарий формируются в *разные сроки*. Так, у кошек общая нейронная и синаптическая организация теменной коры обнаруживает признаки зрелости раньше, чем сенсомоторная кора. Первой в сенсомоторной коре у кошек созревает наиболее биологически важная *рефлекторная система*, обеспечивающая координированное управление движениями передних конечностей и лицевой мускулатуры при выполнении реакции сосания. Это соответствует *правилу системогенеза*, согласно которому созревание различных рефлекторных актов происходит *гетерохронно* в зависимости от их биологической значимости. Далее наблюдается бурный рост внутрикорткальных, кортикоталамических связей и связи коры с другими отделами мозга.

Каждый нейронный модуль сенсомоторной коры становится потенциально полифункциональной единицей, способной принимать сигнализацию от различных отделов мозга и от разных рецепторных зон. Наконец, формируется параллельно, но с некоторым запаздыванием *внутрикорковая тормозная система*. Она способствует не только специализации корковых модулей в смысле ограничения притока к ним *афферентной импульсации*, но и устанавливает между ними сложные координационные отношения. Образуется *рабочая динамическая система модулей, обеспечивающая корковое управление целостным поведенческим актом*.

3.13. Наследственно закрепленные формы поведения

Различные формы поведения принято разделять на *врожденные* и *приобретенные* в процессе индивидуального развития. И те, и другие направлены на сохранение индивидуума и вида. В процессе филогенеза сформировались механизмы, обеспечивающие функциональное единство отдельных систем организма и поддерживающие его взаимодействие с внешней средой. На определенном этапе эволюции возникла рефлекторная деятельность — ответы на воздействия окружающей или внутренней сред, опосредованные через центральную нервную систему. Наследственно закрепленные рефлексы лежат в основе приспособительных поведенческих актов, проявляющихся без предварительного обучения. Они видоспецифичны, т. е. неизменны у всех представителей данного вида в ответ на действие соответствующих им раздражителей внешней среды при определенном состоянии организма.

Организм приспособлен к условиям окружающей среды на всем протяжении онтогенеза, включая и антенатальный период разви-

тия. В соответствии с развертыванием генетической программы отдельным этапам онтогенеза свойственны характерные комплексы движений. У плодов млекопитающих по мере созревания ЦНС вначале возникают обобщенные, а затем специализированные рефлекторные реакции. К моменту рождения созревают комплексы центральных и периферических нервных образований и связанных с ними эффекторных аппаратов, обеспечивающих существование и развитие организма матери. В постнатальной жизни последовательно проявляются вначале менее сложные, далее все более сложные специализированные поведенческие акты. Наряду с ними совершаются и вегетативные реакции, связанные с поддержанием гомеостаза.

В период новорожденности происходит перестройка рефлекторной деятельности, некоторые формы поведения устраняются и заменяются новыми. Как в антенатальном, так и в постнатальном периодах развития проявляются элементы и комплексы поведения разной сложности, направленные на удовлетворение различных потребностей организма. Задача физиологии — выявить механизмы врожденного поведения и его взаимодействий с процессами обучения. Исследования, проводящиеся в этом направлении, традиционны для отечественной физиологии и восходят к представлениям И. М. Сеченова о *рефлекторной основе психической деятельности*. В русле рефлекторной теории И. П. Павлов рассматривал *врожденное поведение как совокупность сложнейших безусловных рефлексов* (инстинктов).

С несколько иных позиций разрабатывают проблему наследственно закрепленного поведения зоопсихологи, а в последние 50 лет и этологи, которых интересуют преимущественно *общепсихологические основы инстинктов*.

Однако в настоящее время наблюдается сглаживание противоречий между физиологическим, зоопсихологическим и этологическим подходами к изучению инстинктов и попытка создать синтетическую теорию, охватывающую различные стороны врожденного поведения.

Прежде чем перейти к изложению современных представлений о наследственно закрепленных формах поведения, целесообразно остановиться на их исторических предпосылках.

С давних времен было замечено, что в естественной среде животные хорошо приспособлены к условиям существования и обладают специфическим набором поведенческих актов, присущих данному виду и проявляющихся с самого рождения. Научный анализ инстинктов был впервые предпринят в XVIII в. французским врачом, философом-материалистом Ж. Ламетри, который рассматривал их как *действия, независимые от разума и опыта*. Это определение основывалось на сравнительном анализе приспособительных актов у млекопитающих, птиц, рыб и насекомых. Различные предположения о природе и происхождении инстинктивных действий были высказаны Э. Б. Кондиальяком, Ш. Ж. Леруа, Ж. Л. Леклерк-Бюффеном, Ж. Б. Ламарком, Ф. Кювье, К. Ф. Рулье.

Ч. Дарвин, определивший инстинкт как *отражение наследственных свойств мозга*, проанализировал эволюцию инстинктивной деятельности. Он показал, что формы адаптивного поведения складываются в процессе эволюции данного вида, и привел важные доказательства роли отбора в появлении приспособительных видоспецифических врожденных стереотипов поведения на примерах строительного инстинкта пчелы, гнездового паразитизма кукушки, «рабовладения» у некоторых видов муравьев и на основе сопоставления поведения диких и домашних животных.

В России и Советском Союзе идеи Ч. Дарвина получили широкое развитие. В. А. Вагнер на основании полевых наблюдений и экспериментов не только показал роль среды и естественного отбора в возникновении инстинктивных форм поведения, но и выдвинул положение об их пластичности, определяемой внешними условиями. Соотношение врожденного и индивидуально приобретенного в процессе воспитания, т. е. роль опыта в изменении инстинктивной деятельности, изучали И. П. Павлов, его сотрудники и последователи. Л. А. Орбели проанализировал различия в пластичности врожденного поведения зрело- и незрелорождающихся животных. А. Д. Слоним на основании исследования безусловных и натуральных условных рефлексов в связи со средой обитания и образом жизни выдвинул положение о сложнорефлекторных формах поведения. Л. В. Крушинский ввел понятие *унитарные реакции поведения*, в которых интегрированы условные и безусловные рефлексы. Сравнительная архитектоника врожденных и приобретенных поведенческих актов была проанализирована в исследованиях В. М. Бехтерева, И. С. Бериташвили, Н. А. Рожанского, Н. А. Бернштейна, П. К. Анохина, Л. Г. Воронина, А. А. Волохова, Э. А. Асратяна.

Эволюционные аспекты взаимоотношения инстинктивного и индивидуально приобретенного поведения разработаны А. Н. Северцевым, который оценивал *инстинкты как устойчивые приспособления*, столь же важные для существования вида, как и морфологические признаки. Если условные рефлексы не наследуются, а определяются врожденным уровнем организации мозга, то в инстинктивном поведении наследственно закреплены как фиксированные программы действий, так и способность их к определенной модификации в результате индивидуального опыта.

Одним из основных направлений в изучении врожденного поведения является *этология*, изучающая поведение животных, начиная с беспозвоночных и кончая антропоидами и даже человеком, в адекватной для них среде. Описание и сравнительный анализ характерных для разных видов поведенческих актов (*этограмм*) проводится в русле этого направления с использованием хронометража, фото- и киносъемки, видеоманитофонных записей поведения. Основоположник этологии австрийский зоолог К. Лоренц, а также зоологи Н. Тинберген и К. Фриш за исследования в области поведения животных в 1973 г. были удостоены Нобелевской премии.

Если в наше время сглаживаются различия в подходе к изучению поведения животных у биологов разных специальностей — физиологов, психологов, генетиков, эволюционистов — и делаются попытки создания синтетической теории, то в начале века противоречия между ними были еще очень велики.

И. П. Павлов противопоставил рассмотрению поведения животных в антропоморфическом аспекте *учение о высшей нервной деятельности*, положив в его основу понятие об *условном рефлексе*. Это учение определило успешно развивающийся и в наше время нейрофизиологический подход к изучению центральных механизмов поведения.

В начале нашего века сформировалось новое течение в психологии — *бихевиоризм*, представители которого также отвергали интроспекцию в изучении поведения, стремясь к максимальной его объективизации, однако мало интересовались его центральными механизмами. Тем не менее Дж. Уотсон, основатель бихевиоризма, указывал на то, что именно представление об условном рефлексе дало побудительный толчок к созданию его теории. Он сформулировал несколько важных принципов объективного изучения поведенческих актов, описывая поведение без попытки объяснить его внутреннюю природу.

Согласно схеме бихевиористов, деятельность животного организма строится по декартовскому принципу «стимул — реакция». В дальнейшем бихевиористы (Дж. Холл, Э. Толмен) ввели в эту схему «промежуточные переменные» — силу навыка, величину потребности, утомление и ряд других побудительных факторов. Бихевиористы разработали ряд объективных методик изучения поведения животных, в частности проблемные клетки (Э. Торндайк), лабиринты (У. Смолл), камеры для исследования инструментальных реакций (Б. Скиннер) и др.

В наше время большинство физиологов, изучающих поведение, используют весь арсенал методических подходов, позволяющих вскрывать его механизмы. При этом основной акцент делается на исследовании *процессов обучения*. Между тем их структурную организацию можно понять лишь на основании достаточных сведений о наследственно закрепленной деятельности. С этой точки зрения необходимо исходить из предложенного И. П. Павловым разделения нервной деятельности на *низшую — безусловные рефлексы* — и *высшую — условные рефлексы*.

3.13.1. Безусловные рефлексы. Инстинкты

Безусловные рефлексы были выделены в специальную категорию для обозначения видовых реакций организма на внутренние и внешние раздражители, осуществляющихся на основе врожденных нервных связей, т. е. отражающих филогенетический опыт приспособления к условиям существования. Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно проявляются в ответ на адекватное раздражение определенного рецептивного поля и служат основой

для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом. Безусловные рефлексы обеспечивают координированную деятельность, направленную на поддержание постоянства многих параметров внутренней среды, взаимодействие организма с внешней средой, согласованную деятельность соматических, висцеральных и вегетативных реакций.

Однако оптимальное приспособление к меняющимся состояниям внешней и внутренней сред организма достигается с помощью условных рефлексов, благодаря которым индифферентные для определенной деятельности раздражители приобретают качество биологически значимых сигналов.

Предложено несколько классификаций безусловных рефлексов в соответствии с характером вызывающих их раздражителей, их биологической ролью, уровнями управления (связь с определенными отделами ЦНС), порядком следования в конкретном приспособительном акте. Авторы этих классификаций отразили в них свои научные интересы и методологические установки. И. П. Павлов описал пищевые, оборонительные, ориентировочные, родительские и детские реакции, подразделяемые на более дробные рефлексы. Так, пищевые рефлексы, связанные с деятельностью пищевого центра, включают поиск, добычу, захват, вкусовое опробование пищи, секрецию слюны и пищеварительных соков в желудочно-кишечном тракте, его моторную деятельность.

В трудах И. П. Павлова встречаются также указания на следующие безусловные рефлексы: пищевые (положительный и отрицательный), ориентировочный, коллекционирования, цели, осторожности, свободы, исследовательский, самосохранительные (положительный и отрицательный), агрессивный, сторожевой, подчинения, половые (мужской и женский), игровой, родительский, норо-гнездный, миграционный, социальный, питьевой.

Н. А. Рожанский выделил 24 рефлекса, входящие в следующие шесть групп: общей активности, обменные, межживотных отношений, продолжения вида и размножения, экологические и поведенческие рефлексы подкорково-стволовых частей головного мозга. Эта классификация почти не затрагивает вегетативную сферу регуляции, играющую большую роль в реализации поведенческих актов.

Более широкой является классификация, основанная на исследовании адаптивных сторон безусловно-рефлекторной деятельности. Представитель эколого-физиологического направления А. Д. Слоним предложил разделить безусловные рефлексы на три группы реакций, связанных с поддержанием постоянства внутренней среды, изменениями во внешней среде и сохранением вида.

Приведенные классификации предусматривают не только описание поведения, но и выяснение лежащих в его основе физиологических механизмов. Последнее в меньшей степени интересует этологов, также исследующих поведение в адекватной для животного окружающей среде. Вот пример классификации типов поведения, предложенной немецким этологом Г. Темброком.

1. Поведение, определяемое обменом веществ и состоящее из пищедобывания и приема пищи, мочеотделения и дефекации, записания пищи, покоя и сна, потягивания.

2. Комфортное поведение.

3. Оборонительное поведение.

4. Поведение, связанное с размножением, состоящее из охраны территории, спаривания, заботы о потомстве.

5. Социальное (групповое) поведение.

6. Постройка гнезд, нор и убежищ.

Хотя во многом такое разделение и близко к приведенным выше классификациям физиологов Н. А. Рожанского и А. Д. Слонима, оно в большей степени тяготеет к внешнему описанию врожденно закрепленных стереотипов поведения.

Для П. В. Симонова классифицирующим принципом группировки сложнейших безусловных рефлексов явились идеи В. И. Вернадского и А. А. Ухтомского об *освоении живыми существами разных уровней организации* в гео-, био-, а для человека также в социо- и ноосфере (интеллектуальное освоение мира). П. В. Симонов выделил следующие безусловные рефлексы: витальные, ролевые (зоосоциальные) и саморазвития. К витальным безусловным рефлексам относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительные (включая рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие. Они не требуют участия другой особи, а невозможность их реализации ведет к физической гибели. Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы, напротив, проявляются в процессе взаимодействия с другими особями данного вида. Безусловные рефлексы саморазвития отражают исследовательское поведение, рефлексы свободы, имитационный и игровой.

Польский нейрофизиолог Ю. Конорски разделил безусловные рефлексы в соответствии с их биологической ролью на *сохранительные*, связанные с поступлением в организм и выведением из него всего необходимого; *восстановительные* (сон), направленные на сохранение вида (копуляция, беременность, забота о потомстве), и *защитные*, обеспечивающие удаление всего тела или его отдельных частей из сферы действия вредящего или опасного для организма раздражителя (рефлексы отдергивания и отступления) или связанные с устранением вредящих агентов, которые попали на поверхность тела или внутрь организма, уничтожением или нейтрализацией вредящих агентов (наступательные рефлексы).

Сохранительные рефлексы привлечения направлены непосредственно на объект (пища, половой партнер), защитные направлены в сторону, противоположную вредящему раздражителю. По порядку последовательности фаз эта классификация дополняется указанием на подготовительные (драйвовые, мотивационные) и исполнительные (консуматорные), связанные с завершающими действиями, безусловные рефлексы.

Так, исходя из этой классификации можно выделить *подготовительные пищевые безусловные рефлексы*, лежащие в основе формирования состояний голода и сытости. К ним относятся реакции,

возникающие при изменении химического состава крови, сдвигах в обмене веществ, усилении или ослаблении интероцептивной сигнализации (преимущественно от рецепторов желудка, кишечника и печени).

Инициация и прекращение пищевого возбуждения определяются нервными и гуморальными сигналами, воспринимаемыми специализированными рецепторами гипоталамической области. В формирование состояний голода и сытости вовлекаются также многие другие структуры головного мозга. Пищевое побуждение зависит от внутренних раздражителей и от стимулов, исходящих из внешней среды. На фоне доминирующей мотивации голода возникает двигательное беспокойство и происходит активация некоторых сенсорных систем (в частности, вкуса и обоняния). После поступления пищи в ротовую полость подготовительные рефлексы тормозятся и начинают реализоваться исполнительные пищевые рефлексы: пережевывание пищи, слюноотделение, проглатывание сформировавшегося пищевого комка, координированные сокращения пищевода и желудка, выделение желудочного и панкреатического соков, изменение метаболических реакций и т. д.

Столь же сложны подготовительные и исполнительные безусловные рефлексы, связанные с половым или оборонительным поведением. Следует вместе с тем иметь в виду, что в процессе онтогенеза подготовительные и исполнительные безусловные рефлексы видоизменяются под влиянием внешних и внутренних раздражителей, поэтому в координированной приспособительной деятельности первостепенную роль начинают играть *условные рефлексы*.

Как можно было видеть, рефлекторное управление функциями организма осуществляется механизмами разной сложности. Это позволило И. П. Павлову разделить безусловные рефлексы по анатомическому принципу: *простые* (спинно-мозговые), *усложненные* (продолговатый мозг), *сложные* (средний мозг) и *сложнейшие* (ближайшая подкорка и кора больших полушарий). При этом И. П. Павлов указывал на системный характер регуляции физиологических процессов, рассмотренный им на примере организации «пищевого центра» — функциональной совокупности структур, расположенных на разных уровнях головного мозга.

Положение о *системности* как основном принципе работы мозга было сформулировано А. А. Ухтомским в его учении о доминанте — функциональном объединении различных нервных центров на основе повышенной возбудимости. Эти идеи были развиты П. К. Анохиным, согласно представлениям которого функциональные системы динамически объединяют нервные элементы различных уровней ЦНС, обеспечивая определенные приспособительные эффекты.

Таким образом, существует возможность классифицировать безусловно-рефлекторную и условно-рефлекторную деятельность на основании анатомического и функционального подходов, между которыми нет принципиальных противоречий. В последние десятилетия с помощью стереотаксической техники удалось определить участие

в специализированной безусловно-рефлекторной деятельности многих отделов мозга (гипоталамуса, миндалин, гиппокампа, стриопаллидарной системы и др.). Полученные данные расширили представления об организации различных форм поведения.

Развитие теории автоматического регулирования привело к необходимости рассмотреть организацию врожденного и приобретенного поведения в аспекте представлений об *информационно-управляющей деятельности мозга*. Было выделено *шесть уровней* его организации (А. Б. Коган и др.): элементарные, координационные, интегративные, сложнейшие безусловные рефлексы, элементарные условные рефлексы и сложные формы высшей нервной (психической) деятельности.

Элементарные безусловные рефлексы — простые ответные реакции местного значения, реализуемые в соответствии с жестко детерминированной программой своих сегментарных центров. Они осуществляются по одному главному каналу (центростремительные, центральные и центробежные звенья). Роль обратных связей (преимущественно отрицательных) в коррекции элементарных безусловных рефлексов невелика. Примеры такого рефлекса — отдергивание обожженной ноги от огня или мигание при попадании в глаз соринки.

Координационные безусловные рефлексы также осуществляются на сегментарном уровне, но в отличие от элементарных рефлексов включают ряд циклов, хотя и стереотипных, но допускающих коррекцию на основе отрицательных и положительных обратных связей. Пример простого координационного рефлекса — антагонистический рефлекс, согласующий сокращения сгибательных и разгибательных мышц.

Интегративные безусловные рефлексы — синтез координированных двигательных актов с их вегетативным обеспечением в комплексные реакции определенного биологического значения. Они обеспечивают поддержание гомеостаза и осуществляют коррекцию элементарных и координационных рефлексов. Реализация интегративных рефлексов определяется надсегментарными механизмами (в основном нижними отделами ствола, структурами продолговатого, среднего и промежуточного мозга, мозжечка). Если для осуществления элементарных и координационных рефлексов имеют значение главным образом физические свойства и локальное приложение раздражителя, то интегративные рефлексы обеспечивают целостные ответы организма (простейшие поведенческие акты с их вегетативными компонентами).

Механизмы нервной регуляции разных уровней тесно переплетаются, поэтому их разделение носит условный характер. Даже у спинального животного в осуществлении элементарного рефлекса участвует несколько рефлекторных дуг. Еще И. М. Сеченов обнаружил, что у лягушки неэффективность удаления лапкой повреждающего раздражителя приводит к вовлечению в реакцию новых двигательных координаций. Двигательный ответ определяется исходным состоянием рефлекторного аппарата. У обезглавленной ля-

гушки раздражение кожи стопы вызывает ее сгибание, при согнутой — разгибание. Нетрафаретность реализации врожденных рефлекторных программ, проявляемая даже после удаления надсегментарных отделов центральной нервной системы, значительно сильнее выражена при отсутствии нарушения ее целостности.

Сложность организации врожденных реакций прослеживается на примере слюноотделительного безусловного рефлекса, который принято было считать относительно простым. В действительности же он связан с различными рецепторами (вкусовыми, тактильными, болевыми), волокнами нескольких нервов (тройничного, лицевого, языкоглоточного, блуждающего), многими отделами ЦНС (продолговатым мозгом, гипоталамусом, миндалинным телом, корой больших полушарий). Слюноотделение связано с пищевым поведением, сердечно-сосудистой, дыхательной, эндокринной, терморегуляторной функциями.

Безусловно-рефлекторная секреция слюны зависит не только от вызывающего ее адекватного раздражителя, но и от многих внешних и внутренних факторов. Повышение температуры окружающей среды приводит к выделению большого количества «терморегуляторной» слюны с низким содержанием органических веществ. Количество слюны зависит от уровня пищевого возбуждения, доступности воды, содержания в пище поваренной соли, гормонального фона и многих других факторов.

Таким образом, казалось бы, относительно простые врожденные реакции в действительности входят в системную интеграцию сложных механизмов, определяющих поддержание гомеостаза и взаимоотношение организма с внешней средой. Такая интеграция чрезвычайно пластична, и в соответствии с принципом доминанты одни и те же реакции могут входить в комплексы, связанные с удовлетворением различных потребностей организма. Например, слюноотделительный рефлекс может быть связан с терморегуляцией, пищевым или оборонительным поведением.

В осуществлении интегративных безусловных рефлексов, представляющих собой комплексы координированных движений с их вегетативным обеспечением, ведущую роль играют надсегментарные механизмы. Сложная система обратных связей осуществляет коррекцию элементарных, координационных и интегративных реакций, объединяемых в единую систему. Она неотделима от центральных механизмов инстинктивных реакций, связанных с подкорково-стволовыми отделами головного мозга. Определенную роль в реализации инстинктивных реакций играет также кора больших полушарий головного мозга.

Можно заметить, что предлагаемое разными авторами разделение уровней безусловно-рефлекторной деятельности относительно. Схематичность любой ее классификации прослеживается на примере одного из фундаментальных безусловных рефлексов — *ориентировочного*. Он включает три группы явлений (Л. Г. Воронин). *Первая его форма*, обозначенная И. П. Павловым как рефлекс «что такое?», включает много элементарных и координированных реакций — рас-

ширение зрачка, снижение порогов чувствительности к ряду сенсорных раздражителей, сокращение и расслабление мышц глаза, поворот головы и туловища в сторону источника раздражения, принохивание к нему, изменение электрической активности головного мозга (угнетение, блокада альфа-ритма и возникновение более частых колебаний), появление кожно-гальванической реакции, углубление дыхания, расширение кровеносных сосудов головы и сужение сосудов конечностей, начальное замедление и последующее учащение сердцебиений и целый ряд других изменений в вегетативной сфере организма.

Вторая форма ориентировочного рефлекса связана со специализированными поисковыми движениями и зависит от мотивационно-потребностных характеристик, т. е. превалирующей доминанты, и от внешних раздражителей.

Третья форма ориентировочного рефлекса проявляется в виде исследовательской реакции, не обязательно связанной с удовлетворением текущих потребностей организма, т. е. основанной на «любопытстве».

В зарубежной литературе для описания ориентировочного рефлекса используют *психологические понятия* — внимание, установка в условиях ожидания раздражителя, реакция удивления, настораживания, испуга, тревоги, бдительности. С точки зрения нейрофизиолога, ориентировочный рефлекс — *многокомпонентная неспецифическая реакция* организма на «новизну», направленная на повышение способности анализаторов дифференцировать новое явление. Он характеризуется эффектом угасания и независимостью от модальности и направления изменений стимула (Э. А. Костандов).

Ориентировочно-исследовательский рефлекс является составной частью *ориентировочно-исследовательского поведения*, которое, будучи врожденным, тем не менее практически неотделимо от условно-рефлекторной деятельности. Это касается и многих других форм поведения. Поэтому одним из наиболее сложных вопросов физиологии поведения является *разделение врожденных и приобретенных реакций*.

У взрослой особи врожденная деятельность обычно не проявляется в чистом виде, она видоизменена формирующимися в процессе онтогенеза условными рефлексами. Таким образом, безусловные рефлексы модифицируются в соответствии с индивидуальным приспособлением к особенностям существования. Даже на самых ранних этапах постнатальной жизни, а для некоторых сторон жизнедеятельности еще в пренатальном периоде, врожденные реакции «обрастают» условно-рефлекторными элементами. При этом генетически детерминированные положительные реакции могут трансформироваться в отрицательные. Так, на самых ранних этапах жизни предпочитаемый сладкий вкус может становиться отвергаемым, если он хотя бы однократно сочетался с болезненным состоянием организма (дискомфортом).

Другая сложность в дифференцировании врожденных и приоб-

ретенных реакций связана с совершенствованием безусловно-рефлекторной деятельности в процессе индивидуального развития. Кроме того, при взаимодействии с условными рефлексами безусловные в процессе постнатальной жизни «дозревают» (Л. А. Орбели).

Видоизменение врожденных форм поведения в процессе индивидуального развития может зависеть не только от обучения, но и от многих косвенных влияний, в конечном счете сказывающихся на безусловно-рефлекторной деятельности. Она в ряде случаев определяется температурой окружающей среды, при которой происходит развитие организма, условиями питания, стрессорными воздействиями.

Поведение принято рассматривать как врожденное, если в онтогенезе нельзя обнаружить влияний на него обучения или других факторов. Эти влияния пытаются выявить при помощи экспериментов с использованием определенных видов депривации (например, изоляции от сверстников, выращивания в темноте и т. д.). Подобный метод не всегда эффективен, поскольку депривация, во-первых, не может исключить всех средовых воздействий, а во-вторых, вызывает ряд общих изменений в состоянии организма. В частности, в зависимости от раздражителей, воздействующих на развивающийся организм (обогащенная и обедненная среда), регулируются синтез ДНК в нейронах, нейромедиаторный баланс и многие другие составляющие, от которых зависит реализация поведенческих актов.

Ответы организма не являются следствием прямолинейных процессов развития, ведущих от гена прямо к поведению взрослого животного и лишь в некоторых случаях изменяемых внешними воздействиями. В действительности существует сложное переплетение причинных связей, когда каждая часть организма может взаимодействовать с другими его частями и внешней средой (Р. Хайнд).

Диапазон изменчивости сложнейших безусловных рефлексов в зависимости от условий существования в раннем возрасте неодинаков для разных видов деятельности. Некоторые врожденные комплексы движений чрезвычайно устойчивы и не могут быть изменены воздействиями среды, другие отличаются большей пластичностью. Описаны фиксированные последовательности движений, не зависящие от обучения. Они хорошо прослеживаются у насекомых и птиц. Так, роющие осы одного вида строят гнезда при помощи стереотипных движений, шаблонны движения домашних петухов при ухаживании за курами.

Фиксированные комплексы движений характерны и для высоко развитых животных, в том числе и для человека. Характерны сканирующие движения головой младенцев, облегчающие поиск соска. Стереотипно проявляются другие комплексы движений, связанных с сосанием. Эти рефлексы созревают еще в пренатальном периоде развития, что установлено в наблюдениях над недоношенными детьми. Не зависят от обучения хватательный рефлекс, мимика ребенка и многие другие проявления врожденной деятельности. Наблюдения

над представителями многих видов животных показывают, что адекватный выбор пищи может осуществляться без помощи родителей, т. е. не всегда требует предварительного обучения. Отрицательная реакция на высоту проявляется у обезьянок, никогда с ней не встречавшихся.

Вместе с тем многие сложнейшие безусловные рефлексы видоизменяются в процессе развития или же требуют для своего проявления периода обучения. У птенцов формирование пения определяется не только врожденными характеристиками, но и условиями вскармливания птицами своего или другого вида (А. Н. Промптов). Изоляция от сверстников крысят или щенков приводит к необратимым изменениям последующего «социального» общения. Изоляция обезьянок резко нарушает их последующее половое и материнское поведение.

Трудности, возникающие при разделении детерминированных генетически и выработанных в процессе жизни поведенческих актов, усугубляются и тем обстоятельством, что некоторые врожденные формы поведения проявляются на относительно поздних этапах развития, когда животное обладает некоторым опытом и уже сформированы условно-рефлекторные стереотипы.

Так происходит, в частности, с *половым поведением*, готовность к проявлению которого возникает в определенном возрасте на фоне гормональных перестроек. Однако эффективность спаривания у многих видов определяется также индивидуальным опытом, приобретаемым до достижения половой зрелости в результате общения со сверстниками. Например, у взрослых самцов цихлидовых рыб, выращенных в изоляции, поведение ухаживания адресуется не только самкам, но и самцам. Близкие изменения прослежены у птиц, грызунов, обезьян. Общение с сородичами влияет на половое поведение разными путями, изменяя готовность к спариванию, реактивность к соответствующим раздражителям, точность движений и различные реакции, прямо или косвенно связанные с размножением. При этом следует иметь в виду, что специфическое (в данном примере половое) поведение может видоизменяться у взрослых особей на основе неспецифического по отношению к нему поведения, проявляющегося на более ранних стадиях онтогенеза.

Гормональные перестройки при половом созревании могут также изменить характер реагирования на различные биологически существенные раздражители, что, в свою очередь, отражается на реализации ранее выработанных условных рефлексов. Эта закономерность прослежена на примере условно-рефлекторных *вкусовых аверсий* — отрицательного отношения к врожденно индифферентным или предпочитаемым вкусовым стимулам, сочетавшимся с болезненным состоянием. Аверсия к сладкому вкусу, однократно сочетавшемуся с отравлением, одинаково выражена у неполовозрелых крысят обоего пола. По мере полового созревания у самок увеличивается связанная с повышением уровня эстрогенов мотивация к потреблению веществ сладкого вкуса и соответственно снижается выработанная к ним аверсия. У самцов же их отвергание продолжает

оставаться значительным, так как андрогены не изменяют указанную мотивацию.

Созревание центральной нервной системы в процессе онтогенеза и сопутствующие изменения в балансе биологически активных веществ во внутренней среде организма чрезвычайно важны для проявления различных врожденных форм поведения и вырабатываемой на их основе условно-рефлекторной деятельности. Определенным стадиям постнатальной жизни присущи свои особенности взаимодействия безусловно- и условно-рефлекторной деятельности.

Например, у щенков на протяжении первых трех лет жизни вырабатывается пищедобывательный условный рефлекс на естественные или экологически неадекватные запаховые раздражители при однократном их сочетании с кормлением. С 4-го по 10-й день жизни способность к выработке этого рефлекса исчезает и вновь появляется на 11—12-й день, причем начиная с этого периода обучение требует уже многократного сочетания условного и безусловного стимулов.

Многие реакции образуются в первые часы или дни жизни у птиц и млекопитающих при однократном сочетании раздражения различных органов чувств с врожденными элементами поведения — следованием за удаляющимся предметом и другими целенаправленными двигательными актами. Эта форма обучения, называемая *запечатлением (импринтингом)*, формируется на протяжении чувствительного периода, длящегося от 6—8 ч до 4—5 дней. Близки к запечатлению натуральные условные рефлексы, которые также формируются очень быстро на определенной стадии онтогенетического развития и чрезвычайно медленно угасают.

Сложные формы поведения наблюдаются сразу же после перехода к постнатальной жизни, что позволяет отнести их к врожденным реакциям. Процесс их созревания не может быть прослежен «в чистом виде», так как они модифицируются благодаря внешним воздействиям. Существование феноменов запечатления и натуральных условных рефлексов затрудняет дифференцирование врожденных и приобретенных в постнатальном онтогенезе поведенческих актов.

Есть основания предполагать, что реализация некоторых врожденных реакций связана с раздражителями, которым подвергается организм в пренатальной жизни. Так, у щенков предпочтение запаха матери формируется в конце антенатального периода.

Некоторые врожденные реакции проявляются не сразу после рождения, а на одном из последующих этапов развития. Если в это время животное не сталкивается со специфическим раздражителем, в дальнейшем способность реагировать на него без специального обучения не проявляется. При этом возможны ошибки в отнесении некоторых реакций к врожденным или выработанным. Например, долгое время считали, что собаки, воспитывавшиеся с периода перехода к дефинитивному питанию на хлебно-молочной диете, не отвечают врожденной положительной реакцией на запах мяса. Первые опыты на этих животных были проведены лишь в 7-месячном возрасте. Оказалось, однако, что на 16—21-й день жизни щенка

такая способность у него проявляется. Если же адекватный раздражитель отсутствует, она постепенно затормаживается и отсутствует у щенков старшего возраста, впервые сталкивающихся с запахом мяса.

Проявление некоторых сложных форм поведения, хотя и определяется генетической программой, в некоторых пределах может модулироваться внешними факторами. Так, понижение температуры внешней среды значительно снижает уровень игровой деятельности детенышей некоторых млекопитающих, хотя вызывает ее специфический раздражитель — контакт со сверстниками.

Можно привести много примеров, подтверждающих роль средовых факторов в модификации врожденных форм поведения. Однако *было бы ошибкой противопоставлять значение генетических и средовых факторов* в развитии поведения. Все формы взаимодействия организма со средой, в том числе и поведенческие, обусловлены генетической программой и в той или иной степени подвержены внешним влияниям. Генетическая программа определяет и диапазон этих влияний, т. е. так называемую *норму реакции*. Для одних признаков она строго фиксирована, что хорошо иллюстрирует отсутствие пластичности в осуществлении некоторых функций у насекомых (полет, выход из личинки или кокона, половое поведение).

Существуют строго запрограммированные инстинктивные действия. Например, самка паука при строительстве кокона производит комплексы стереотипных движений, даже если паутиная нить не вырабатывается. Затем в несуществующее отверстие она откладывает яйца, которые падают на землю, и продолжает деятельность, имитирующую строительство кокона, которого на самом деле нет. В этом случае норма реакции крайне узка и инстинктивные действия не зависят от сигналов об их эффективности. Для ряда других признаков она значительно шире, причем адаптивная варибельность инстинктивных действий обнаружена и у насекомых, что проявляется, в частности, при восстановлении разрушенных жилищ в условиях, отличных от естественных.

Генетическая обусловленность поведения проявляется при постепенном формировании некоторых поведенческих актов в процессе раннего онтогенеза. Подробно исследовано соотношение врожденных и приобретенных компонентов в реакции нападения на жертву у котят. Вначале проявляются только инстинктивные двигательные стереотипы, постепенно в процессе тренировки, происходящей в условиях контакта с матерью и сверстниками, они уточняются и обогащаются движениями, сформировавшимися в процессе обучения.

Исходное использование врожденных комплексов движений, связанных с пищевой активностью, описано у щенков первых дней жизни при выработке внутримозгового самораздражения «зон награды» (положительной эмоциогенной системы). Постепенно репертуар движений обогащается менее шаблонными, выработанными комплексами, причем они соседствуют с врожденными стереотипами двигательной активности. Очевидно, инстинктивные поведенческие акты, на основе которых строится новая система це-

ленаправленной активности, не обязательно устраняются при ее формировании.

Сложным является вопрос о непрременной рефлекторной основе каждого поведенческого акта.

Представление о ее обязательности привело И. П. Павлова к отождествлению понятий *сложные безусловные реакции* и *инстинкты*. Во многих случаях удалось обнаружить внешние и внутренние стимулы, являющиеся толчком к разворачиванию цепи шаблонных реакций, однако не всегда можно их идентифицировать, что позволяет предполагать, что *ряд форм инстинктивной деятельности проявляется самопроизвольно*. Эндогенные процессы в ЦНС обуславливают выполнение ряда инстинктивных актов без видимых колебаний в состоянии внешней и внутренней среды. Большую роль при этом играют *циркадные и другие ритмы*, которые не определяются физиологическим состоянием организма и различными стимулами, хотя и могут сдвигаться под их влиянием.

Описаны автономные колебательные процессы в различных структурах мозга, которые определяют периодические изменения поведения животных, изолированных от сородичей и лишенных зрения и слуха. Многие генетически закодированные реакции определяются изменениями во внутренней среде организма. Так, у глухих от рождения сиамских кошек-мутантов возбуждение, связанное с циклом половой активности, проявляется как в поведенческих актах (лордоз и др.), так и в специфических звуковых сигналах. Определенные сигналы издаются этими животными в состоянии голода и при оборонительном поведении.

Некоторые нормы реакций при отсутствии обратной связи подавляются. Так, у глухих и слепых людей отсутствуют некоторые выразительные движения (в том числе и звуковые), связанные соответственно со слуховым или зрительным восприятием. Рожденные слепыми с годами улыбаются меньше, чем зрячие или ослепшие в более позднем возрасте. Однако ряд выразительных движений проявляется независимо от полноценности сенсорных систем. Анализ зафиксированных на кинолентку выразительных движений детей, родившихся слепыми и глухими, показал, что моторика смеха у них точно такая же, как и у здоровых (И. Айбл-Айбесфельдт).

Комплексы инстинктивных движений обычно тесно связаны с сигналами из внешней и внутренней сред организма, хотя они и могут определяться автономными процессами в ЦНС. Однако далеко не всегда удается их выявить.

Отрицание рефлекторной природы инстинктивных актов привело некоторых исследователей к определению их как врожденных, внутренне организованных и проявляющихся спонтанно (У. Торп). У. Крейг предположил, что инстинкт связан с накоплением «специфической энергии действия», которую освобождает разрешающая ситуация. При этом инстинктивные действия, отражающие внутренние потребности, включают поисковую (подготовительную) и завершающую фазы.

Примером может служить активность хищника при выслежива-

ний и поедании жертвы. На первом этапе имеется ненаправленный поиск, далее в соответствии с раздражителями, исходящими от жертвы, поиск становится направленным, после чего следует ряд поведенческих актов (подкрадывание или преследование, прыжок, умерщвление жертвы, расчленение ее на куски). Второй этап (поедание жертвы) является завершающим (консуматорным) и протекает более стереотипно, чем первый. У. Крейг придавал большое значение влечениям и побуждениям, полагая, что завершающий этап инстинктивного действия подавляет их.

3.13.2. Достижения этологов в исследовании врожденных форм поведения

Основоположник этологии К. Лоренц в качестве своих предшественников называет Ч. Уайтмена, У. Крейга, О. Хэйрота и Я. И. Юскюля, у которых он заимствовал представления о специфических стереотипных движениях, поисковой и завершающей фазах поведенческого акта, связи последнего с мотивационным состоянием, а также о видоспецифическом восприятии среды и биологически значимых сигналах, вызывающих определенные виды деятельности. Можно найти в работах этологов и другие корни. Несмотря на терминологические различия в обозначении некоторых поведенческих реакций, этологи описывают их с позиций, весьма близких позициям И. М. Сеченова, И. П. Павлова и других русских и советских физиологов.

В чем же заключаются *основные положения современной этологии*? Согласно концепции К. Лоренца, инстинктивное поведение состоит из комплексов *фиксированных паттернов* — одинаковых у всех особей данного вида стереотипных по последовательности и форме исполнения двигательных актов. Под действием внутренних и внешних раздражителей (гормонального фона, температуры внешней среды и др.) в нервных центрах накапливается «специфическая энергия действия». Она вызывает поисковое поведение, направленное на удовлетворение определенного побуждения (голода, жажды, половой потребности и т. п.).

Фаза поиска включает не только врожденные, но и приобретенные элементы, тогда как следующая за ней *завершающая фаза*, которую можно считать *инстинктом в чистом виде*, строго видоспецифична и не модифицируется в процессе обучения. Можно привести множество примеров шаблонности завершающей фазы поведенческого акта, на основании которых были расширены возможности систематики. При использовании в качестве таксономических признаков комплексов фиксированных действий завершающей фазы поведенческого акта удалось дифференцировать виды, не различающиеся морфологически.

Так, 16 видов уток были разделены на основании комплексов фиксированных действий при церемонии ухаживания. Существенные коррективы были внесены в классификацию семейства кошачьих, у которых формирование охотничьих навыков и типов общения были сопоставлены с анатомическими и экологическими особенностями.

Согласно концепции этологов, *центральная нервная система блокирует комплексы фиксированных действий*. Блок снимается ключевыми, или знаковыми, раздражителями (стимул-объекты, рилизеры), высвобождающими «врожденный разрешающий механизм». Избирательный ответ на эти раздражители связан с нейросенсорными системами, запускающими данную реакцию и определяющими избирательную чувствительность к специфическим комбинациям ключевых стимулов. Отношение к ним меняется в зависимости от внутреннего состояния. Чайки, например, могут относиться к яйцам как к пище или объекту высиживания. После освобождения из куколки самец бабочки-сатира сильнее реагирует на желтый и синий цвет — ключевые стимулы, облегчающие поиск цветка. В период же ухаживания ключевым стимулом становится коричневый цвет.

Ключевые стимулы исследуют с помощью *макетов*, в которых последовательно исключают детали естественного носителя ключевых раздражителей, а также изменяют его размеры. Можно изготовить «сверхнормальную» модель, в которой выделен ключевой раздражитель. Животные предпочитают такую модель естественному комплексу раздражителей.

В опытах, проведенных на серебристой чайке, сером гусе и кулике-сороке, обнаружено, что для насиживания птицы выбирают огромные макеты яиц, предпочитая их собственным. Птенцы серебристой чайки клюют макет клюва взрослой чайки (врожденная реакция, вызывающая отрывивание родителями рыбы), который привлекает их больше, чем естественный, хотя значительно от него отличается. Наибольшую реакцию вызывает тонкая белая палочка с поперечными темно-красными полосками. У самца колюшки во время брачного сезона брюшко окрашивается в ярко-красный цвет, что провоцирует у другого самца агрессивную реакцию. Она может быть вызвана любым продолговатым предметом, имеющим снизу красное пятно. Все эти стимулы являются врожденными и не корректируются индивидуальным опытом.

Видоспецифические зрительные раздражители охватывают обширную категорию сигналов, определяющих различные формы инстинктивного поведения. Однако они составляют лишь часть ключевых стимулов, которые могут быть адресованы различным сенсорным системам. Хорошо исследованы звуковые сигналы, связанные с пищевым, оборонительным, половым поведением, взаимоотношениями матери и детеныша, членом сообщества («социальное» поведение). Пусковую роль для различных форм врожденной активности играют обонятельные раздражители (*феромоны*).

Ключевые стимулы, как правило, относительно просты. Между тем общение животных включает комплексы сложных фиксированных движений, которые могут быть ключевыми стимулами для разных форм поведения. Хорошо изучена передача информации, касающейся источников пищи у пчел (К. Фриш). У представителей различных классов животных описаны позы угрозы и подчинения, ритуалы приветствий, брачные церемонии. Демонстративные движения часто отражают конфликтные тенденции к двум несовместимым типам пове-

дения, например оборонительному и половому. В зависимости от уровня мотивации и возможности ее реализации побеждает одна из таких тенденций. Если конфликт не может разрешиться, между конкурентными мотивациями на какое-то время устанавливается равновесие. В этом случае может проявиться *смещенная активность* — деятельность, не соответствующая исходной ситуации.

Так, вместо проявления агрессивного или полового поведения птицы начинают чистить клюв или оперение, клевать землю или зерна (часто не глотая их). Смещенная активность изучена у многих представителей птиц, рыб, членистоногих, млекопитающих. В состоянии напряжения люди также бессознательно совершают ненужные в данной ситуации действия, например поправляют галстук, причесываются. Смещенная активность может зависеть от внешних стимулов. У индюков в конфликтной ситуации «приближения — избегания» она проявляется в потреблении пищи или воды в зависимости от их доступности. Внутреннее состояние также влияет на характер смещенной активности. Одно из частых ее проявлений у птиц — чистка перьев — может инициироваться взъерошиванием, вызванным конфликтной ситуацией.

Конфликт может быть разрешен с помощью *переадресованной активности* — нападением на более слабую особь, когда агрессия тормозится страхом.

Н. Тинберген выдвинул предположение об *иерархической организации инстинктивного поведения*, проявляющейся в последовательном включении отдельных комплексов движений в результате упорядоченного возбуждения соответствующих «центров». Большое внимание К. Лоренц и Н. Тинберген уделили вопросам эволюции инстинктов и их роли в процессах коммуникации.

Взгляды этологов подверглись критике со стороны психологов, упрекавших их в отсутствии количественной обработки данных и недостаточно четком определении понятия «инстинкт». Этологи, в свою очередь, указывали на недостатки методологических подходов зоопсихологов. В частности, обращалось внимание на искусственность лабораторных ситуаций, использование одомашненных белых крыс, преувеличение роли факторов среды, пренебрежение вопросами эволюции.

В последние годы между этологами и зоопсихологами произошло сближение, основанное на учете взаимной критики. Сопоставление подходов к изучению инстинктивной деятельности, характерной для этологов и зоопсихологов, показывает, что они обращают недостаточно внимания на центральную организацию поведения. Практически многие положения этологов, например представление о специфической энергии действия, иерархии центров, врожденном реализующем механизме, реafferентации, далеки от физиологического подхода к изучению врожденного и приобретенного поведения. Между тем учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, А. А. Ухтомского о доминанте, многие положения теории функциональных систем П. К. Анохина, а также исследования ряда советских и зарубежных физиологов вскрывают конк-

ретные механизмы врожденных форм поведения, описанных этологами. Однако следует отдать должное огромной работе, проделанной последними по наблюдению за различными сторонами поведения животных.

3.14. Приобретенные формы поведения

Жизнедеятельность организма в постоянно меняющейся внешней среде включает в качестве важнейшего фактора широкий спектр индивидуальных поведенческих адаптаций. Генетически детерминированные формы поведения, отражающие накопленный в генофонде видовой опыт предшествующих поколений, оказываются недостаточными, чтобы обеспечить активное существование особи в вероятно изменчивой среде. Чем меньше выражен диапазон колебаний факторов среды, тем в большей степени поведение животного может опираться на опыт предшествующих поколений, «записанный» в его генофоне. И наоборот, чем больше изменчивость окружающей действительности, тем меньше прагматическая ценность видového опыта, тем в большей мере возрастает необходимость в приобретении собственного, индивидуального опыта.

Индивидуальный опыт приобретается различными путями, в основе которых лежит общая способность живых организмов к обучению, что возможно благодаря важнейшему свойству организма сохранять на какой-то срок элементы обучения, т. е. свойств памяти.

Нейробиология обучения и памяти — это единая научная проблема. Под обучением рассматривают процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта. Этот процесс может быть оценен только по результатам поведения, иными словами, по тем поведенческим актам, которые животные запомнили в результате обучения.

3.14.1. Классификация форм обучения

Приведенная классификация, как и любая другая, неизбежно страдает неполнотой и может рассматриваться с определенной степенью приближения. В основу данной классификации, которая опирается на ранее разработанные схемы, положены филогенетическая и онтогенетическая динамика развития живого организма.

I. Молодые организмы с первых моментов самостоятельной жизни обеспечены достаточно стабильным набором внешних стимулов, среди которых они находятся. На этом этапе обучение носит *неассоциативный облигатный характер*, обусловленный набором средовых факторов и не требующий их непрременной ассоциации с целостной деятельностью организма. Обучение имеет *стимулзависимый характер*.

К этой форме обучения могут относиться суммационный рефлекс, привыкание, запечатление (импринтинг), подражание (имитация). В основе феномена *суммации* лежат явления *сенсibiliзации* (повышение чувствительности организма к данным раздражающим агентам)

и *фасилитации* (облегчение запуска именно данной ответной реакции). Такие поведенческие навыки описаны даже у одноклеточных простейших и беспозвоночных. Это — освоение определенного маршрута передвижения, скопление в определенных местах пространства, различение съедобных продуктов и несъедобных и пр.

Эти и подобные им навыки обладают следующими свойствами: 1) они не могут сохраняться длительное время и обречены на исчезновение; 2) вызывающие их раздражители не имеют специализированного сигнального значения; 3) после исчезновения эти навыки самостоятельно не восстанавливаются.

Последнее свидетельствует о том, что исчезновение этих навыков есть процесс разрушения, а не временного торможения. Возникнув на ранних этапах эволюции живых существ, суммационная реакция у высших животных в преобразованном, а иногда и замаскированном виде проявляется как важнейший элемент более сложных форм индивидуального обучения.

В противоположность суммационной реакции *привыкание* представляет собой такую форму обучения, которая состоит в относительно устойчивом ослаблении реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, не сопровождающегося каким-либо биологически значимым агентом (пищевым, оборонительным и пр.).

По-видимому, для низкоорганизованных животных суммационная реакция и кратковременное привыкание являются *единственными механизмами приобретения индивидуального опыта*. Привыкание совершенствуется в ходе эволюции и сохраняет за собой важную роль в репертуаре поведенческих адаптаций. В определенном смысле привыкание — это подавление реакций, значимость которых невелика для поддержания жизнедеятельности. Привыкание возникает не в результате утомления или сенсорной адаптации, оно может быть кратко- и долговременным, что позволило использовать привыкание как модель для изучения разных видов памяти.

Наиболее распространенной формой привыкания в животном мире является *ориентировочный рефлекс*, который при повторении вызвавшего его раздражителя угашается в соответствии со всеми признаками привыкания. Основными факторами в развитии ориентировочного рефлекса являются новизна, неожиданность и значимость раздражителя для организма. В составе ориентировочной реакции выделяют два процесса: 1) начальную реакцию тревоги, удивления, сопровождающуюся повышением тонуса мышц и фиксированием позы (затаивание), генерализованным изменением электрической активности мозга (неспецифическая настройка), и 2) исследовательскую реакцию внимания — поворот головы, глаз, ориентация рецепторов по направлению к источнику раздражения. Она сопровождается локальными изменениями биоэлектрической активности мозга.

Ориентировочная реакция возникает не на сам стимул как таковой, а в результате сличения стимула со следовым процессом, оставленным в нервной системе предшествующими раздражителями. Если стимул и след совпадают, то ориентировочная реакция не возникает. Если же информация о стимуле и хранящиеся в памяти следы не совпадают,

ориентировочная реакция возникает и оказывается тем интенсивнее, чем больше выражено такое рассогласование. Вероятно, конфигурация следов, оставленных в нервной системе в результате повторения каких-то раздражителей, фиксирует все их параметры.

Иными словами, нервная система путем комбинации своих элементов строит «нервную модель» стимула, динамика формирования которой и отражается в процессах угашения ориентировочного рефлекса.

Первые шаги в самостоятельной жизни молодого организма в решающей мере зависят от его контактов с матерью, которые осуществляют его выживание. Комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, которые осуществляют первичную связь между ним и родителями, как бы замыкает цепь преобразований эмбрионального периода, позволяя реализовать новорожденному уже сформированные механизмы восприятия и реагирования, именуют *импринтингом* (*запечатлением*). Детальная биологическая характеристика этого явления проведена К. Лоренцем, который сформулировал четыре основных особенности импринтинга: 1) импринтинг приурочен к ограниченному периоду жизни, именуемому *критическим* или *чувствительным периодом*; 2) импринтинг необратим, т. е., возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом; 3) импринтинг может происходить в тот период, когда соответствующее поведение еще не развито (например, половое); иными словами, обучение путем импринтинга не требует подкрепления; 4) при импринтинге запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики жизненно важного объекта.

Типичный пример импринтинга: если утенок вылупляется в присутствии большого зеленого ящика, он будет следовать за ним, двигаясь по проволоке, причем даже более охотно, чем за собственной матерью или другими птенцами. По-видимому, явления импринтинга служат примером взаимодействия индивидуального опыта и врожденных свойств молодого организма, что ведет к быстрой фиксации их в механизмах памяти.

В результате *подражания* (*имитации*) животное выполняет видо-типичные действия путем непосредственного наблюдения за действием других животных своего вида. Особенно это характерно для молодых животных, которые путем имитации родительского поведения обучаются различным проявлениям поведенческого репертуара своего вида. Л. А. Орбели считал имитационное поведение *главным охранителем вида*, ибо громадное преимущество заключается в том, что «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности.

Таким образом, облигатное, неассоциативное обучение обеспечивает жизнедеятельность особи на первых этапах ее самостоятельного существования, а также закладывает основы видоспецифического характера поведения.

II. На более поздних этапах онтогенеза поведение все в большей мере приобретает активный характер. Расширяется спектр внешних

факторов, способных приобретать сигнальное значение в зависимости от сочетания их с целостной биологической реакцией организма (ассоциативное, факультативное обучение). Обучение в этот период носит *эффектзависимый характер*, т. е. определяется результативностью контакта организма со средой.

Ассоциативное обучение характеризуется совпадением во времени какого-либо индифферентного раздражителя с деятельностью организма. Биологический смысл такой ассоциации — условного рефлекса — в его *сигнальности*, т. е. в приобретении этим раздражителем роли предупреждающего фактора, сигнализирующего о наступлении последующих событий и подготавливающего организм к взаимодействию с ними. Ситуация выработки условных рефлексов, как бы имитирующих безусловно-рефлекторную реакцию, наблюдалась в случае слюноотделительных или электрооборонительных рефлексов.

В последнем случае, например, посторонний раздражитель сочетали со слабым электроболевым стимулом, приводящим к отдергиванию конечности у собаки. Спустя несколько сочетаний эта же реакция возникала и на условный сигнал. Такие условные рефлексы, благодаря которым достигается пассивная адаптация за счет существенного расширения сигналов к безусловно-рефлекторной деятельности, называют *условными рефлексами I типа* или *классическими условными рефлексами*. Животное при этом выступает в качестве пассивного участника событий, не имеющего возможности кардинально изменить их последовательность.

В самостоятельную форму объединяют условные рефлексы, которые строятся на основе активной целенаправленной деятельности животного. Теперь уже последовательность событий зависит не только от внешней сигнализации, но и от поведения животного. Например, крыса в экспериментальной камере случайно нажимает лапой на педаль, за что сразу вознаграждается пищей. А если еще перед нажатием на педаль включить посторонний раздражитель, устанавливается следующая цепная связь: сигнал \rightarrow нажатие на педаль \rightarrow пища.

Активный характер такого обучения базируется на среднем звене — нажатии на педаль, от своевременности выполнения которого зависит успешность выполнения пищедобывательного поведенческого акта. Причем само нажатие на педаль не имеет никакой генетической связи с получением пищи. Такие условные рефлексы именуют *инструментальными* или *условными рефлексами II типа*. Сюда же относят различные формы так называемого *оперантного обучения* или *дрессировки*, обучение с помощью «проб и ошибок».

III. Высшие формы обучения, свойственные в большей степени взрослым животным с развитой нервной системой, опираются на свойство формировать функциональную структуру окружающей среды в концептуальном плане, т. е. формировать целостный образ окружающей среды. Такие формы *когнитивного обучения* основаны на извлечении законов связей между отдельными компонентами среды и базируются на двух предыдущих формах обучения.

И. С. Бериташвили (1936) считал, что у высших позвоночных животных при первом же восприятии местоположения пищи создается образ или конкретное представление пищи и ее местоположения в данном пространстве. Этот образ сохраняется длительное время без повторного воспроизведения, и каждый раз, когда он репродуцируется при восприятии данной среды или какого-либо ее компонента, животное ведет себя точно так же, как и при непосредственном восприятии. Такое психонервное поведение, или поведение, направляемое образами, стали называть *произвольным* в отличие от условно-рефлекторного, автоматизированного. При такой форме обучения устанавливаются временные нервные связи между психонервным образом и двигательными центрами мозга. Образ, который лежит в основе субъективного отражения внешнего мира, — это вектор предстоящего рефлекторного поведения. Непосредственная активность образа реализуется через ориентировочную реакцию, которая регулирует направление поведения животного. Индивидуальное поведение, первично направляемое психонервным образом, при повторной тренировке автоматизируется и осуществляется по всем закономерностям условно-рефлекторного обучения.

Л. В. Крушинский (1977) в качестве самостоятельной формы поведения выделяет *элементарную рассудочную деятельность животных*, которая заключается в их способности улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и в возможности оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях. Элементарным проявлением рассудочной деятельности (разума) животных является способность к экстраполяции направления движения раздражителя. Животное, используя свою «систему отсчета», экстраполирует направление смещения кормушки с пищей, которая большую часть пути остается невидимой для животного. Таким путем животное использует предварительно воспринятую тактику изменения в среде для построения логики своего будущего поведения.

Предполагают, что в процессе отбора закрепляются те нейронные функциональные констелляции, которые обеспечивали наиболее быстрое решение биологически значимых задач. Происходит сличение уловленных в данный момент законов с теми, которые были познаны в предшествующей жизни. В результате осуществляется выбор наиболее адекватного пути решения задачи. К проявлениям рассудочной деятельности следует относить и так называемое *инсайт-обучение* (от англ. insight — пронизательность, понимание, интуиция).

Важнейшим результатом биологической эволюции в вероятностно организованной среде является способность к *вероятностному прогнозированию*. Под этим понимают предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации. В соответствии с вероятностными гипотезами осуществляется подготовка к действиям в предстоящей ситуации, приводящим к наибольшей вероятности достижения цели.

Теория вероятностного обучения исходила из представлений о предсказании статистических закономерностей и выбора оптималь-

ных стратегий поведения при обучении субъекта независимым вероятностям стохастично подаваемых раздражений. П. В. Симонов (1986) считает, что степень информированности субъекта зависит от текущей субъективной вероятности достижения цели с учетом наличных средств и оценки проблемной ситуации. Высшие позвоночные и человек непрерывно опираются на вероятностное прогнозирование. Животные прогнозируют вероятность поиска пищевого объекта, чтобы не стать жертвой собственной «беспечности».

В целом вероятностное прогнозирование может иметь разные формы (И. М. Фейгенберг, Г. Е. Журавлев, 1977): 1) прогнозирование разных форм не зависящих от субъекта событий; 2) прогнозирование своих ответных активных действий; 3) прогнозирование целенаправленных действий не только в соответствии с их частотой в прошлом опыте, но и с их актуальной значимостью и предполагаемым результатом; 4) использование гипотез о наиболее вероятных действиях своих активных партнеров; 5) прогнозирование действий и целей с учетом собственных энергетических затрат.

Обучение вероятностному прогнозированию деятельности при широком репертуаре простых форм обучения представляет собой результат наиболее сложных мозговых процессов, связанных с работой высших интегративных систем мозга (А. С. Батуев, 1981).

3.14.2. Сон как форма приобретенного поведения

Цикличность всех природных процессов связана с движением Земли вокруг Солнца, с вращением Земли вокруг собственной оси. Первое определяет смену сезонов года и соответствующие *сезонные ритмы поведения*, последнее — смену дня и ночи, т. е. *суточные* или *циркадные ритмы поведения*. Большинство млекопитающих не рождаются с готовым суточным ритмом, а постепенно приспосабливаются к нему, т. е. вырабатывают собственный *внутренний ритм*. Чем быстрее и полнее животное его сформирует, тем оно имеет больше шансов в борьбе за существование. Периодическая смена освещенности и сопутствующих внешних раздражений (прежде всего температурных) играет особо важную роль в период становления внутреннего ритма. Они могут быть очень устойчивыми и поддерживаться без непосредственного сопровождения факторами внешней среды. Смена сна и бодрствования — это одно из поведенческих проявлений внутреннего суточного ритма организма.

Сон — это адаптация, подавляющая активность в период наименьшей доступности пищи, угрозы резких колебаний внешних условий и максимальной опасности со стороны хищников. С этими же факторами связана общая продолжительность и структура сна. Сон снижает ежедневные метаболические затраты, навязывая организму смену деятельности, и является выражением внутренней инстинктивной потребности.

Сон бывает двух типов: *монофазный* — с однократным чередованием дневного или ночного сна и периода бодрствования, *полифазный* — с частыми сменами периодов сна и бодрствования на

протяжении суток. По современным представлениям, весь период одного цикла сна разделен на два сменяющие друг друга и резко различающиеся состояния, которые именуются *медленноволновым* или *медленным (ортодоксальным) сном* и *быстрым* или *парадоксальным сном*. Эти названия связаны с тем, что стадия медленного сна сопровождается высокоамплитудными медленными дельта-волнами ЭЭГ, а стадия быстрого сна — высокочастотной низкоамплитудной активностью (десинхронизация), столь характерной для ЭЭГ мозга бодрствующего животного. Таким образом, по ЭЭГ-показателям мозг бодрствует, а организм спит. Отсюда и название парадоксального сна.

И. Г. Карманова (1977) полагает, что парадоксальная фаза сна — это аналог закрепившегося в эволюции состояния сторожевого бодрствования и древнейшей формы активации, обнаруженной у холоднокровных в форме первичного сна.

Сон имеет сложную нейрогуморальную природу. В истории изучения сна наибольший интерес представляют *гуморальные* и *нервные теории сна*. Еще в начале XX в. французскими учеными было высказано предположение о том, что сон возникает в результате накопления токсических продуктов обмена, накапливающихся вследствие дневного утомления (*гипнотоксины*). Оказалось также, что экстракты мозга таких животных и находящихся в зимней спячке вызывают у кошек и собак длительное сонное состояние.

Французский ученый М. Монье (1965) использовал препарат с перекрестным кровообращением двух кроликов, т. е. кровь от мозга одного кролика попадала в туловище другого и наоборот. Если у одного из кроликов раздражали участки мозга, вызывающие сон, то второй кролик тоже засыпал. Это можно было связать с переносом каких-то гипногенных веществ, в избытке накапливающихся в организме (ацетилхолин, гамма-аминомасляная кислота, серотонин).

Уже с середины XIX в. устойчивые позиции занимают *нервные теории сна*. Клиника уже давно накапливала материал о связи гипоталамуса с регулированием процессов сна. Швейцарский физиолог Гесс в 1933 г. описал существование в гипоталамусе так называемого *центра сна*. И. П. Павлов не соглашался со взглядами Гесса о подкорковой природе сна, отдавая предпочтение корковым механизмам. И. П. Павлов рассматривал сон как следствие иррадиации торможения, распространяющегося по коре больших полушарий, и находил много общего между активным условно-рефлекторным сном и условным торможением.

Парадоксальный сон — позднее приобретение в эволюции животных: он еще не выражен у рептилий, у птиц лишь слабо проявляется, но длительность его растет в ряду млекопитающих (табл. 3.1).

Парадоксальный сон ярко представлен у новорожденных, и лишь спустя несколько дней возникают симптомы медленного сна и устанавливается периодичность смены этих двух состояний мозга на протяжении сна. Характерной чертой быстрого сна является *возникновение быстрых движений глаз*. Одновременно с этим появляются изменения в скелетно-мышечной системе: тонус мышц особенно

Рис. 3.19. Центры сна (гипногенные центры) в стволе мозга кошки:

1 — гипофиз, 2 — гипоталамус, 3 — мост, 4 — продолговатый мозг; синим обозначены ядра, связанные со сном без сновидений; зачерненный участок соответствует расположению нейронов, контролирующих парадоксальный сон



сильно снижается в период быстрого сна. На этом фоне у животных наблюдаются движения усов, ушей, хвоста, подергивание лап, мигательные и сосательные движения.

Различия между быстрым и медленным сном отчетливо видны по анализу *вегетативных функций*. Так, в период медленного сна наблюдаются урежение пульса, снижение артериального давления, а в быстром сне возникает «вегетативная буря» — учащается и становится нерегулярным дыхание, возникает неритмичный и частый пульс, повышается артериальное давление, усиливается гормональная активность. При этом активность мотонейронов спинного мозга резко заторможена.

Сегодня уже с несомненностью установлена корково-подкорковая локализация структур управления сном (рис. 3.19). Разработана гипотеза о *моноаминэргической регуляции стадий сна* (М. Жуве, 1967). Медленноволновый сон регулируется *серотонинэргической системой ядер шва* в продолговатом мозгу: установлена прямая зависимость сна от функциональной активности этих мозговых образований, общего уровня серотонина и его обмена. *Катехоламинэргические нейроны голубого пятна и ретикулярной формации* среднего мозга выступают как антагонистическая

Т а б л и ц а 3.1. Быстрый сон у человека и животных (по А. М. Вейну, 1970)

| Вид | Средняя продолжительность одного цикла, мин | Быстрый сон, % от общей продолжительности сна |
|----------------|---|---|
| Рептилии | — | Нет |
| Курица, голубь | — | 0—5 |
| Сумчатая крыса | 19 | 22—34 |
| Крыса | 7—13 | 1—3 |
| Кролик | 24 | 1—3 |
| Овца | — | 2—3 |
| Кошка | 26 | 20—30 |
| Обезьяна | 47—80 | 11—20 |
| Человек | 70—90 | 20—25 |

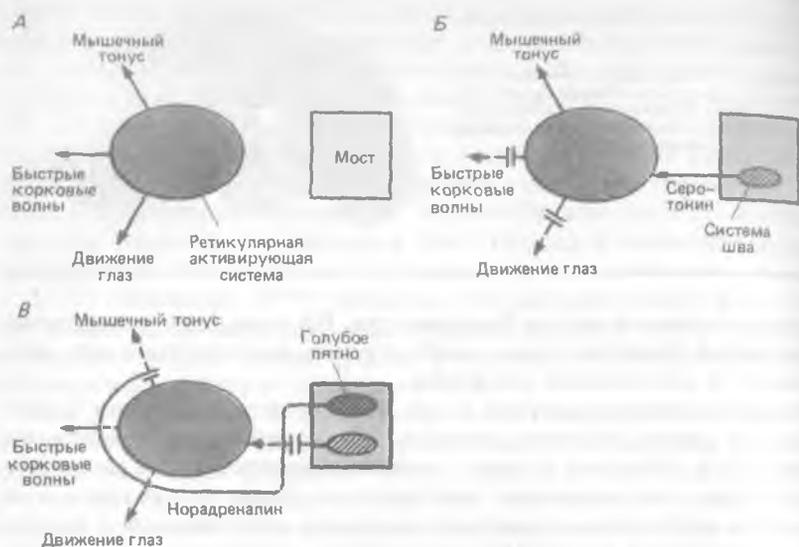


Рис. 3.20. Представление о нейрофизиологии и нейрохимии сна. А — бодрствование; В — медленноволновая фаза сна; В — парадоксальный сон

система, ответственная за возникновение быстрого сна и состояния бодрствования (рис. 3.20).

Существуют указания на особую роль глиальных элементов во время сна. Одной из основных нейрохимических функций медленного сна являются пластические репарационные процессы, связанные с метаболизмом белков и РНК, причем главным образом в глиальных клетках определенных структур мозга. Активные конформационные изменения в мембранах нейронов при парадоксальном сне являются одной из причин своеобразия ЭЭГ при данном функциональном состоянии.

Таким образом, в эволюции четко обозначены три различных формы деятельности мозга: бодрствование, быстрый сон и медленный сон.

3.14.3. Закономерности условно-рефлекторной деятельности

Характерной особенностью условных рефлексов является то, что они образуются в течение индивидуальной жизни организма и не являются постоянными. Они могут исчезать и вновь появляться в зависимости от изменяющихся условий среды и состояния организма. Временный характер условного рефлекса обеспечивается наличием процесса торможения, который наряду с процессом возбуждения определяет динамику условно-рефлекторной деятельности.

Общие признаки условных рефлексов. 1. Условные рефлексы носят *приспособительный характер*, что делает поведение наиболее

пластичным, подогнанным к конкретным условиям среды. 2. Любые условные рефлексы требуют для своего участия *высших отделов головного мозга* (у насекомых, например, высших головных ганглиев — грибовидных тел). 3. Условные рефлексы приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни каждой конкретной особи. В индивидуальную память записываются не всякие случайные совпадения условного раздражения и безусловной реакции, а лишь те, сочетание которых во времени оказывается наиболее вероятным. Все остальные случайно возникшие связи затормаживаются. 4. Условный рефлекс имеет *сигнальный характер*, т. е. предшествует, предупреждает последующее возникновение безусловного рефлекса, подготавливая к нему организм. С помощью условных рефлексов животное может заранее избежать опасности или подготовиться к захвату добычи, встрече с половым партнером и т. д.

Таким образом, условные рефлексы — это индивидуально приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в центральной нервной системе временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловно-рефлекторным актом.

Классификация условных рефлексов. Существует несколько систем классификации условных рефлексов, каждая из которых строится на одном ведущем факторе, положенном в ее основу.

1. Условные рефлексы, различающиеся по *особенностям безусловного подкрепления*. В зависимости от наличия или отсутствия подкрепления условные рефлексы делят на *положительные* (подкрепляемые), вызывающие соответствующую реакцию организма, и *отрицательные*, или *тормозные* (неподкрепляемые), которые не только не вызывают соответствующей реакции, но и ослабляют ее.

Согласно биологическому значению подкрепления, различают условные рефлексы в зависимости от *биологических потребностей* (П. В. Симонов, 1986). Различают *витальные* условные рефлексы (пищевые, оборонительные, регуляции сна и пр.), *зоосоциальные* (половой, родительский, территориальный и пр.) и условные рефлексы *саморазвития* (исследовательский, имитационный, игровой и др.).

Иногда *имитационные (подражательные)* условные рефлексы, подкреплением в которых служит лишь наблюдение за поведением другой особи, выделяют в самостоятельную группу.

Подкреплением условному рефлексу может служить любая деятельность организма. Достаточно грубо ее можно разделить на две большие группы: *двигательные* и *автономные (вегетативные)* условные рефлексы. На базе *двигательных реакций* образуется множество инструментальных условных рефлексов, которые в одних случаях могут копировать безусловный рефлекс, в других — иметь гораздо более сложную форму и служить основой произвольного поведения.

К *вегетативным условным рефлексам* относится классический *слюноотделительный* условный рефлекс. Условно-рефлекторному контролю могут подчиняться почти все внутренние органы (К. М. Быков, 1942).

Целостный условный рефлекс всегда имеет *полиэфекторную* природу, и отнесение его к той или иной категории рефлексов зависит от того, какой из эффекторов регистрируется экспериментатором.

Различаются условные рефлексы и по *характеру подкрепления*. Если в качестве подкрепления используется простой безусловный рефлекс, то вырабатываются *условные рефлексы первого порядка*. Если же подкреплением служит ранее выработанный прочный условный рефлекс, то образующуюся связь именуют *условным рефлексом второго порядка*. Соответственно возможны *условные рефлексы более высоких порядков*. Именно они легко вырабатываются у человека и составляют основу развития мыслительной деятельности.

II. По *характеру условного сигнала* условные рефлексы подразделяют на две большие группы: экстероцептивные и интероцептивные. Среди *экстероцептивных* выделяют зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, тактильные, температурные условные рефлексы в соответствии с рецепторным прибором, на который действует раздражитель. Обучение речевому общению между людьми в основе своей имеет специально человеческие условные рефлексы на словесные сигналы.

Интероцептивные условные рефлексы возникают в том случае, если поступивший в головной мозг афферентный залп из внутренних органов становится сигналом к вегетативной или двигательной деятельности организма. Условные рефлексы от внутренних органов разделяют на механические, химические, температурные, осмотические и др.

По *природе условного сигнала* различают натуральные и искусственные условные рефлексы. К *натуральным условным рефлексам* относят такие, которые образуются на естественные признаки безусловного раздражителя (например, вид и запах мяса). Любые другие условные сигналы, не являющиеся, например, непременным свойством пищи, а лишь совпадающие с моментом ее поедания, относятся к *искусственным условным сигналам*.

По *структуре условного сигнала* различают условные рефлексы: а) на простые мономодальные раздражители; б) на одновременные комплексные раздражители, состоящие из нескольких компонентов (например, свет+звук+кожное раздражение); в) на последовательные комплексы; г) на цепи раздражений, компоненты которой действуют последовательно, не совпадая друг с другом, а безусловное подкрепление присоединяется лишь к последнему из них.

Иногда в качестве условных сигналов используют не абсолютные, а *относительные признаки раздражителей*. Например, из двух одновременно предъявляемых однородных раздражителей — плоских кружков — условный рефлекс вырабатывается на один из них — больший по размеру. Затем животному предъявляют геометрические фигуры (например, треугольники), также отличающиеся по размеру. Если и в этом случае животное осуществит условно-рефлекторную реакцию на сигнал более крупного размера, судят о выработке у него условного рефлекса на отношение.

III. Важнейшим признаком классификации является *соотношение во времени действия условного и безусловного раздражителей*. По этому признаку различают: а) наличные условные рефлексы, образующиеся при совпадении времени действия сигнала и подкрепления, и б) следовые условные рефлексы, при образовании которых сигнал и подкрепление отделены определенным временным интервалом.

Если подкрепление почти сразу присоединяется к сигналу, образуются *совпадающие* условные рефлексы, а если спустя 5—30 с от начала его действия — вырабатываются *отставленные* условные рефлексы. Условные рефлексы, при которых подкрепление присоединяется к сигналу после длительного изолированного действия последнего, называются *запаздывающими* условными рефлексами.

Особая разновидность следовых условных рефлексов — это *условные рефлексы на время*. Если какой-либо безусловный рефлекс проявляется через одинаковые интервалы времени, то в результате каждый раз по истечении данного интервала как бы сама по себе возникает реакция, вызываемая ранее действием безусловного раздражителя. Такая реакция получила название *условного рефлекса на чистое время*.

Стадии образования условных рефлексов. Образование условного рефлекса обычно проходит две стадии: генерализации и специализации. На первой стадии — *генерализации* — условно-рефлекторное действие приобретают не только подкрепляемый условный сигнал, но и сходные с ним раздражители. Например, у собаки вырабатывается пищевой условный рефлекс на тон 400 Гц. Побежка животного к кормушке по этому сигналу подкрепляется пищей. Но близкие сигналы, например тон 200 Гц и тон 600 Гц, также вызывают побежку к кормушке, хотя и не сопровождаются пищевым подкреплением. Весьма широкий набор близких к подкрепляемому раздражителей приобретают на первой стадии выработки условного рефлекса значение условных сигналов. Происходит как бы первичная сенсорная генерализация, обобщение признаков условных сигналов.

Степень генерализации зависит от многих факторов и прежде всего от модальности и характера условного сигнала, безусловного подкрепления и их временного сочетания. Биологическое значение стадии генерализации чрезвычайно велико, ибо в естественных условиях обитания позволяет животному адаптироваться сразу к широкому спектру сходных сигналов.

И. П. Павлов эту ситуацию образования условных рефлексов объяснял широкой иррадиацией возбудительных процессов в пределах анализатора, воспринимающего условный сигнал. А. А. Ухтомский полагал, что на первой стадии образования условный рефлекс протекает по механизму доминанты, когда неподкрепляемые посторонние раздражители способны активизировать поведение животного по удовлетворению доминирующей биологической потребности.

Вторая стадия заключается в *специализации* условно-рефлекторного ответа лишь на подкрепляемый сигнал, тогда как все остальные сходные по качеству раздражители становятся неэффективными.

Скорость наступления этой стадии и степень специализации, как и в предыдущей фазе, зависят от всех трех факторов: сенсорного и эфферентного звеньев условного рефлекса, а также временных соотношений их активации. Стадия специализации условного рефлекса обычно совпадает с началом его автоматизации.

Биологически эта стадия способствует выделению из широкого репертуара возможных только узкого набора значимых сигналов, имеющих наибольшую вероятность запуска безусловно-рефлекторной реакции. И. П. Павлов эту стадию объяснял процессами концентрации возбуждения в анализаторе условного сигнала. Эта гипотеза пока не получила подтверждения современными нейрофизиологическими методами. Снижение эффективности неподкрепляемых раздражителей И. П. Павлов объяснял также выработкой внутреннего условного торможения, нейрофизиологические механизмы которого еще ждут своей окончательной разработки.

3.14.4. Торможение условных рефлексов

И. П. Павлов, изучая условные рефлексы и их взаимоотношения, наблюдал торможение (угнетение) условных рефлексов при действии посторонних или сильных раздражителей, а также слабых — при болезненном состоянии организма. Он считал, что баланс между возбуждением и торможением определяет внешнее проявление поведения животных и человека, и выдвинул собственную схему *классификации видов торможения* при условно-рефлекторной деятельности.

Внешнее (безусловное) торможение. Под *внешним торможением* понимают срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражений, вызывающих ориентировочный или какой-либо другой безусловный рефлекс. По механизму своего возникновения этот тип торможения относят к *врожденным*, которые осуществляются благодаря явлениям отрицательной индукции (*индукционное торможение*, по Павлову). А. А. Ухтомский именовал его *сопряженным торможением* и видел в нем физиологическую основу для выполнения доминирующей формы деятельности организма. Безусловное торможение называют внешним потому, что причина его возникновения лежит вне структуры самого тормозного рефлекса.

Ориентировочный рефлекс — наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения. Однако тормозный эффект ориентировочного рефлекса при повторении того же сигнала постепенно ослабевает и может исчезнуть полностью. При этом и сам ориентировочный рефлекс перестает наблюдаться. Ориентировочный рефлекс (*что такое?*) возникает для более полного восприятия информации, содержащейся в неожиданном и постороннем раздражителе.

В обиходе постоянно наблюдается, как человек прекращает текущую деятельность в результате переключения внимания на новый внезапно появившийся раздражитель. В момент возникновения этого рефлекса проявляется сопряженное торможение конкурирующих ре-

флексов. Оно может быть более или менее глубоким, кратковременным или более длительным, что зависит от физиологической силы ориентировочного и тормозного рефлексов. При повторном раздражении в силу привыкания ориентировочный рефлекс пропадает, одновременно снижается и эффект внешнего торможения. Такой вид торможения был назван *гаснущим тормозом*.

Другой вид безусловного торможения отличается постоянством своего эффекта на тот или иной тормозимый рефлекс и поэтому называется *постоянным тормозом*. Стабильность внешнего торможения определяется, в частности, физиологической силой тормозящего рефлекторного акта. К жизненно важным для организма рефлексам относят оборонительные безусловные рефлексы на разные вредящие раздражения, включая болевые. Как и в случае гаснущего тормоза, длительность постоянного тормоза оборонительного рефлекса определяется его силой и характером тормозимого рефлекса и, в частности, степенью его упроченности.

«Молодые» условные рефлексы тормозятся легче и на более длительный срок, чем более «старые», при одних и тех же условиях. Нетвердо заученные поведенческие навыки или знания легче исчезают при сильном неприятном постороннем воздействии, чем более твердо усвоенные жизненные стереотипы. Болевые воздействия от внутренних органов обладают более длительным тормозным влиянием на условно-рефлекторную деятельность. А иногда их сила настолько велика, что извращает нормальное протекание даже безусловных рефлексов.

Следовательно, два антагонистических рефлекса — пищевой и оборонительный — *не могут сосуществовать*, более слабый тормозится под влиянием более сильного.

В этом плане павловское внешнее торможение выступает в качестве тончайшего инструмента, способного выделить наиболее биологически значимую форму поведения, подчинив ей все остальные виды деятельности. С позиций учения о доминанте это можно рассматривать как сопряженное торможение при доминанте, которое выполняет определяющую роль при ее формировании. И это торможение должно быть своевременным, т. е. иметь координирующее значение для работы других органов и организма в целом.

Хорошо известно, что если увеличивать интенсивность какого-либо раздражения, то вызываемый им эффект увеличивается (*закон силы*). Однако дальнейшее усиление раздражения приведет к падению или полному исчезновению эффекта. В основе этого результата лежит не утомление, а *запредельное торможение*, которое И. П. Павлов назвал *охранительным*, так как оно ограждает клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов. Этот вид торможения зависит от функционального состояния нервной системы, возраста, типологических особенностей, состояния гормональной сферы и пр.

Предел выносливости клетки в отношении раздражителей разной интенсивности называется *пределом ее работоспособности*, и чем выше этот предел, тем легче клетка переносит действие сверхсил-

ных раздражителей. Причем речь идет не только о физической, но и об информационной силе (значимости) условных сигналов.

Крайним случаем запредельного торможения является оцепенение, возникающее у животных и человека под влиянием сверхсильного раздражения. Человек может впасть в состояние *ступора* — полной неподвижности. Такие состояния возникают не только в результате действия физически сильного раздражителя (взрыва бомбы, например), но и вследствие тяжелых моральных потрясений (например, при неожиданном сообщении о тяжелой болезни или смерти близкого человека).

Внутреннее (условное) торможение. К форме *внутреннего* торможения условно-рефлекторной деятельности относят те ее случаи, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным, т. е. постепенно теряет свое пусковое сигнальное значение. Такое торможение возникает не срочно, не сразу, а развивается медленно по общим законам условного рефлекса и является столь же изменчивым и динамичным. И. П. Павлов назвал его поэтому *условным торможением*. Он считал, что такое выработанное торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов, а отсюда и его название — *внутреннее* (т. е. не наведенное извне, не индукционное).

Выделим *основные черты* условного торможения. 1. Оно развивается при неподкреплении раздражителей, которые постепенно приобретают свойства условного тормозного или отрицательного сигнала. 2. Условное торможение поддается тренировке. Заторможенный условный рефлекс может самопроизвольно восстанавливаться, и это свойство чрезвычайно важно при воспитании поведенческих навыков в раннем возрасте. 3. Способность к разным проявлениям условного торможения зависит от индивидуальных свойств нервной системы: у возбудимых индивидуумов оно вырабатывается труднее и медленнее. 4. Условное торможение зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал. 5. Условное торможение зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса. 6. Условное торможение может взаимодействовать с безусловным, в этих случаях возникает явление *растормаживания*, а иногда в результате суммации условного и безусловного торможений их общий эффект может усиливаться. И. П. Павлов подразделил условное торможение на четыре вида: угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, торможение запаздывания.

Угасательное торможение развивается при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным. Условные рефлексы обладают временным характером именно потому, что при отмене безусловного подкрепления соответствующая мозговая связь теряет свою силу, тормозится иногда надолго, а иногда и вовсе перестает существовать.

Представим, что вид определенной местности постоянно сочетается у животного с получением пищи. Но если здесь пищевые ресурсы исчезли, животное со временем, не найдя пищи, перестает посещать ранее знакомую местность вследствие развития угасатель-

ного торможения. Величина и скорость выработки угасательного торможения зависят от прочности условного рефлекса (стабильные рефлексы угасаются медленнее), от физиологической силы и вида безусловного рефлекса (угашение у голодной собаки труднее, чем у сытой; пищевые условные рефлексы угасаются быстрее, чем оборонительные), от частоты неподкрепления (регулярное неподкрепление способствует быстрому развитию торможения). Оно развивается волнообразно и зависит от индивидуальных типологических различий.

Дифференцировочное торможение развивается при неподкреплении раздражителей, близких по свойствам к подкрепляемому сигналу. Этот вид торможения лежит в основе различения раздражителей. С помощью дифференцировочного торможения из массы сходных раздражителей выделяется тот, который будет реагировать на один подкрепляемый, т. е. биологически для него важный, а на другие сходные раздражители условная реакция будет выражена слабее или отсутствовать полностью.

Свойство *генерализации* (первичного обобщения) условных рефлексов — неизбежный атрибут поведенческих адаптаций животных в естественной среде обитания. Учитывая, что изменчивость окружающей среды происходит по вероятностному закону и колебания тех или иных биологически значимых признаков предвидеть с высокой вероятностью невозможно, становится биологически оправданной значительная сенсорная генерализация условных рефлексов как стадии активного поиска жизненно важных объектов.

В стадии генерализации условных рефлексов обнаруживается *механизм доминанты*, одной из характерных черт которой является способность рефлекторной системы диффузно отзываться на широкий репертуар внешних стимулов. В процессе повторного осуществления данного рефлекторного акта диффузная отзывчивость сменяется избирательным реагированием только на те раздражения, которые первично создали данную доминанту. Стадия специализации доминанты наступает благодаря механизмам дифференцировочного торможения.

Последнее обладает следующими основными свойствами: 1) чем ближе дифференцируемые раздражители, тем труднее выработать на один из них дифференцировочное торможение; 2) степень торможения определяется силой возбуждения, развиваемого положительным условным рефлексом; 3) выработка этого торможения происходит волнообразно; 4) дифференцировочное торможение тренируемо, что лежит в основе тонкого распознавания сенсорных факторов среды.

В самостоятельный вид условного торможения И. П. Павлов выделил *условный тормоз*, который образуется при неподкреплении комбинации из положительного условного сигнала и индифферентного раздражителя. Например, у собаки образован пищевой условный рефлекс на звук. Если к этому сигналу присоединить свет лампочки и их совместное действие не подкреплять пищей, то после нескольких применений эта комбинация перестанет вызывать пи-

щевую реакцию, хотя изолированное применение звонка по-прежнему будет вызывать обильное слюноотделение. По существу, это вариант дифференцировочного торможения.

Прибавочный раздражитель в первый момент своего применения в комбинации с положительным сигналом вызывает ориентировочный рефлекс и торможение условной реакции (внешнее торможение), затем превращается в индифферентный раздражитель (гаснущий тормоз), и, наконец, на месте безусловного торможения развивается условный тормоз. Если прибавочный раздражитель приобрел эти свойства, то, будучи присоединенным к любому другому положительному сигналу, он затормозит соответствующий этому сигналу условный рефлекс.

При выработке *торможения запаздывания* подкрепление соответствующим безусловным рефлексом не отменяется, как в предыдущих видах торможения, а значительно отодвигается от начала действия условного раздражителя. Подкрепляется лишь последний период действия условного сигнала, а предшествующий ему значительный период его действия лишается подкрепления. Именно этот период сопровождается торможением запаздывания и называется *недействительной фазой запаздывающего условного рефлекса*. По его истечении торможение прекращается и сменяется возбуждением — так называемая *действительная фаза рефлекса*. В данном случае действуют два раздражителя в комплексе и второй компонент — время.

В экспериментах с пищевыми условными рефлексами отставление подкрепления от начала условного сигнала может достигать 2—3 мин, а при электрооборонительных — 30—60 с. Адаптивное значение торможения запаздывания состоит в тонком анализе времени отставления раздражителя, положительная фаза рефлекса приурочивается ко времени запуска безусловного рефлекса. Например, кошка, поджидающая жертву у мышиной норки, не обнаруживает слюноотделения до тех пор, пока мышь не окажется у нее в зубах.

Тесное взаимодействие разных видов условного торможения, в особенности условного и безусловного торможений, а также возможность выработки условного торможения на базе безусловного являются убедительным основанием для предположения об их единой физиологической природе.

3.15. Основные механизмы работы мозга

3.15.1. Механизмы формирования условных рефлексов. Теория конвергенции

Ч. Шеррингтон сформулировал фундаментальный закон о работе нервной системы — *принцип общего пути*, согласно которому эфферентный нейрон является общим путем для импульсов, возникающих в любом из многочисленных источников рецепции. Подобная координация складывается на основе морфологического преобладания афферентных путей над эфферентными. Так формируется и

реализуется механизм *конвергенции* — схождения множества афферентных путей в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал.

А. А. Ухтомский распространил этот принцип конвергенции на все этажи ЦНС, полагая, что в онтогенезе и филогенезе конвергенция все более расширяется и обогащается по содержанию, возрастает скорость интерференции рефлекторных действий в общем пути. И если у Шеррингтона рассмотрен принцип статической, морфологической конвергенции путей, то Ухтомский в последующем при разработке учения о доминанте обосновал принцип подвижной, физиологической конвергенции нервных влияний по отношению к области преобладающего текущего действия. Именно это и послужило *основой его учения о доминанте* как важнейшем принципе интегративной деятельности мозга.

А. А. Ухтомский отмечал тесную связь между учением Ч. Шеррингтона о конвергенции и И. П. Павлова об условных рефлексах, которому удалось показать самое закладывание и образование связей в «воронке», привлечение все новых афферентаций, конвергирующих к эфферентным (исполнительным) приборам.

Конвергенция гетеросенсорных стимулов была положена в основу понимания механизмов условных рефлексов. Дж. Экклс (1953) предположил существование нелокализованного *центра конвергенции*, где сходятся условный и безусловный раздражители. Их взаимодействие и интеграция завершаются формированием особой *пространственно-временной структуры* импульсных разрядов. Многократные сочетания включают механизм потенциации путей условного сигнала, который приобретает теперь способность запускать условно-рефлекторный акт. Хранение этого эффекта обеспечивается механизмами *реверберации* возбуждения в нервных сетях. А. Фессар (1964) полагал, что конвергенция, фоновая ритмическая активность и потенциация образуют некоторую цепь динамических процессов, связывающих интеграцию в пространстве (обусловленную конвергенцией) с интеграцией во времени (обусловленную потенциацией).

П. К. Анохин (1968) считал, что решающим фактором в механизмах образования условных рефлексов выступает *биологическое значение подкрепляющего рефлекса*. Свойства подкрепляющего фактора определяются специфическими химическими реакциями, которые он вызывает, и соответствующими молекулярными преобразованиями в пределах мембраны и цитоплазмы нейрона. Здесь в результате ультраструктурных и молекулярных преобразований и происходит «сцепление» условной и безусловной стимуляции с последующим выходом сложившейся интеграции на аксон в виде клеточного разряда (рис. 3.21).

На рис. 3.22 показано, что синаптические входы для условного и безусловного стимулов конвергируют на пресинаптической («входной») клетке в цепи нейронов. Сложившаяся ассоциация («интеграция») передается на постсинаптический нейрон («выходной»), но по одному общему пути и для сигнального, и для подкрепляющего раздражителей.

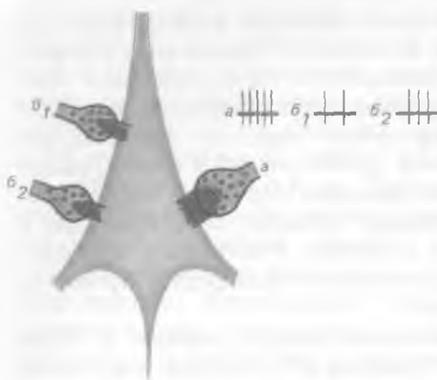


Рис. 3.21. Взаимодействие синаптических входов с гетерохимической организацией для стимулов биологической (а) и сенсорных (б₁ и б₂) модальностей

Различные свойства входов условно изображены в виде размеров синапса и его активных зон

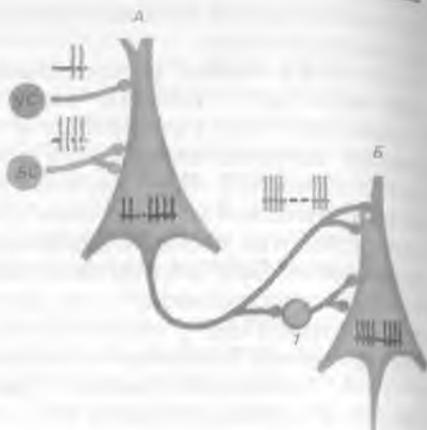


Рис. 3.22. Передача условной связи, сложившейся в процессе сочетаний, с «входного» нейрона (А) на «выходной» нейрон (Б) по одному общему пути:

Г — вставочный нейрон возбуждающего действия; БС, УС — безусловный и условный стимулы; объяснение см. в тексте

Клеточные механизмы условного рефлекса. Существуют две основные гипотезы обучения: *синаптическая*, предполагающая, что механизмом формирования условных рефлексов является изменение эффективности синапсов, и *мембранная*, утверждающая, что основным механизмом условного рефлекса является изменение свойств возбудимой постсинаптической мембраны.

Нервные механизмы обучения также обеспечиваются благодаря двум свойствам нервной системы: реактивности и пластичности. Если реактивность — это способность отвечать на раздражение, то пластичность — это способность изменять реактивность под влиянием последовательных раздражений.

Попытки использовать внутриклеточную регистрацию постсинаптических электрических потенциалов привели к необходимости проводить исследования либо на относительно простых нервных сетях (например, у моллюсков), либо на центральных нейронах высших млекопитающих с максимальным упрощением требуемых для анализа межнейронных отношений. Такие упрощенные модели принято именовать *клеточными аналогами условного рефлекса*. Эксперименты привели к выводу об определяющей роли при выработке временной связи избирательных синаптических сдвигов.

Любой условный рефлекс начинается с возникновения доминанты и суммационного рефлекса. Наиболее адекватным отражением функционального состояния системы обучающихся нейронов является уровень их постоянного потенциала, а следовательно, электротонические влияния имеют наиболее существенное значение для обра-

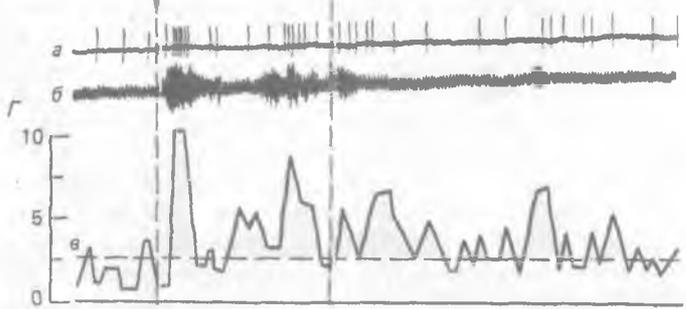
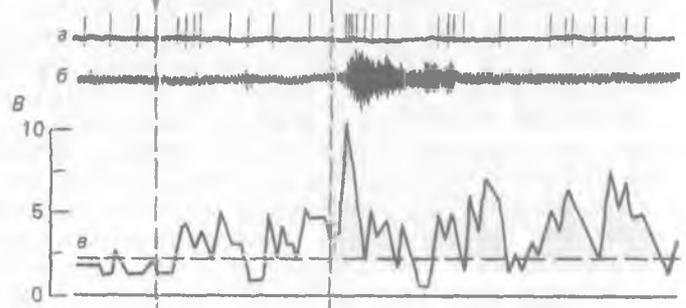
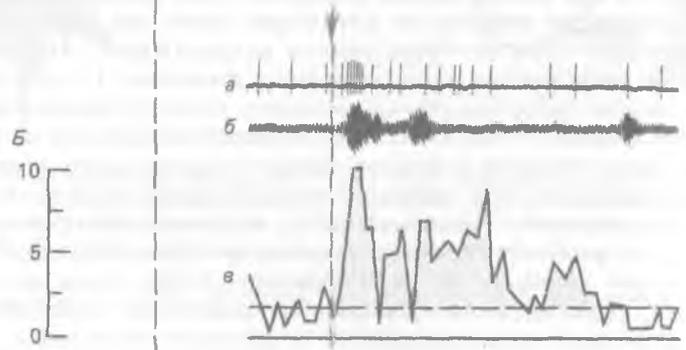
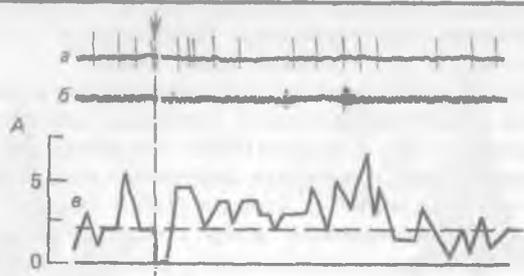
образования временной связи. Отсюда возникла *поляризационно-электротоническая гипотеза формирования доминанты* и простых форм временных связей (В. С. Русинов, 1964, 1969).

Используя в качестве ассоциируемых воздействий на клеточную мембрану подведение к ней биологически активных веществ (глутамата и ацетилхолина), Б. И. Котляр (1986) установил различное проявление пластичности для отдельных нейронов, вовлеченных в процесс ассоциации раздражений. Э. Кэндел (1980) показал, что в основе условной реакции втягивания жабр у морского моллюска (аплизии) лежит механизм пресинаптического облегчения, который формируется при конвергенции раздражителей, приводящих к спайковой активности нейрона и активации этого же нейрона через модулирующий вход от безусловного раздражителя. Аналогичные механизмы допускаются и у позвоночных животных. Следовательно, и та, и другая гипотезы обучения имеют своих сторонников.

Межнейронные отношения при образовании временных связей. Исследования реакций нейронов бодрствующего мозга в процессе обучения показали, что наиболее существенные изменения характерны для корковых *полисенсорных нейронов*, функциональные свойства которых определяются диапазоном конвергирующих к ним афферентных влияний (М. Я. Рабинович, 1975). Если до первых сочетаний стимула с подкрепляющим рефлексом нейроны были преимущественно моносенсорными, то по мере сочетаний они приобретают способность отвечать на стимулы различных сенсорных модальностей и параметров, т. е. становятся полисенсорными. Это соответствует периоду генерализации условного рефлекса со свойствами доминанты. При достаточно упроченном условном рефлексе ответы нейронов снова приобретают моносенсорный характер, но теперь это избирательная реакция только на тот стимул, который приобрел сигнальное значение для поведенческого акта.

Возможно, что в процессе изменения реактивности нейронов при образовании условного рефлекса определенное значение имеют механизмы *привыкания* (*пресинаптическая депрессия медиатора*) и *сенситизации*, или *сенсбилизации* (*посттетаническая потенциация*). Сенсбилизация в реагировании нейронов коры мозга бодрствующей обезьяны возникает в том случае, если раздражитель прямо или косвенно связан с мотивационной сферой животного. Привыкание ответов тех же нейронов наблюдается в тех случаях, когда используемые раздражители были индифферентными или хорошо знакомыми для животного. Если ранее индифферентный агент приобретал свойства условного сигнала, то ранее угашенные нейронные ответы возобновляются и стабилизируются (рис. 3.23).

Те структуры, где изменения происходят в первую очередь, рассматривают как наиболее существенные для обучения. Критерием вовлеченности нейрона в условно-рефлекторный процесс является характер его предшествующей реакции, из чего вытекает необходимость существования «критических синапсов», в которых прежде всего происходят изменения, обуславливающие распространение импульсации по новому пути.



В качестве наиболее значимых для обучения отделов мозга отмечены фронтальная и сенсорная кора, а также гиппокамп, где обнаружены изменения в импульсной активности нейронов уже при первых сочетаниях и упреждение их разряда поведенческой двигательной реакции (Дж. Олдс, 1988). Реакции нейронов сенсомоторной коры (снижение сопротивления мембраны и повышение возбудимости клетки) предшествовали появлению первых условно-рефлекторных движений (Ч. Вуди, 1982) и исчезали при их отсутствии, хотя безусловно-рефлекторная реакция сохранялась. Вероятно, первичные пластические изменения происходят в нейронах коркового представительства двигательной условной реакции. Эти перестройки могут заключаться в изменении эффективности связей между нейронами сенсомоторной коры, получающими возбуждение, и группами нейронов, контролирующими сокращение определенных мышц (Б. И. Котляр и др., 1983).

Выделяют элементарную микросистему корковых нейронов при обучении, приписывая ей следующие основные свойства (У. Г. Гасанов, 1981). 1. Деятельность микросистемы качественно отлична от индивидуальной активности входящих в ее состав нейронов. 2. Системная деятельность корковых нейронов на разных стадиях выработки условного рефлекса основана на разных формах взаимоотношений между нейронами. 3. Микросистема основывается на дифференцированном участии в ней различного класса нейронов, по-разному меняющих свои сетевые свойства при обучении.

Таким образом, определяющим механизмом временных связей оказываются не только свойства самой нервной клетки, сколько ее сетевые свойства как элемента системы.

Один из примеров возможных межнейронных взаимоотношений в коре головного мозга при выработке условного рефлекса приведен на рис. 3.24. Таламический эфферент, вступающий в кору, вызывает активацию тормозного интернейрона 3, непосредственно контактирующего с эфферентной пирамидной клеткой 1. По мере выработки временной связи данный нейрон начинает реагировать на условный сигнал той же тормозной реакцией, как и на безусловный раздражитель. Ранее пороговый вход условного сигнала становится пороговым для запуска «безусловной» реакции. Но благодаря участию в системе еще одного тормозного интернейрона 4, блокирующего проведение импульсации от безусловного стимула к исследуемому нейрону, ответ нейрона 1 на безусловный стимул исчезает и возникает только по условному сигналу.

Рис. 3.23. Динамика импульсной активности (а) и средней частоты разрядов (б) коркового нейрона лобной области обезьяны, а также электромиограмма мышц плеча (б) при выработке защитного условного рефлекса. А — при световом раздражении (обозначено красной стрелкой); Б — при кожном раздражении — укол (обозначено синей стрелкой); В, Г — при сочетании светового раздражения с кожным

Приведенные реакции зарегистрированы при разном количестве предъявлений условных раздражителей (А — 9 предъявлений, В — 1е — 9е сочетания, Г — 10е — 18е сочетания); желтым цветом обозначены достоверное изменение средней частоты разрядов, пунктиром — фоновый уровень активности

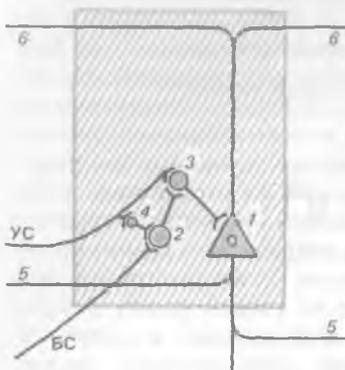


Рис. 3.24. Связи нервных клеток, объясняющие происхождение тормозных условных нейронных путей:

1 — пирамидная клетка глубоких слоев коры, 2 — ингибиторная клетка, 3, 4 — тормозные интернейроны, 5 — коллатерали аксонов, 6 — ветви апикальных дендритов в поверхностном слое коры; BC — путь проведения безусловного стимула (возбуждения) из таламуса, UC — путь проведения условного стимула (возбуждения) от соседнего нейронного модуля

Нейрон обладает множеством входов в составе сложнейших многонейронных конструкций, включающих много тормозных интернейронов, однако наряду с механизмами локального облегчения синаптической эффективности существует одновременно работающий механизм локального подавления синаптических входов. В целом постсинаптическая мембрана представляет собой сложную динамическую мозаику возбужденных и заторможенных локусов, которые, будучи сочетанными во времени с активацией эндогенных клеточных механизмов, фиксируются, обеспечивая вовлечение нейрона в состав *общемозговой нейродинамической системы* (А. С. Батуев, 1990).

Нейродинамическая констелляция центров. А. А. Ухтомский подчеркивал, что за каждой естественной доминантой кроется возбуждение целого созвездия (констелляции) центров, своеобразная циклическая машина, функциональный орган, образующийся по ходу самой реакции. Определяющим фактором при этом является усваивание ритма и темпа возбуждения в центрах, входящих в состав констелляции. М. Н. Ливанов (1972) разработал концепцию о *пространственной синхронизации потенциалов* отделов головного мозга как основе формирования констелляции центров, ответственной за реализацию доминанты и ее условно-рефлекторного обеспечения.

Эти представления получили развитие в гипотезе В. Маунткэла (1981) о *распределенных системах мозга*, которая базируется на трех основных положениях. 1. Основные структуры мозга построены по принципу повторения одинаковых многоклеточных единиц — *модулей*. 2. Связи между основными образованиями мозга многочисленны, избирательны и специфичны. 3. Каждая подгруппа модулей соединена своей системой связей с такими же обособленными подгруппами в других отделах мозга. Распределенные системы характеризуются избыточностью потенциальных командных пунктов, а командная функция в разное время может локализоваться в разных участках системы, особенно там, куда приходит самая срочная и нужная информация.

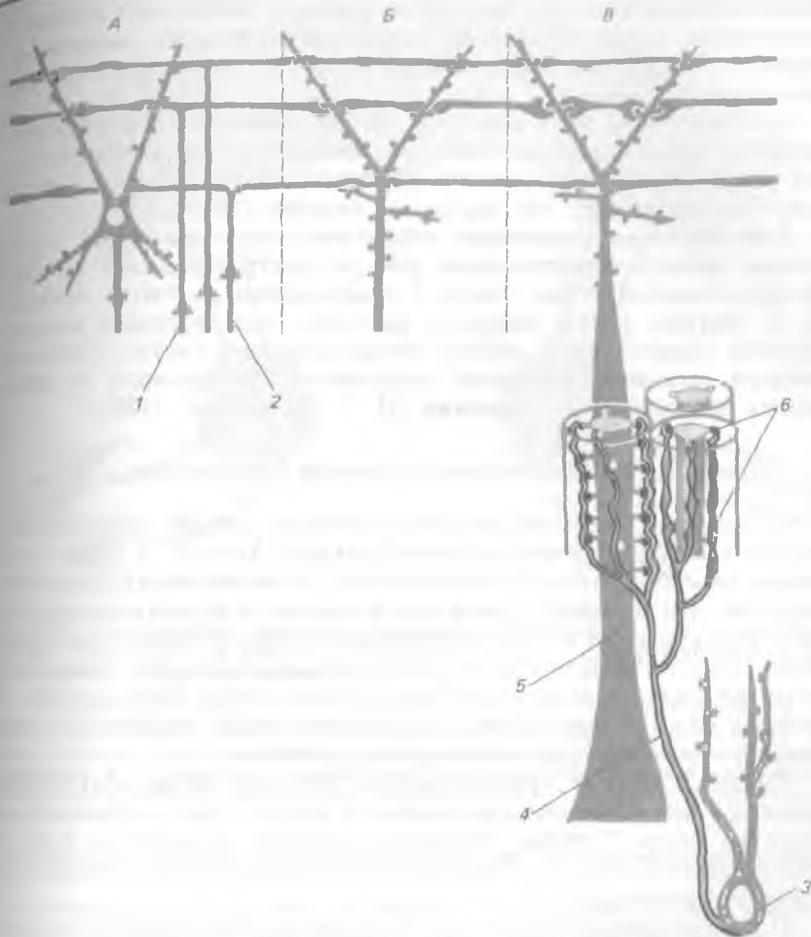


Рис. 3.25. Представление о связях в неокортексе на основании теории церебрального обучения Экклса

Горизонтальные волокна аксонов ассоциативных 1 и комиссуральных 2 путей образуют синапсы с апикальными дендритами звездчатых клеток в модуле А и пирамидных клеток в модулях В и V. В модуле V показана шипиковая звездчатая клетка 3 с аксоном 4, образующим касательные синапсы с стволом апикального дендрита пирамидной клетки 5

Нейрофизиологические механизмы сборки, формирования и поддержания столь обширных нейронных объединений в единой рабочей системе обсуждает Дж. Экклс (1981). При этом исходными являются три постулата. 1. Существование точной взаимной проекции модулей к нескольким обособленным группам модулей в том же полушарии и к зеркальному фокусу в противоположном полушарии, что создает предпосылки для внутри- и межполушарной реверберации. 2. Такие кольца связей существуют между корой и таламусом. Они служат

основой для таламокорковой реверберации, в результате чего активируются касательные синапсы на шипиках апикальных дендритов пирамидных клеток V слоя. 3. Апикальные дендриты пирамид образуют в I и II слоях касательные синапсы с проходящими горизонтально аксонами.

Сочетание всех этих факторов обеспечивает увеличение эффективности аксошипииковых синапсов, которые служат основным звеном в формировании корковой пространственно-временной структуры (констелляции) как *матрицы памяти* (рис. 3.25).

Действительно, изменение геометрических параметров самого шипика меняет сопротивление для распространяющихся по нему синаптических местных токов в направлении к стволу дендрита (А. С. Батуев, 1984). Наряду с жесткими структурными констелляциями существуют и гибкие звенья мозговых систем, благодаря которым организм выполняет адаптивную деятельность в самых разных условиях существования (Н. П. Бехтерева, 1980).

3.15.2. Механизмы условного торможения

Каким образом неподкрепление условного сигнала приводит к ослаблению и прекращению условной реакции? Хотя И. П. Павлов и не давал однозначного ответа на этот вопрос, но высказывал предположение о том, что условное торможение возникает и первоначально локализуется в корковых клетках «представительства условного раздражителя». Другие ученые полагали, что условное торможение правильно всего связывать с «корковым представительством безусловного рефлекса» или со структурами, осуществляющими временную связь между условным и безусловным раздражителями.

Трудно судить о приуроченности тех или иных центральных процессов при условном торможении к работе строго ограниченных структур мозга. Поэтому термин внутреннее торможение вряд ли имеет строгое логическое обоснование в пределах системы тормозного условного рефлекса.

При этом следует обратить внимание на сходство закономерностей образования положительных и тормозных условных рефлексов. Э. А. Асратян (1970) считал, что условный рефлекс возникает в результате синтеза двух безусловных рефлексов, один из которых является ориентировочным на действие условного раздражителя (рис. 3.26). Предполагается, что возбуждение безусловного рефлекса производит индукционное торможение среднего звена дуги ориентировочного рефлекса условного раздражителя. После прекращения действия безусловного раздражителя данное торможение сменяется послетормозным возбуждением. Последнее, в свою очередь, вызывает отрицательное индукционное торможение условной связи. Это *торможение охранительно-восстановительного* типа предотвращает следующее перевозбуждение условной связи и утомление соответствующих корковых клеток. При отмене подкрепления нарушается сопряженная индукция и элементы условной связи испытывают длительное следовое возбуждение.

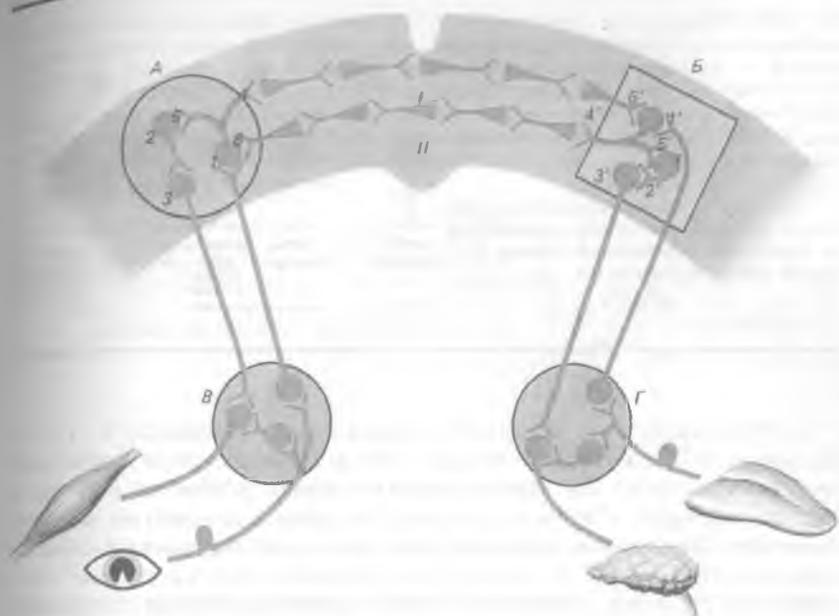


Рис. 3.26. Дуга условного рефлекса с двусторонней связью. А, Б — кортикальные пункты мигательного и пищевого рефлексов; В, Г — субкортикальные пункты мигательного и пищевого рефлексов:

1, 1' — афферентные нейроны, 2, 2' — вставочные нейроны, 3, 3' — эфферентные нейроны, 4, 5, 4', 5' — синаптические контакты коллатералей афферентных нейронов, 6 — синаптический контакт между вставочным нейроном обратной условной связи и афферентным нейроном сигнального раздражителя, 6' — синаптический контакт между вставочным нейроном прямой условной связи и афферентным нейроном подкрепляющего раздражителя; I и II — прямая и обратная условные связи

Согласно биологической гипотезе П. К. Анохина (1958), в основе механизма условного торможения лежит конкурентная борьба, столкновение различных возбуждений. Более сильное возбуждение индукционно тормозит выработанный пищевой рефлекс. Если при безусловном торможении такое возбуждение возникает при ориентировочном или оборонительном рефлексе, то при условном торможении — при биологически отрицательной реакции.

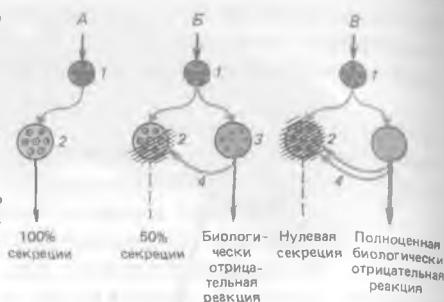
На рис. 3.27 приведена схема образования угасательного торможения. Общий механизм тормозящего эффекта определяет единую природу коркового торможения, в основе которого может лежать пессимальное, а иногда и электротоническое торможение.

Ю. М. Конорки (1970) считал, что при выработке условного торможения формируется самостоятельный тормозный условный рефлекс, независимый от положительного.

Приведенные гипотезы построены в значительной мере на косвенных данных, а поэтому носят умозрительный характер, несколько не снижающий, впрочем, их оригинальной ценности.

Рис. 3.27. Образование угасательного торможения. А — условный пищевой рефлекс; Б — стадия частичного торможения пищевой реакции вследствие появления биологически отрицательной реакции; В — стадия полного торможения пищевой реакции:

1 — анализатор, 2 — корковое представительство пищевой реакции, 3 — корковое представительство биологически отрицательной реакции, 4 — путь для побочного торможения



Клеточный анализ условного торможения проводился У. Г. Гасановым (1972), который показал, что в формировании тормозной реакции участвуют все звенья положительного условного рефлекса, но они работают в другом режиме, меняются параметры их деятельности. Отсутствие внешней реакции на отрицательный (неподкрепляемый) стимул не связано с локальным или системным торможением структур головного мозга. В ответ на тормозное раздражение возникает такая же многообразная активность нейронов, как на положительное раздражение.

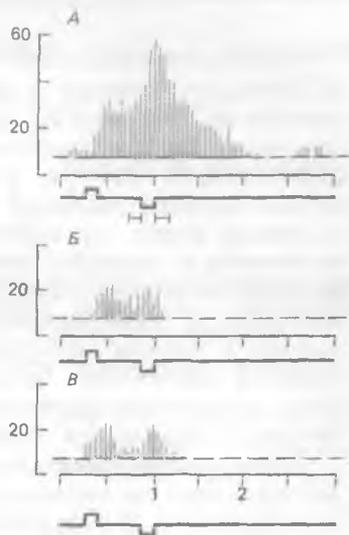
Б. И. Котляр (1977) проявления условного торможения видел в снижении или прекращении импульсной активности клетки при продолжительном действии положительного условного сигнала (торможение запаздывания). Л. Л. Воронин и Р. Г. Кожедуб (1970, 1971) обнаружили, что при угасательном торможении амплитуда ВПСР постепенно снижалась без заметного перехода в гиперполяризацию клеточной мембраны. Появилась возможность объяснить ослабление возбуждающих реакций уменьшением выброса медиатора без активного торможения самого нейрона. Подобные наблюдения, а также факты постепенного угнетения клеточных реакций при угашении могут быть связаны с понижением возбудимости корковых нейронов. Вероятно, при развитии угасательного торможения имеет место размыкание временной связи.

М. Я. Рабинович (1975) отметил, что положительные и отрицательные условные рефлексы опосредуются разными синаптическими входами активирующего и тормозного действия. В зависимости от того, какие интернейроны включены в полисинаптические пути условной связи, дифференцированное торможение будет проявляться или как угнетение активирующих условных реакций клетки, или как растормаживание клеточных реакций с тормозной условной реакцией. Самостоятельная группа клеток на неподкрепляемое раздражение усиливала импульсацию, а на подкрепляемый положительный сигнал не реагировала вовсе.

При выполнении инструментальных условных рефлексов на комплексный сигнал вырабатывали условное торможение реакций при

рис 3.28. Перистимульная гистограмма активности нейрона сенсомоторной коры кошки при положительных и отрицательных условных рефлексах. А — положительные условные рефлексы на комбинационный сигнал из одновременных светового и звукового компонентов; Б, В — отрицательные условные рефлексы на изолированные предъявления светового и звукового компонентов

По оси ординат отложено число импульсов, каждый столбик соответствует периоду в 50 мс, по оси абсцисс — время в секундах; каждая гистограмма построена на основе 10 реализаций; под гистограммой: отклонение вверх — условный сигнал, вниз — подача подкрепления, горизонтальные отрезки — проявление двигательной реакции передней конечности



изолированном предъявлении компонентов (рис. 3.28). Установлено, что паттерн ответа этих нейронов на положительный сигнал (свет+звук) существенно отличался от такового при дифференцировочных сигналах (свет, звук). Эти паттерны ответов обусловлены той двигательной программой, которая реализуется по данному сигналу. Если угасательное торможение сопровождается распадом паттерна нейронных ответов и (или) их исчезновением, то дифференцировочное торможение, тренируемое вместе с положительным рефлексом, стабильно поддерживает новый паттерн нейронного ответа, отражающий центральную программу поведенческой реакции.

Г. А. Вартамян (1986) при разных видах условного торможения установил *три типа перестроек импульсации*: 1) инверсию паттерна активности нейрона, имевшей место при положительном сигнале, в противоположный по знаку при предъявлении отрицательного сигнала; 2) рекомбинацию паттерна ответа при предъявлении неподкрепляемого раздражителя в сравнении с эффектом положительного сигнала; 3) исчезновение реакции нейронов при предъявлении дифференцировочного раздражителя. Эти перестройки именуются как *центральный нейронный эквивалент дифференцировочного торможения*.

Условное торможение является таким же активным системным процессом, как и условное возбуждение. По своей организации, за исключением конечного эффекторного звена, оба процесса подобны. Вероятно, мозаика постсинаптических процессов, происходящих на корковом уровне, отражает перестройки функциональной активности соответствующих центральных программ, эффекторное выражение которых осуществляется на соответствующих мотонейронах и реализуется в форме конкретной поведенческой реакции.

3.16. Механизмы памяти

Основными свойствами нервной системы являются длительное хранение информации о событиях внешнего мира и реакциях организма на эти события, а также использование этой информации для построения текущего поведения. Эти свойства легли в основу формирования *нервной, или нейрологической, памяти*. В каждый момент времени животные и человек переходят из своего прошлого к новому ранее не испытанному состоянию, и их поведение в настоящем в значительной мере определяется совокупностью накопленного опыта в прошлом. Память как результат обучения заключается в таких изменениях в нервной системе, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания будущих рефлекторных реакций. Комплекс таких структурно-функциональных изменений получил название *процесса образования энграммы*.

Память характеризуется *системной организацией*, т. е. изучение элементарных механизмов памяти должно ориентироваться на целостное понимание этой функции мозга. Известно, что в памяти события размещаются по оси времени с отражением их реальной длительности. Формирование и воспроизведение таких энграмм возможно лишь при допущении временного «свертывания» событий на основе существования собственного времени мозга. В результате такой компрессии времени создается внутренний *хронотоп*, т. е. внутренний пространственно-временной образ внешнего единого мира. Энграмма из модели прошлого перемещается в будущее и становится фактором, определяющим цель предстоящего поведенческого акта.

Временная организация памяти. После электрического ответа рецепторной клетки на внешнее воздействие возникают следовые процессы, продолжающиеся при отсутствии реального раздражителя. Они и составляют *основу сенсорной памяти*. Длительность хранения следов в сенсорной памяти не превышает 500 мс, стирание следа осуществляется за 150 мс. Сенсорная память человека не зависит от его воли и не может быть подвергнута сознательному контролю. Следующий период, связанный с хранением информации, именуется *краткосрочной памятью*. И наконец, наиболее значимая информация хранится в *долгосрочной памяти*. Консолидация энграммы, т. е. переход ее из кратковременной в долговременную, соответствует особому виду *промежуточной памяти*.

Предполагают, что кратковременная (нестабильная) память образуется за счет конформационных перестроек макромолекул и реализуется на синаптическом и синаптосомальном уровнях регуляции (рис. 3.29). Перемещение ионов и (или) кратковременные метаболические сдвиги во время синаптической активности могут привести к изменению эффективности синаптической передачи, длящейся миллисекунды и секунды.

Большинство исследователей полагают, что в основе кратковременной памяти лежат электрофизиологические механизмы, связанные с *реверберацией импульсации по замкнутой системе нейронов*.

Рис. 3.29. Временная организация памяти
Объяснение см. в тексте



Синаптосомальный уровень включает конформационные изменения структурных и ферментных белков и перемещение нейромедиаторов — длятся минуты и часы промежуточная память. Долговременная память формируется на основе синтеза макромолекул (нуклеиновых кислот и белков) и связана с активацией генетического аппарата.

В отличие от предшествующих процессуальных видов долговременная память представляет собой новую внутримозговую функциональную структуру, базирующуюся на изменениях в мембранах нейронов и межнейронных связях.

3.16.1. Кратковременная память

В качестве наиболее удачной модели изучения кратковременной памяти используют отсроченные условно-рефлекторные реакции, состоящие в том, что между условным сигналом и соответствующим двигательным ответом вводится пауза (*отсрочка*), после окончания которой животное получает доступ к рычагам и кормушкам. Правильность выполнения двигательного акта свидетельствует об удержании в кратковременной памяти информации об условном сигнале. Особенности импульсной активности нейронов в период отсрочки могут быть использованы для понимания механизмов краткосрочной памяти.

При этом специальный интерес представляют лобные доли больших полушарий, часть которых вокруг главной борозды у обезьян именуется «фокусом пространственной памяти». Исследования на обезьянах показали, что время отсрочки заполняется краткими вспышками импульсивной активности нейронов (А. С. Батуев и др., 1988). Нейроны, активирующиеся в начальный период отсрочки, детектируют информацию о свойствах условного сигнала, далее следует передача возбуждения по принципу эстафеты другим нейронным популяциям, каждая из которых отдает аксоны к нейронам — сумматорам, и от последних происходит передача задержанной таким образом информации на программирующие и пусковые структуры мозга (рис. 3.30).

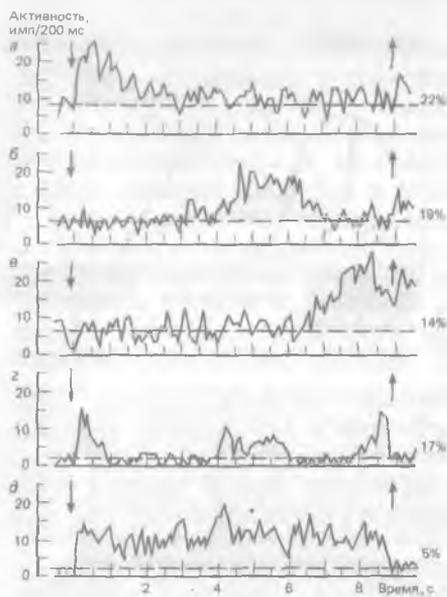


Рис. 3.30. Основные типы перестройки импульсной активности нейронов лобной коры обезьяны (а-д) в период краткосрочной памяти (отсрочка)

Стрелками указаны начало и окончание отсрочки, цифрами на кривых — процентное соотношение нейронов каждого типа

Для лобных отделов коры характерны замкнутые нейронные круги типа «ловушек», в которых импульсный поток может реверберировать до тех пор, пока не будет переключен на эфферентные корковые модули из крупных пирамидных клеток (рис. 3.30). Теменная кора, также участвующая в кратковременной памяти, снабжена механизмом таламокорковой реверберации, которая в отличие от лобной коры продолжается на протяжении всего периода отсрочки.

Д. О. Хебб (1949) считал, что фиксация следового процесса связана со стойкими изменениями синаптической проводимости, возникающими при повторном поступлении к синапсу циркулирующего импульсного потока определенной конфигурации. В составе замкнутых нейронных цепей в коре мозга участвуют тормозные интернейроны, которые способствуют более длительному хранению следов и поддержанию циркулирующей активности.

Среди многих гипотез памяти рассмотрим представление (М. Мерк, 1979), согласно которому ионные сдвиги в результате упражнения (обучения) синапсов запускают длительные восстановительные процессы. Следствием их является гиперполяризация мембраны, которая сопровождается поступлением аминокислот и синтезом некоторых белков. Вновь синтезированный белок используется синапсами, стабильно меняющими свою эффективность. При этом указываются следующие временные границы видов памяти: кратковременная — угасает через 10 мин после обучения, промежуточная — возникает в течение 15 мин после обучения и угасает через 30 мин; долговременная — возникает через 45 мин после обучения и сохраняется неопределенно долгое время.

Предполагают, что в основе кратковременной памяти лежит повышение калиевой проводимости; промежуточной памяти — активация натриевого насоса; долговременной — активация белкового синтеза.

3.16.2. Долговременная память

Классификацию видов памяти предложил И. С. Бериташвили (1975). Он различал образную, условно-рефлекторную, эмоциональную и словесно-логическую память. Под *образной памятью* человека и животных понимают сохранение в памяти и репродукцию однажды воспринятого жизненно важного объекта; под *эмоциональной памятью* — воспроизведение пережитого ранее эмоционального состояния при повторном воздействии раздражителей, обусловивших первичное переживание этого состояния.

Эмоциональная память обладает следующими особенностями: 1) она надмодальна, т. е. ее формирование и воспроизведение может происходить при любых сенсорных воздействиях; 2) она реализуется очень быстро и часто с первого раза; 3) она характеризуется произвольностью запоминания и воспроизведения информации, т. е. обеспечивает пополнение подсознательной сферы человеческой психики.

Условно-рефлекторная память проявляется в виде воспроизведения условных двигательных и секреторных реакций или заученных привычных движений спустя длительное время после их образования. Наконец, *словесно-логическая память* (или *семантическая*) — это память на словесные сигналы, обозначающие как внешние объекты и события, так и внутренние переживания и свои собственные действия.

В любом случае происходит фиксация образов, предметов и явлений, включающая в свой состав по крайней мере три этапа: формирование энграммы, сортировку и выделение новой информации, долговременное хранение значимой для организации информации.

Основная гипотеза базируется на признании того, что фиксация следа памяти связана со *стойкими изменениями синаптической проводимости* в пределах определенного нейронного ансамбля.

В основе долговременной памяти лежат весьма сложные структурно-химические преобразования на системном и клеточном уровнях головного мозга. Естественно при этом начать рассмотрение с нейромедиаторных систем, являющихся посредниками в синаптической передаче.

Исследования показали, что под влиянием обучения увеличивается количество холинорецепторов, что может быть следствием либо синтеза новых рецепторных молекул, либо демаскировки и активации уже существующих рецепторных белков. Установлено повышение чувствительности кортикальных нейронов к ацетилхолину в процессе образования условного рефлекса (Р. М. Кругликов, 1986). Активация рецепторов постсинаптической мембраны облегчает обучение, ускоряет фиксацию, способствует извлечению следа из па-

мяти. И наоборот, антагонисты ацетилхолина нарушают обучение и воспроизведение, вызывая *амнезию* (потерю памяти) (Р. Ю. Ильенко, 1977).

Катехоламинэргическая и серотонинэргическая системы принимают самое непосредственное участие в механизмах долговременной памяти. Установлено, что обучение животных в моделях с электрокожным подкреплением условных рефлексов сопровождается активацией норадренэргических систем мозга, а обучение с пищевым подкреплением — снижением метаболизма и уровня норадреналина в головном мозгу.

Предполагают, что *норадреналин* пролонгирует активность нейронов, вызванную предъявлением условного стимула, и этим облегчает формирование условного рефлекса. *Серотонинэргической* системе принадлежит важная роль в процессах консолидации следов памяти. Серотонин ускоряет обучение и удлиняет сохранение навыков, выработанных на эмоционально положительном подкреплении, нарушая выполнение и сохранение защитно-оборонительных реакций. Согласно концепции Е. А. Громовой (1980), моноамины участвуют в процессах обучения и памяти опосредованно, через нейрохимическое обеспечение положительных и отрицательных эмоций. Серотонин причастен к формированию эмоционально положительных, а норадреналин — эмоционально отрицательных состояний.

Р. И. Кругликов (1984) разработал гипотезу, согласно которой *холинэргические механизмы мозга обеспечивают информационную составляющую процессов обучения*. Роль моноаминэргических систем мозга сводится к облегчению подкрепляющих и эмоционально мотивационных составляющих процесса обучения и памяти, причем холинэргическая система находится под модулирующим влиянием моноаминэргической системы. Стимуляция моноаминэргических механизмов перестраивает хемореактивные свойства, которые при определенных условиях могут закрепляться, обеспечивая создание и сохранение многонейронной констелляции — *энграммы*. Если норадренэргические механизмы мозга в большей мере причастны к формированию временных связей, то серотонинэргическая — к их фиксации.

Процессы долговременной памяти зависят также от уровня метаболизма гамма-аминомасляной кислоты, глутаминовой кислоты, вторичных посредников (циклических нуклеотидов и ионов кальция).

Участие информационных макромолекул (нуклеиновых кислот и белков) в ключевых процессах обучения и памяти не вызывает сомнений. Согласно одной группе гипотез, обучение и память связаны с кодированием приобретенных форм поведения в информационных макромолекулах. Согласно другой группе гипотез, которая исходит из взаимосвязи генома и синтеза специфических белков нервной клетки, на основе функционального объединения нейронов возникает структурное их объединение, представляющее собой *энграмму* памяти.

Первая группа гипотез базируется на аргументах о *качественном изменении РНК и белков при обучении и возможности переноса*

Рис. 331. Основные типы нейронных объединений в лобной коре обезьян. I — нейронная «ловушка»; II — вертикальный модуль



памяти от обученного мозга к необученному с помощью РНК или полипептидов. Установлено, что для процессов консолидации и формирования долговременной памяти необходим полноценный белковый синтез. В формировании устойчивости созданной энграммы должна существовать система обновления специфических рецепторных белков либо должны возникать стабильные модификации ДНК, в результате которых в нейронах образуется и поддерживается пожизненно синтез любого нейроспецифического белка или, наоборот, необратимо выключается синтез маскирующего белка.

Г. Линч и М. Бодри (1984) полагают, что повторная импульсация в нейроне сопровождается увеличением концентрации кальция в постсинаптической мембране. Это активирует фермент — кальций-зависимую протеиназу, которая расщепляет один из белков мембраны. Его расщепление высвобождает замаскированные ранее неактивные белковые глутаматрецепторы. С возрастанием числа активных глутаматрецепторов возникает состояние повышенной проводимости аксошиповикового синапса (в течение 3—6 сут).

Аксошиповиковые контакты — наиболее пластичное соединение между нейронами, которое может быть ответственно за эффективность синаптической проводимости. Последнее достигается изменением диаметра самого шипика, что меняет, в свою очередь, сопротивление мембраны. Это обеспечивается наличием в ножке шипика контрактильного аппарата в форме молекул актомиозина. Их активация возникает при высвобождении ионов кальция из депо, коим является расположенный в головке шипиковый аппарат

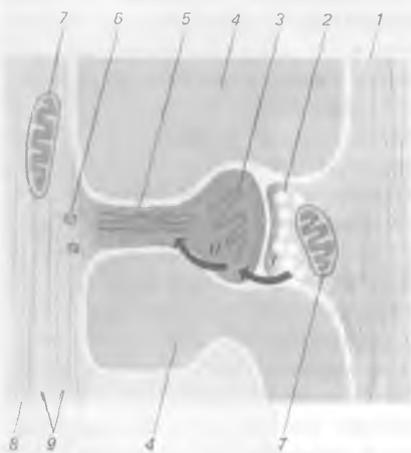


Рис. 3.32. Аксошиповый транзитный синапс:

1 — аксон, 2 — синаптические везикулы, 3 — шипиковый аппарат, 4 — нейроглия, 5 — молекула актина, 6 — рибосомы, 7 — митохондрия, 8 — дендрит, 9 — дендритные трубочки; I — влияние пресинаптического возбуждения на постсинаптическую мембрану, вызывающее в головке шипика возрастание концентрации Ca^{2+} ; II — влияние Ca^{2+} на молекулы актина, приводящее к сокращению ножки шипика и облегченному проведению местного потенциала к стволу дендрита

(рис. 3.31, 3.32). Высвобождение ионов кальция происходит при действии медиаторов на постсинаптическую мембрану. Сокращение молекул актомиозина приводит к укорочению и утолщению ножки шипика, вследствие чего меняется сопротивление и проведение электрического потенциала к дендритному стволу (А. С. Батуев, В. П. Бабминдра, 1984).

Для понимания механизмов «переноса памяти» целесообразно использовать гипотезу И. П. Ашмарина (1975) об участии *иммунологических механизмов в долговременной памяти*. Если представить, что после прохождения импульсов через синапс усиливается синтез специфических белков-антигенов, то их избыток должен выходить в околосинаптическое пространство. Эти белки взаимодействуют с рядом расположенными клонами клеток астроцитарной глии, индуцируют их размножение и образование антител. Последние специфически взаимодействуют с постсинаптическими мембранами тех же нейронов и облегчают проводимость в соответствующих синапсах. Данный клон астроцитов сохраняется в течение жизни. Следовательно, действующим началом «переноса памяти» может быть *избыточный антиген пептидной природы*, который способен автоматически найти в мозгу реципиента либо соответствующую клетку глии, либо синапс.

Г. Унгар (1977) был первым, обратившим внимание на участие в явлениях обучения и памяти *нейропептидов*, которые служат своеобразными маркерами специфических нейронных путей. Основные исследования были проведены на гормонах гипоталамо-гипофизарного происхождения или их фрагментах — коротких цепочках аминокислотных остатков.

Специальные исследования на животных с генетическим дефицитом *вазопрессина* и нарушением памяти обнаружили ее улучшение после инъекции дополнительных количеств этого гормона. Противоположное действие — нарушение сохранения выработанных

навыков — оказывает другой гормон гипофиза — *окситоцин*. Эндорфины и энкефалины (эндогенные опиаты) оказывают выраженное влияние на обучение и память — замедляют угашение условных рефлексов, улучшают их сохранение, хотя и ухудшают их формирование.

Большинство исследователей склоняются к представлению о том, что нейропептиды регулируют память посредством *взаимодействия с медиаторами* и уже через них оказывают влияние на метаболизм макромолекул.

Нейропептиды обнаружены в аксонных окончаниях нейронов вместе с медиаторами. Нейропептиды могут усилить или ослабить действие медиатора. Нейропептиды-спутники вместе с медиаторами создают и поддерживают на постсинаптической мембране специфические рецепторные мозаичные наборы, способствующие быстрому проведению определенного вида возбуждения. Пептид-спутник повышает сродство рецептора к основному медиатору, он более стабилен, чем основной медиатор, что обеспечивает пролонгированное облегчение проведения через синапс.

Вероятно, все формы нейробиологической памяти обеспечиваются системой межнейронных взаимодействий, участие же информационных молекул проявляется лишь во включении или выключении различных участков предсуществующего генома, а не в синтезе новых нуклеотидных или аминокислотных последовательностей (И. П. Ашмарин, 1987).

3.17. Интегративная деятельность мозга и поведение

3.17.1. Доминанта и условный рефлекс

А. А. Ухтомский выдвинул принцип доминанты в качестве основы складывающихся координационных отношений. Он активно опирался на идеи Ч. Шеррингтона о конвергенции афферентных влияний к аппаратам, образующим общие пути в ЦНС. Но лишь идеи Н. Е. Введенского о динамизме взаимоотношений в нервной системе, обусловленные характером воздействия, функциональным состоянием нервных центров и характеристиками рабочего органа, позволили сформулировать учение о доминанте — рабочем принципе нервной деятельности и векторе поведения.

Доминанта как скрытая предуготовленность организма к выполнению конкретного поведения определяет вероятность возникновения той или иной рефлекторной реакции (условной или безусловной) в ответ на текущее раздражение.

Еще И. М. Сеченов обращал внимание на то, что иррадиация возбуждения происходит в сторону очагов повышенной возбудимости. Определяющую роль при формировании такого очага, по Ухтомскому, играет состояние развивающегося в нем *стационарного возбуждения*. Если этот уровень возбуждения мал, то приходящие

сюда нервные влияния могут поднять его до состояния, характерного для доминанты, т. е. создать в нем повышенную возбудимость. Если же уровень возбуждения в центре и без того высок, то при приходе новой волны возбуждения возникает эффект торможения.

Важными особенностями доминантного очага являются повышенная возбудимость, т. е. отзывчивость на приходящие волны возбуждения, и способность центра суммировать эти возбуждения. В доминантном очаге устанавливается определенный уровень стационарного возбуждения, способствующий суммированию ранее подпороговых возбуждений и переводу на оптимальный для данных условий ритм работы, когда этот очаг становится наиболее отзывчивым.

Следовательно, доминанта, прежде чем стать таковой, должна пройти стадию суммационного рефлекса. В то же время условный рефлекс, прежде чем стать таковым, проходит стадию доминанты (II стадия генерализованной, диффузной отзывчивости).

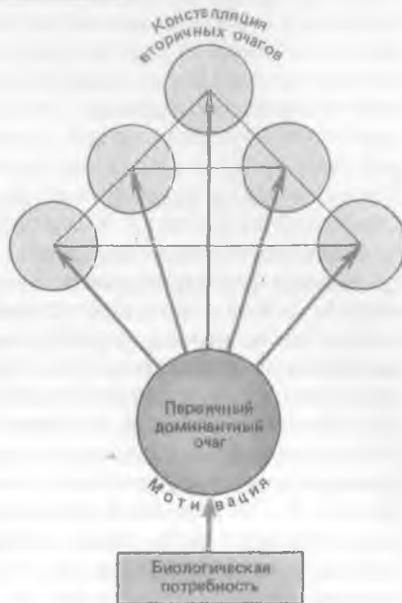
Важную роль в процессе формирования доминанты играет процесс *сопряженного торможения*. Состояние возбуждения в центре, подкрепленное возбуждениями из самых отдаленных источников, будучи достаточно стойким, т. е. инертным, в свою очередь снижает способность некоторых других центров реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение. Сопряженное торможение должно быть своевременным, т. е. иметь координирующее значение для работы других органов и организма в целом. Это наиболее энергетически емкий процесс, наиболее тонкий, позднее вырабатывающийся и вместе с тем наиболее ранимый.

Процесс торможения не только оформляет и поддерживает доминанту, но может и привести к прекращению ее функционирования, т. е. сама доминанта может тормозиться. А. А. Ухтомский выделял четыре случая *торможения доминанты*: 1) если доминанта представляет собой цепной рефлекс, то разрешающий акт и будет концом доминанты (например, половое поведение); 2) возникновение в центрах новой доминанты, несовместимой с первой, ведет к ее торможению (защитное поведение тормозит пищевое); 3) осуществление прямого торможения доминанты возможно волевым путем, т. е. с коры мозга (подавление естественных физиологических потребностей в неадекватных условиях); 4) стойкое подкрепление доминанты посторонними импульсами само по себе может подготовить ее торможение (доминанта в самой себе несет свой конец, обладая способностью растормаживаться).

В существовании доминанты большую роль играет *временной фактор*. Именно на длительности функциональных сдвигов в центрах и базируются такие свойства доминанты, как стойкость, инертность, способность к суммации. Доминанта опирается на наличие определенного набора оптимальных раздражителей, но в основном на следовые процессы, которые и отличают ее от условных и безусловных рефлексов (частных коротких рефлексов, по Ухтомскому).

Сложные рефлекторные акты осуществляются не одним анатомическим центром, а несколькими, которые как бы образуют своеобразную функциональную констелляцию центров в работе цело-

Рис. 3.33. Соотношение первичных и вторичных очагов возбуждения при формировании доминирующей констелляции



стного мозга. Каждый участник этой констелляции, будучи связан с соседними и стимулируя их, в свою очередь получает от них стимуляцию. Такое состояние было названо *симптомокомплексом доминанты*.

Первичный очаг возбуждения при формировании естественных биологических доминант (голода, жажды) возникает в структурах гипоталамуса, содержащих большое число специфических хеморецепторных нейронов. Этот очаг выступает в качестве важнейшего системообразующего фактора при формировании доминирующей констелляции, в которую входит множество вторичных очагов в тех отделах мозга, где существуют предпосылки для продолжительного удержания следовых процессов (гиппокамп, кора больших полушарий) (рис. 3.33).

Для понимания механизмов превращения доминанты из симптомокомплекса А. А. Ухтомский использовал понятие *функционального центра*, или *органа*. Этим подчеркивалось следующее: дело не столько в том, что в нервной системе складываются определенные констелляции связанных между собой центров, морфологически далеко разбросанных по мозговой массе, но и в том, что они функционально объединены единством действий, своей векторной направленностью на определенный результат.

В отличие от технического механизма такой функциональный орган образуется по ходу самой реакции и имеет множество степеней свободы, дающих ему возможность осуществлять и множество переменных операций. Единство их действия достигается способностью данной совокупности мозговых структур влиять друг на друга с

точки зрения усвоения ритма, т. е. синхронизации их активности. Каждый из потенциальных компонентов конstellляции изначально обладает своим определенным темпом и ритмом возбуждений. При формировании же единой конstellляции как созвездия созвучно работающих ганглиозных участков, совозбуждающих друг друга, определяющую роль играет увязка во времени, скоростях и ритмах действия, т. е. в сроках выполнения отдельных моментов реакции. Доминирование данной конstellляции будет зависеть как от синхронизации активности входящих в нее компонентов, так и от сопряженного торможения других рефлексов.

В своем формировании рабочая конstellляция проходит несколько стадий. 1. Вначале в конstellляцию посредством генерализованного возбуждения наряду с необходимыми для данного акта нервными центрами вовлекаются и другие мозговые структуры. Доминанта вызывается в центрах непосредственным раздражителем, часто гормонально-гуморальной природы или рефлекторными влияниями. На этой стадии она и подкрепляется самыми разнообразными внешними раздражениями и уподобляется стадии генерализации условного рефлекса. 2. Постепенно в процессе повторного осуществления данного рефлекторного акта такая диффузная отзывчивость сменяется избирательным реагированием только на те раздражения, которые создали данную доминанту. А. А. Ухтомский назвал это *стадией образования условного рефлекса*, когда подбирается адекватный раздражитель для данной доминанты. И именно эти раздражители способны воспроизвести прежнюю доминанту со свойственными для нее вегетативным и соматическим проявлениями. Продукт пережитой доминанты, ее своеобразная памятная энграмма, в которой в единое целое сплетены поведенческие, мотивационно-эмоциональные ее признаки и комплекс вызывавших ее раздражений, были названы А. А. Ухтомским *интегральным образом*. Эта стадия доминанты строится на законе «обратных отношений», по которому репродуцируется доминанта при наличии адекватных сигналов.

Жесткие рабочие конstellляции характеризуются неизменными, генетически запрограммированными результатами выполнения рефлекторного акта. Кора больших полушарий формирует новые конstellляции в индивидуальной жизни организма. Такие кортикальные доминанты обеспечивают организму при всем разнообразии конкретной среды определенный и устойчивый вектор поведения. Воспроизведение доминанты по ее кортикальным следам может быть весьма экономичным (эскизным), и комплекс органов, участвующих в переживании восстановленной доминанты, может быть очень сокращенным. Каждый раз воспроизведенный интегральный образ обогащается все новыми элементами, что служит основой для расширения и перестройки индивидуального жизненного опыта.

Таким образом, кора больших полушарий формирует адекватные стимулы для доминанты, запускает соответствующие доминанты по поводу этих стимулов и обеспечивает взаимодействие и переключение доминант. Такие свойства в наибольшей мере присущи высшим ассоциативным корковым полям. Следовательно, синтез механизмов

доминанты с механизмами образования условного рефлекса необходим и достаточен для организации целенаправленного поведения (П. В. Симонов, 1983). Доминанта обеспечивает его активный творческий характер, а упроченный специализированный условный рефлекс — его адаптивный характер, т. е. точное соответствие поведения объективной реальности.

3.17.2. Высшие интегративные системы мозга

Наряду со специфическими и неспецифическими системами в самостоятельную категорию выделяют *ассоциативные таламокортикальные системы*. Применительно к высшим млекопитающим это своеобразные структуры, не принадлежащие к какой-либо одной сенсорной системе, но получающие информацию от нескольких сенсорных систем. Ассоциативные ядра таламуса относятся к «внутренним ядрам», афферентные входы к которым идут не от сенсорных специфических путей, а от их переключаемых образований. В свою очередь, эти ядра проецируются на ограниченные корковые территории, именуемые *ассоциативными полями*.

Согласно анатомическим данным, различают две ассоциативные системы: *таламопариетальную* и *таламофронтальную*. Среди таламических ядер, проецирующихся на теменную кору, по многообразию связей и особенностям нейронной активности особое место занимает комплекс *заднее латеральное ядро — подушка зрительного бугра*. Сама теменная кора является местом широкой гетеросенсорной конвергенции по путям от специфических, ассоциативных и неспецифических ядер таламуса, а также по волокнам от сенсорных корковых зон и симметричной коры противоположного полушария.

Таламопариетальная ассоциативная система представляет собой: 1) центральный аппарат первичного одновременного анализа и синтеза обстановочной афферентации и запуска механизмов ориентационных движений глаз и туловища; 2) один из центральных аппаратов «схемы тела» и сенсорного контроля текущей двигательной активности; 3) важнейший аппарат предпусковой интеграции, участвующий в формировании целостных полимодальных образов (А.С. Батуев, 1981).

Таламофронтальная ассоциативная система представлена *медиадорсальным ядром таламуса*, проецирующимся на лобную долю больших полушарий. Последнюю, имеющую множество нисходящих связей, рассматривают в качестве коркового модулятора лимбической системы. Основная функция таламофронтальной системы состоит в программировании целенаправленных поведенческих актов на основе доминирующей мотивации и прошлого жизненного опыта.

В качестве основных механизмов работы ассоциативных систем определяют следующие.

1. *Механизм мультисенсорной конвергенции* — к ассоциативным полям коры конвергируют афферентные послышки, несущие информацию о биологической значимости того или иного сигнала. Разделенные афферентные влияния вступают в интеграцию на корти-

кальном уровне для формирования программы целенаправленного поведенческого акта.

2. *Механизм пластических перестроек при гетеромодальных сенсорных воздействиях*, которые проявляются либо в избирательном привыкании, либо в сенситизации, либо в формировании ответов экстраполяционного типа. Доминирующая мотивация определяет спектр конвергирующих модальностей и характер их корковой интеграции.

3. *Механизм краткосрочного хранения следов интеграции*, заключающийся в длительной внутрикоровой или таламокорковой реверберации импульсных потоков.

3.17.3. Эволюция ассоциативных систем

Развитие современных млекопитающих шло параллельными рядами и хотя общий план конструкции мозга сохранился, таламокортикальные системы претерпели наиболее существенные морфофункциональные перестройки. Рассматривая степень развития ассоциативных систем как показатель филогенетического статуса вида, можно выделить три основных уровня их эволюции (рис. 3.34).

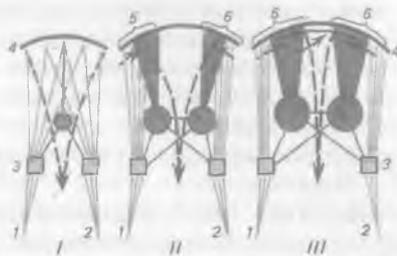
Мозг *насекомоядных* рассматривают как предшественник с его дальнейшим усложнением в параллельных рядах эволюции грызунов, хищных и приматов. У насекомоядных выделена примитивная ассоциативная таламокортикальная система, которая хотя и участвует в процессах сенсомоторного синтеза, т. е. непосредственной сенсорной активации выходных элементов коры, но не способна к формированию более сложных актов сенсорной интеграции модально специфических влияний, предшествующих запуску выходных корковых нейронов. У грызунов, мозг которых близок к насекомоядным, слабая выраженность морфологической дифференциации и функциональной специализации полисенсорных структур определяет несовершенство интегративной деятельности мозга.

У *хищных* впервые появляются в коре больших полушарий развитые и относительно автономные лобные и теменные ассоциативные поля и соответствующие структуры таламуса. Характерны структурные и функциональные различия ассоциативных систем как от других мозговых структур, так и между собой. Таламопариетальная система — следствие усложнения конструкции и связей зрительной сенсорной системы — участвует в сложных актах пространственной ориентировки и обеспечивает текущий сенсорной фон для выполнения целенаправленных поведенческих актов. Таламофронтальная система включается в своей значительной части в корковый отдел скелетно-мышечной сенсорной системы с одновременной проекцией на нее лимбических структур. Она участвует в организации программ целостных двигательных актов. В пределах отряда хищных лобные поля неокортекса усложняются, увеличиваются их размеры и роль в поведении, требующем мобилизации механизмов кратко- и долгосрочной памяти.

Перекрытие с зонами выхода эфферентных кортикальных трактов, достаточная роль докоркового уровня интеграции, преоблада-

Рис. 3.34. Эволюционное созревание интегративных аппаратов мозга у насекомоядных (I), хищных (II) и приматов (III)

Выделены лишь две специфические сенсорные системы — зрительная (1) и соматическая (2); 3 — таламус, 4 — кора, 5, 6 — таламофронтальная и таламопарietальная ассоциативные системы больших полушарий; желтыми линиями обозначены проекционные пути зрительной и соматической сенсорных систем; красным цветом — ассоциативные системы; черными сплошными стрелками — кортико-кортикальные связи, пунктирными коричневыми — эфферентные корковые проекции (преимущественно пирамидный тракт)



ние в каждой ассоциативной системе какого-либо одного из сенсорных входов не способствуют достижению полной гетеросенсорной интеграции.

У приматов ассоциативные структуры таламуса с их обширной и дифференцированной проекцией в лобные и теменные области коры образуют целостную интегративную систему больших полушарий. Это достигается прежде всего с помощью развитых кортико-кортикальных ассоциативных связей. Благодаря компактной системе миелинизированных пучков волокон возрастает роль кортикального уровня взаимодействия специфических сенсорных зон с ассоциативными полями. Последние характеризуются тонкой дифференциацией с формированием из нейронных элементов целостных структурно-функциональных ансамблей (модулей).

Функциональная значимость ассоциативных систем приматов расширяется и уточняется по сравнению с хищными. Утрачивается преобладание какого-либо одного сенсорного входа, а следовательно, расширяются возможности их интеграции. Возникает топографическая разнесенность ассоциативных полей от собственно эфферентных корковых формаций, что снижает удельное значение сенсомоторной интеграции и расширяет роль коры в осуществлении межсенсорного афферентного синтеза. Возникает все большая взаимозависимость ассоциативных систем в работе целостной интегративной системы больших полушарий, прежде всего в обеспечении процессов краткой и долгосрочной памяти и формировании вероятностных программ поведения на основе доминирующей мотивации.

3.17.4. Эволюция интегративной деятельности мозга

После оценки уровня совершенствования высшей нервной деятельности и для создания представления о путях ее прогрессивного развития нужны соответствующие тесты. С помощью объективного подхода они должны оценить основные проявления высшей нервной деятельности: аналитико-синтетические способности мозга и способность к формированию поведенческих программ. Эти функции мозга зависят от уровня организации его ассоциативных систем.

Одним из тестов может служить рекомендованный И. П. Павловым *условный рефлекс на комплексный разномодальный раздражитель*, заключающийся, например, в одновременном предъявлении светового и звукового сигналов. При этом истинный интермодальный синтез, способный выступать в качестве самостоятельного условного сигнала, формируется лишь при устойчивом и полном угашении и дифференцировании компонентов их комплекса.

Насекомоядные (ежи) и грызуны (крысы, кролики) не способны выработать такой условный рефлекс, каждый сигнал в отдельности — компоненты и комплекс — сохраняет свое пусковое значение. Длительная тренировка приводит к невротическим расстройствам условно-рефлекторной деятельности.

Хищные (кошки, собаки) справляются с аналогичной экспериментальной задачей относительно быстро и с помощью регулярной тренировки достигают дифференцирования компонентов от комплекса. Следовательно, хищные обладают способностью к интеграции разномодальных сигналов в целостный образ.

Для приматов (низшие обезьяны) выработка условных рефлексов на комплекс представляет собой легкую задачу, ибо в процессе применения комплексного раздражителя компоненты самопроизвольно утрачивают сигнальное значение и сформированные условно-рефлекторные связи сохраняются месяцами без дополнительной тренировки. Это свидетельствует о более высоком уровне аналитико-синтетической деятельности обезьян в сравнении с хищными.

Другой важной стороной интегративной функции мозга является степень развития процессов памяти и основанное на них *свойство прогнозирования предстоящего поведения*. Прогностическая функция мозга до сих пор мало изучена, и наши знания пока ограничиваются лишь общими схемами. Одна из них — это схема функциональной системы поведенческого акта, разработанная П. К. Анохиным (1968). Согласно этой схеме, мозг животных способен к формированию не только конкретных поведенческих программ, но даже физико-химических параметров предстоящего результата их выполнения. В этой схеме допускается существование только жесткого программирования.

Однако в естественных условиях существования любая поведенческая адаптация относительна и имеет вероятностный характер. Поэтому применительно к биологическим условиям обитания животных в постоянно изменчивой внешней среде имеет место и вероятностное прогнозирование, а значит, адаптивность поведенческих программ определяется степенью их избыточности и подвижности.

У животных изучали поведение в стационарных случайных средах: на условный сигнал животное должно было направляться к одной из двух кормушек, причем чаще всего к той, где наиболее вероятно получало подкрепление.

Насекомоядные и грызуны совершенно не способны справиться с такой задачей, их поведенческие программы обладают низкой лабильностью и характеризуются автоматизмом и стереотипией.

Хищные способны к формированию предпочтения той кормушки,

вероятность пищевого подкрепления из которой наиболее высока, при этом поведение животных меняется в соответствии с изменением вероятности подкрепления. Повреждение лобных отделов неокортекса лишает животное способности к вероятностному прогнозированию.

Приматы легко справляются с задачами на вероятностное прогнозирование, однако после повреждений в лобной ассоциативной коре лишаются этой способности. Их поведение приобретает однообразный стереотипный характер.

Очевидно, способность использования предыдущего опыта, записанного в долгосрочной памяти для прогнозирования поведения в стационарных случайных средах, претерпевает существенные эволюционные преобразования, которые определяются степенью развития ассоциативных систем мозга.

3.17.5. Онтогенез ассоциативных систем мозга

Динамика формирования ассоциативных систем носит *гетерохронный характер*. Последнее обусловлено включением отдельных звеньев этих систем в обеспечение разных поведенческих актов, последовательность созревания которых определяется их необходимостью для выполнения жизненно важных функций новорожденного животного.

Согласно концепции системогенеза (П. К. Анохин, 1968), неравномерность созревания нервных элементов и связей между ними объясняется их вовлечением в структуру различных функциональных систем. Гетерохронность их созревания определяется значимостью для выживания организма особенно в критические периоды жизни, когда новорожденное животное вступает в непосредственное соприкосновение с окружающей средой.

Анатомически и функционально первыми созревают те рефлекторные механизмы, которые обеспечивают выживание на начальных этапах индивидуального развития. В ассоциативных ядрах таламуса обнаружены их проекции на кору больших полушарий уже у новорожденных животных. Однако окончательное созревание ассоциативных систем происходит в течение длительного времени (у хищных — к 3-му месяцу жизни). В этот период у животных впервые обнаруживают способность к выработке условного рефлекса на одновременный комплекс.

Затем наступает период бурной дифференциации мозговых структур и возникновение между ними двусторонних связей диффузного характера. Формируется та *структурно-функциональная матрица*, которая служит основой для дальнейшего развертывания процессов координации и выделения локальных функциональных структур. Принцип развития — от диффузного неспецифического к локальному специфическому — общебиологическая закономерность, которой подчиняется динамика развития ассоциативных систем мозга.

Наконец, последний этап связан с процессом формирования тормозных координационных механизмов в самой коре и в глубоких

структурах. Появление таких механизмов обеспечивает тонкую специализацию ассоциативных систем мозга и формирование сложных форм аналитико-синтетической деятельности и вероятностного прогнозирования.

3.18. Функциональная структура поведенческого акта

Программирующая деятельность мозга. Наиболее важным звеном в системе адаптивных свойств организма и динамике эволюционных преобразований поведения является способность к формированию планов, программ поведения.

Сам по себе условный рефлекс есть не что иное, как экстраполяция прошлого опыта с учетом настоящей ситуации на предстоящее будущее. При всем этом процессы и механизмы формирования поведенческих программ еще окончательно не изучены.

Важно иметь в виду вероятностный характер любой поведенческой программы. Степень вероятности ее зависит не только от внешних факторов, но и от внутренней биологической потребности, преобладающей в данный момент. Моделирование потребного будущего — высшее отражение активности мозга, который сталкивается с динамически переменчивой ситуацией, ставящей его перед необходимостью выработки свойств вероятностного прогнозирования.

Программа поведенческого акта — это модель того, что произойдет с организмом в будущем; ее можно рассматривать как формирование логики, алгоритма, функциональной структуры предстоящего поведенческого акта. Такая функциональная структура опирается на прошлый жизненный опыт, записанный в долговременной памяти, и актуальное настоящее, куда входит не только изменчивая окружающая среда, но и сам организм с его потребностями. В результате планируется будущий поведенческий акт, в котором организм должен с той или иной вероятностью предвидеть возможные изменения в изменчивой среде.

Следовательно, в основе вероятностного прогнозирования лежит предвосхищение будущего, основанного на структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации. Способность к вероятностному прогнозированию есть результат биологической эволюции в вероятностно организованной среде. С расширением среды обитания и рецептивных возможностей животного неопределенность окружающей среды возрастает в динамике эволюции и в индивидуальном развитии, что обеспечивает шансы особи на выживание.

3.18.1. Основные поведенческие доминанты

Любая поведенческая программа строится на трех основных детерминантах: доминирующей мотивации, прошлом жизненном опыте (долговременная память) и оценке текущей ситуации.

Доминирующая мотивация. В основе жизненного опыта лежит определенная биологическая, а для человека прежде всего социальная *потребность*. Вызвав избирательную активацию определенных мозговых аппаратов, она приводит к созданию *доминирующей мотивации*. В каждый момент времени доминирующей становится та биологическая мотивация, в основе которой лежит наиболее важная потребность. Доминирующая мотивация как первичный системообразующий фактор определяет все последующие этапы мозговой деятельности по формированию поведенческих программ. Специфика мотиваций определяет характер и «химический статус» внутрицентральной интеграции и набор вовлекаемых мозговых аппаратов. В качестве полезного результата определенного поведенческого акта выступает удовлетворение потребности, т. е. снижение уровня мотивации.

Прошлый опыт, долговременная память. Широкий репертуар готовых функциональных элементов, навыков, которые либо предопределены генетически, либо сформированы в индивидуальной жизни, т. е. приобрели автоматизированный характер, является фундаментом для построения сложных поведенческих программ.

Поведенческую программу можно рассматривать как систему интрацентральных условных рефлексов, представляющих собой комплекс временных связей между хранящимися в памяти относительно жесткими сенсомоторными синтезами.

Доминирующая мотивация извлекает из долговременной памяти эти готовые элементы, которые в определенных условиях могут оказаться достаточными для достижения приспособительного эффекта. Последнее возможно при стабильной неальтернативной окружающей ситуации, которая в данный момент времени обнаруживает свои жесткие связи и отношения.

Естественный отбор разделит целый ряд готовых поведенческих реакций на конкретные, регулярно повторяющиеся жизненные ситуации, которые при возникновении определенной биологической мотивации реализуются в поведении, не требующем предваряющего программирования (инстинкты, стереотипные навыки и пр.). Таким путем естественный отбор обеспечивает организму оптимальные условия встречи с жизненно важными факторами вероятностно организованной среды. Эта закономерность совершенствуется не только в динамике филогенеза, но и на ранних этапах индивидуального развития. В этот период мозг обладает чрезвычайно высокой запечатлеваемостью к биологически значимым факторам среды. Последнее обеспечивает набор жестких поведенческих навыков, которые сохраняются в памяти взрослого организма и включаются в структуру более сложных поведенческих актов.

Оценка текущей ситуации. Для адекватного программирования поведения организму необходимо: 1) оценить собственную схему тела, вписанного в окружающую среду; 2) извлечь биологически полезную информацию из этой среды; 3) описать структуру среды

как закон связей между ее наиболее существенными переменными; 4) определить ведущее кинематическое звено для выполнения предстоящего двигательного акта.

Доминирующая мотивация превращает реальную среду в актуальную. Активная природа процесса восприятия осуществляется в пределах целостной сенсорной функции мозга и состоит из двух операций: обнаружения и кодирования, распознавания и декодирования. Высший уровень сенсорной интеграции завершается формированием образа среды, оценкой взаимоотношений между биологически значимыми признаками, т. е. формированием структуры среды, логики ее построения, конструкции и закономерностей ее изменений. Животные могут выполнять поведенческий акт в новой обстановке, оперируя эмпирически усвоенными законами, лежащими в основе структуры среды. Это свойство, определяющее элементарную рассудочную деятельность животных, развивается в эволюции и достигает наивысшего совершенства у высших приматов и человека.

Организм стремится к оптимальной вероятности встречи с биологическими значимыми предметами и явлениями окружающего мира. Организм извлекает информацию, т. е. упорядоченность для формирования логики своего поведения. Во всех этих процессах существенная роль отводится *краткосрочной памяти*, которая необходима для удержания следового образа окружающей среды и программы предстоящего поведенческого акта вплоть до его полной реализации.

3.18.2. Ассоциативные системы мозга и структура поведения

Систему операций, лежащих в основе функциональной структуры поведенческого акта, невозможно локализовать в определенных анатомических субстратах мозга. Наоборот, важно оценить степень участия различных мозговых аппаратов в целостной мозговой функции.

Существует ряд условий, на которых ту или иную мозговую систему можно рассматривать как полноправного участника программирующей функции мозга. Эти условия следующие. Мозговая система должна получить информацию о доминирующей в данный момент мотивации, о репертуаре навыков в долгосрочной памяти, о факторах внешней среды и схеме тела. Кроме того, мозговая система должна обладать внутренними свойствами к фиксации следовых процессов в краткосрочной памяти и организации селективного внимания. Наконец, эти системы должны обладать предпосылками для координированного управления остальными аппаратами мозга.

Этим условиям отвечают ассоциативные таламокортикальные системы мозга. Таламопариетальная система на основе доминирующей

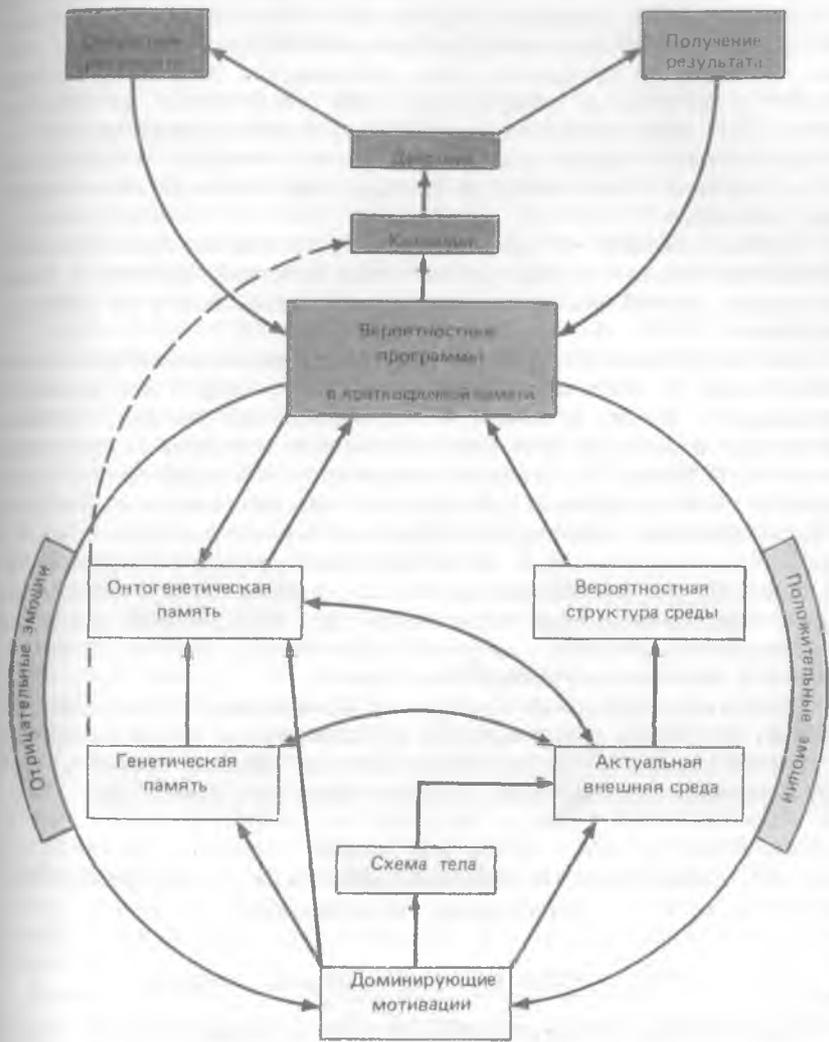


Рис. 3.35. Функциональная структура целенаправленного поведенческого акта
 Сплошными стрелками обозначены взаимоотношения между блоками, пунктирными — пути безусловных и условных автоматизированных рефлексов

мотивации обеспечивает селективное внимание к сигнально значимым факторам окружающего пространства и ведущего кинематического звена схемы тела, а также участвует в механизмах управления позой. Таламофронтальная система обладает механизмами для ее участия в вероятностном прогнозировании и завершает организацию программы целенаправленного действия согласно доминирующей мо-

тивации, прошлому жизненному опыту и наличной окружающей ситуации.

Вероятностные программы формируют *команды*, т. е. актуализируют в строго временной зависимости набор поведенческих тактик (блоков), в результате чего совершается действие, которое может привести к получению или отсутствию результата (рис. 3.35). Достижение последнего результата сопровождается переводом данной программы в долгосрочную память, а эффективность действия оценивается по степени выраженности положительных эмоций.

Система эмоций — единственная организация, способная осуществлять оценку степени соответствия действий организма доминирующей мотивации и прогнозируемой вероятности ее удовлетворения.

При отсутствии ожидаемого результата включаются различные механизмы: 1) сохранения программы в краткосрочной памяти и повторение того же действия; 2) отрицательных эмоций, сигнализирующих о неуспехе действия, что может привести к изменению самой мотивации; 3) стойкой мотивации, побуждающей к перестройке самой программы действия, т. е. выдвижению новых гипотез и формированию новой функциональной структуры. Если организм находится в стационарной среде, динамика изменений которой стабильна и регулярно повторяется, то можно допустить существование более простых мозговых механизмов типа безусловных рефлексов или автоматизированных условных рефлексов, которые выполняются системой жестких внутримозговых связей.

Адаптивное поведение в постоянно меняющейся случайной среде требует выработки способностей к вероятностному прогнозированию и соответствующих пластических мозговых систем, коими и являются эволюционно молодые ассоциативные системы мозга.

3.19. Особенности высшей нервной (психической) деятельности человека

3.19.1. Физиологические основы психики

При изучении психической деятельности человека И. П. Павлов большое значение придавал пониманию ее физиологических основ и закономерностей. Предложенный им объективный метод условных рефлексов рассматривали как важнейший инструмент, с помощью которого создавался фундамент психологического знания.

Психические процессы теснейшим образом связаны с физиологическими явлениями, но не сводимы к ним. В основе психических явлений лежат не элементарные процессы возбуждения и торможения, а системные процессы, объединяющие отдельные физиологические проявления в интегрированное целое. Принцип доминанты А. А. Ухтомского объясняет, как из множества отдельных рефлекторных актов складывается единство.

Понятие об *интегральном образе* как продукте пережитых доминант, т. е. как субъективном отражении объективного взаимоотношения организма со средой, сыграло принципиальную роль в решении проблемы соотношения психического и физиологического.

Важный шаг в ее развитии был сделан П. К. Анохиным в его концепции функциональных систем, где система, в которой участвуют физиологические процессы, является внутренним отражением внешней среды. Системные процессы поведенческого акта — это информационные процессы, для которых физиологические процессы выступают как материальный носитель. В этом смысле психический образ и его нейродинамический эквивалент не только одновременные явления, но они составляют нераздельную целостность.

Теория отражения представляет психику как свойство высокоорганизованной материи отражать своими состояниями независимо от них существующую действительность. Психическое закономерно возникает на определенной ступени развития жизни, т. е. усложняющиеся условия ставят организм перед необходимостью отражения объективной действительности в виде ощущений и восприятий, ведущих к ее осознанию. Противоположность между субъективным и объективным не изначальна, не абсолютна, она порождается развитием определенных форм отражения.

Учение о доминанте А. А. Ухтомского позволяет ответить на основной вопрос: что превращает сумму отдельных реакций в целенаправленные поведенческие акты с новыми, ранее неизвестными свойствами? Это один из нейрофизиологических механизмов психической деятельности — не только внешней, предметно развернутой, но и внутренней. Психические состояния и процессы «опредмечиваются» как интегральные образы, в основе которых лежат корковые доминанты. Последние то активно действуют в поле сознания, то переходят в сферу неосознанного, где сохраняются в скрытой форме как следы прошлой деятельности. Такие доминанты могут либо поочередно «выплывать» в поле ясного внимания, либо вступать в конфликт, и тогда душевная жизнь будет борьбой вытесняющих друг друга «несогласных» доминант.

Всякое понятие и представление, всякое индивидуальное психическое содержание есть след о пережитой некогда доминанте. Этот след, а иногда и вся доминанта в полном ее выражении вплоть до эмоциональных состояний и вегетативных сдвигов могут воспроизводиться адекватным сигналом. Указанные явления лежат в основе механизмов воспоминания и мышления.

А. А. Ухтомский боролся с биологизацией социальных проблем и указывал, что понятие «среда» содержит в себе некий общественный момент: род, вид, общество и индивид должны соотносить свою деятельность с интересами этого общества. Человек — продукт общества, и сущность его поведения должна быть понята как результат сочетания накопленного опыта поколений, знаний, традиций, усвоенных данным индивидом, и его личных

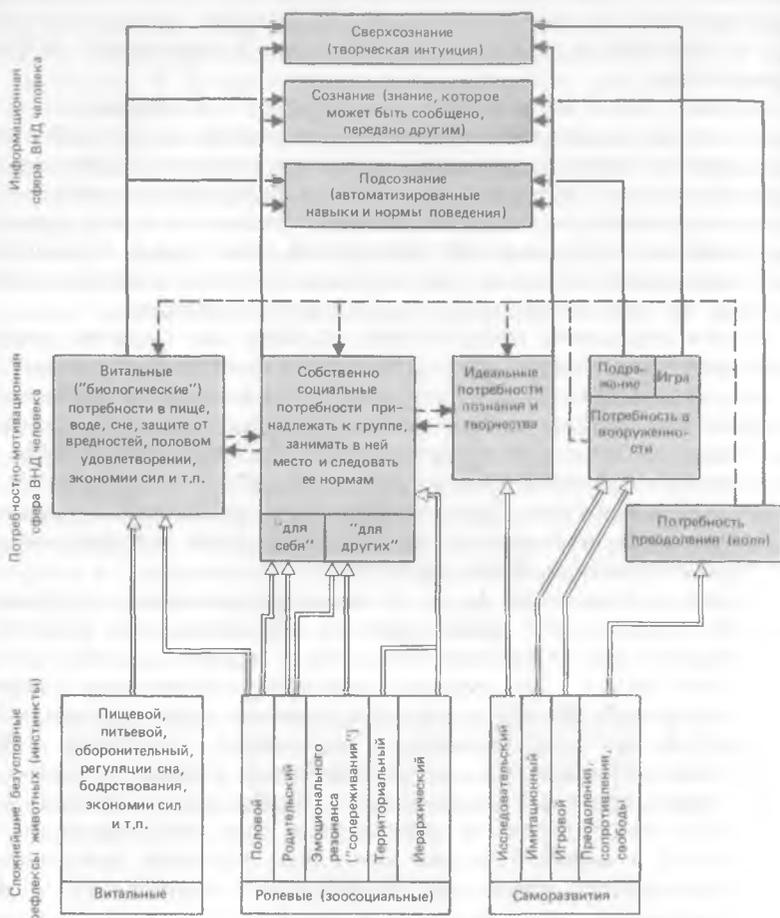


Рис. 3.36. Сопоставление сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов) высших животных с потребностями человека

способностей и особенностей. С одной стороны, сознание осуществляет свою деятельность на основе корковых доминант, с другой — оно само стремится воспитать такие доминанты, которые бы содействовали успешному преобразованию характера и направленности действий.

Это означает, что даже механизмы гомеостаза не могут быть полностью лишь физиологическими. Гомеостаз у человека вышел за пределы границ индивида и стал определять отношения между людьми. Поэтому механизм гомеостаза полностью не раскрывает направленность реакции организма на сближение с раздражителями внешней среды, на его приспособление к действующим факторам

среды. Доминанта как нарушение равновесия между центрами, с ее выраженной экспансией и нацеленностью, ведет к обогащению организма новыми возможностями.

Поэтому предложена (П. В. Симонов, 1987) классификация *человеческих потребностей* трех основных, независимых по происхождению групп: *витальных, социальных и идеальных* потребностей сохранения и развития, а в группе социальных — потребности «для себя» (*правд*) и «для других» (*обязанности*). Любая из перечисленных выше потребностей может быть удовлетворена при наличии дополнительных потребностей: вооруженности средствами, знаниями, умениями в преодолении препятствий на пути к цели, обычно именуемая *волей* (рис. 3.36).

Сфера потребностей человека является основой для создания информационной сферы, ядром которой выступает сознание.

3.19.2. Сознание и неосознаваемое

Специфически человеческая форма отражения действительности представлена *сознанием*, т. е. таким знанием, которое с помощью слов, математических символов, образов художественных произведений может быть передано другим людям и другим поколениям в виде памятников культуры.

В самостоятельную группу явлений выделяют *неосознаваемые психические явления*, куда входит все то, что либо было познанным, либо при определенных условиях может стать осознанным. В мозгу допускают существование чувствительного механизма, реагирующего на очень слабые, но психологически весьма значимые для данной личности раздражители. Сам этот механизм не обеспечивает осознания эмоционально значимого раздражителя, но его активация приводит к биоэлектрическим, вегетативным и психическим сдвигам. Такой механизм получил название *психологической защиты*.

3.20. Функциональная межполушарная асимметрия

После открытия в левом полушарии *моторного центра речи* (*центр Брока*) и *сенсорного центра речи* (*центр Вернике*) это полушарие стали рассматривать доминирующим в отношении речевой функции и мышления. Под влиянием наблюдений Р. Сперри и сотрудников за больными людьми с перерезкой комиссур переднего мозга («расщепленный мозг») стала складываться концепция о *частичном доминировании полушарий мозга человека*. Согласно этой концепции, *левое полушарие специализируется на вербально-символических функциях, правое — на пространственно-синтетических*. Ниже показаны различия между полушариями при зрительном восприятии.

Левое полушарие

Правое полушарие

Лучше узнаются стимулы

Вербальные
Легко различимые
Знакомые

Невербальные
Трудно различимые
Незнакомые

Лучше решаются задачи

Оценка временных отношений
Установление сходства
Установление идентичности стимулов по названиям
Переход к вербальному кодированию

Оценка пространственных отношений
Установление различий
Установление физической идентичности стимулов
Зрительно-пространственный анализ

Особенности процессов восприятия

Аналитическое восприятие
Последовательное восприятие
Абстрактное, обобщенное, инвариантное узнавание

Целостное восприятие (гештальт)
Одновременное восприятие
Конкретное узнавание

Предполагаемые морфофизиологические различия

Фокусированное представительство элементарных функций

Диффузное представительство

Из анализа приведенных данных следует существование пяти основных различий полушарного доминирования у человека: вербально-невербальное, время — пространство, анализ — синтез, последовательное — одновременное восприятие, абстрактное и конкретное восприятие.

Выделяют несколько видов функциональных асимметрий. Неодинаковость двигательной активности рук, ног, лица, половин тела, управляемой каждым полушарием мозга, называется *моторной асимметрией*. Неравнозначность восприятия каждым из полушарий объектов, расположенных слева и справа от средней плоскости тела, именуется *сенсорной асимметрией*. Специализация полушарий мозга в отношении различных форм психической деятельности обозначается как *психическая асимметрия*.

Так, человек с превалированием левополушарных функций тяготеет к теории, имеет большой словарный запас и активно им пользуется, ему присуща двигательная активность, целеустремленность, способность прогнозировать события. «Правополушарный» человек тяготеет к конкретным видам деятельности, он медлителен и неразговорчив, но наделен способностью тонко чувствовать и переживать, он склонен к созерцательности и воспоминаниям.

Совокупность индивидуальных особенностей психики и поведения человека составляет *тип высшей нервной деятельности*, или *тем-*

перамент человека. Он складывается из общих свойств нервной системы, которые характеризуются экстра-интраверсией, эмоциональной стабильностью — невротизмом, и подвижностью или инертностью нервных процессов.

И. П. Павлов выделял два типа высшей нервной деятельности человека, которые сейчас могут рассматриваться с позиции межполушарной асимметрии. *Мыслительный тип* с преобладанием второй (речевой) сигнальной системы — преимущественно левополушарный, и *художественный тип* с преобладанием первой сигнальной системы конкретных образов — преимущественно правополушарный человек. В последнее время получает признание концепция о взаимодополняющем сотрудничестве двух полушарий и преимуществе отдельного полушария лишь в определенные стадии той или иной нервно-психической деятельности, а не всей функции в целом (Э. А. Костандов, 1983). Правое полушарие быстрее, чем левое, обрабатывает поступающую информацию, зрительно-пространственный анализ стимулов в правом полушарии передается в левое полушарие (в моторный «центр речи»), где происходит окончательный, высший семантический анализ и осознание раздражения.

Согласно концепции В. Л. Бианки, в процессе обучения правое полушарие работает по принципу дедукции, т. е. сначала осуществляет синтез, а затем анализ; левое же полушарие функционирует по принципу индукции, сначала анализируя раздражители, а затем синтезируя их.

В эволюции человека речь первоначально лишь использовала, а затем развила и качественно преобразовала уже имеющуюся у животных функциональную межполушарную асимметрию.

3.21. Формирование высшей нервной деятельности ребенка

Современные представления о нервных механизмах поведенческих и психических процессов строятся на признании *определяющей роли ассоциативных систем мозга*. Эти образования мозга участвуют в выполнении многих высших корковых функций: программировании целенаправленных движений и действий, многих интеллектуальных операциях, познавательных процессах, организации системы речевого высказывания, наглядных пространственных и символических синтезов, формировании кратковременной пространственной и речевой памяти.

Формирование высшей нервной деятельности ребенка тесно связано с динамикой созревания ассоциативных корковых структур. Ребенок в общении со взрослыми усваивает определенные знания, приобретает новые формы отношений к внешнему миру. Все это строится на основе создания новых функциональных связей, которые позволяют овладеть новыми формами восприятия и запоминания, видами мышления, способами организации движения. Их структурной основой выступают *лобные и нижнетеменные области коры*,



Рис. 3.37. Топографическое расположение моторного (зона Брока) (I), слухового (зона Вернике) (II) и зрительного (III) центров речи левого полушария мозга человека

которые в онтогенезе человека увеличиваются по площади в 9 раз и у взрослого занимают около $\frac{2}{3}$ всей поверхности новой коры. Кроме того, у человека в онтогенезе развиваются специфические человеческие корковые формации, которые имеют специальное отношение к анализу и синтезу раздражений, связанных с разными сторонами речевой деятельности (речедвигательной, речеслуховой, речезрительной) (рис. 3.37).

Установлено, что в течение первого года жизни ребенка количество условных рефлексов на непосредственные раздражители постепенно увеличивается. Вначале формируются только вегетативные условные рефлексы, затем двигательные и, наконец, появляются речедвигательные. Наличие последних не свидетельствует еще о появлении словесного мышления, так как нет еще отвлечения и обобщения при помощи слов.

Исходно слово выступает как слабый компонент комплексного раздражителя и имеет второстепенное значение. Однако постепенно при условии частого повторения слово как наиболее постоянный компонент комплекса приобретает значение сильного компонента и, наконец, *самостоятельного сигнала*, хотя к концу первого года жизни ребенка первые воспринимаемые им слова — это просто звуковые обозначения определенных предметов и лиц. Позже, в следующем возрастном периоде, происходит превращение слова в *абстрактный сигнал*, обозначающий совокупность предметов.

На *втором году жизни* возникают образы отдельных предметов. В результате действия ребенка с предметами они вычлениаются из обобщенного недифференцированного мира. Формирование речевых реакций невозможно без звукового словесного подражания. При этом особую роль играет установление связи (ассоциации) слова с видами предмета, его осязанием и другими признаками. Различают понимание речи (сенсорная речь) и ее воспроизведение (моторная речь). Вначале возникает понимание речи, затем оба эти процесса теснейшим образом увязываются.

Развитие обобщающей функции слова проходит через следующие основные этапы (Н. И. Касаткин).

I степень интеграции — слово замещает чувственный образ определенного предмета, т. е. оно является эквивалентом одного

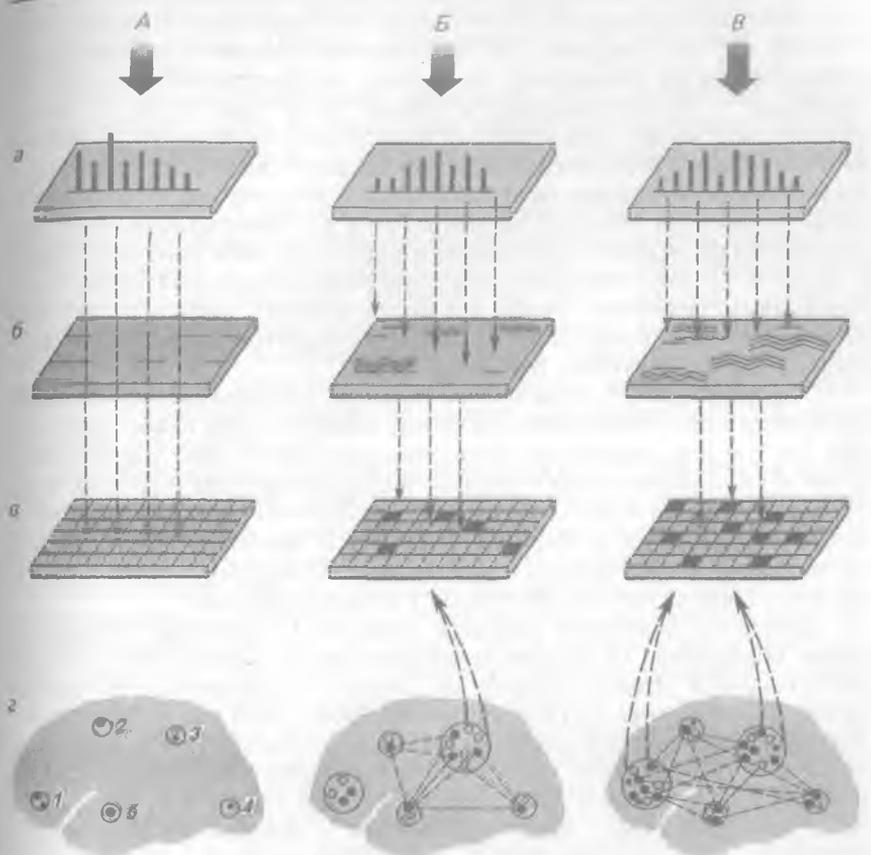


Рис. 3.38. Формирование механизмов восприятия слова у детей в процессе развития. А — новорожденные; Б — в возрасте 3—10 месяцев; В — в возрасте 2—3 лет:

а — уровень рецептивных преобразований, б — уровень фонемного перекодирования слова, в — уровень семантического анализа слова, г — зоны мозга, участвующие в семантическом анализе слова; 1 — лобные зоны, 2 — моторные, 3 — нижнетеменные, 4 — затылочные, 5 — височные; красной стрелкой обозначено воздействие «Слова»

конкретного предмета («ляля» — только данная кукла; конец 1-го — начало 2-го года).

II степень интеграции — слово замещает несколько чувственных образов однородных предметов («ляля» относится к нескольким куклам, конец 2-го года).

III степень интеграции — слово замещает ряд чувственных образов разнородных предметов («игрушка» — это и куклы, и мячи, и кубики; не раньше 3-го года).

IV степень интеграции — в слове связан ряд обобщений предыдущих степеней (например, слово «вещь» содержит обобщение, даваемое словом «игрушка», «одежда», «еда» и др.; 5-й год жизни).

С помощью электроэнцефалографических исследований установлена динамика функционального созревания основных корковых зон у детей (Т. П. Хризман, 1977). Ведущим звеном в организации межцентральных отношений выступают ассоциативные отделы неокортекса — нижнетеменные и лобные зоны (рис. 3.38). У детей первого года жизни фокусами взаимосвязной активности являются нижнетеменные зоны, которые устанавливают связи с затылочными, височными и моторными центрами коры. У двухлетних детей фокусы взаимосвязной активности перемещаются в лобные отделы, которые вступают в синхронные взаимоотношения с другими центрами коры. У детей 4—5 лет отмечается усиление межцентральных взаимодействий нижнетеменных полей. На более поздних этапах онтогенеза (6—7 лет) вновь происходит усиление межцентральных связей лобных областей с другими отделами коры.

У годовалых детей только при опознании знакомого слова усиливаются связи нижнетеменных и височных областей коры левого полушария. На 2-м году жизни при опознании знакомого слова усиливаются связи двух ассоциативных областей — нижнетеменных и лобных тоже преимущественно левого полушария. У детей 4—5 лет при восприятии знакомого слова связи левой лобной и левой нижнетеменной зон еще более усложняются. Такая динамика отражает морфофункциональную зрелость высших интегративных систем мозга ребенка.

Начиная с 6-летнего возраста ребенок в состоянии управлять своим поведением на основе предварительной словесно-обобщенной инструкции. К этому возрасту он способен удерживать программу действий, состоящих из ряда движений. Поведение ребенка начинает в большей степени определяться степенью вероятности тех или иных событий в окружающей среде. К этому возрасту более ярко проявляются типологические особенности высшей нервной деятельности (по признакам силы, уравновешенности и подвижности процессов возбуждения и торможения). К 10—11-летнему возрасту развитие коры головного мозга приближается к уровню взрослого человека, что является важнейшим фактором формирования высших нервных и психических функций ребенка.

3.22. Мышление и речь

Мышление — сложнейший вид мозговой деятельности человека в процессе приспособления к новым условиям и решению новых жизненных задач. Процессы мышления сводятся к образованию общих представлений и понятий, а также суждений и умозаключений. Помимо словесно-логического, абстрактного существуют формы эмоционального мышления (оценка), практического или наглядно-действенного мышления.

Среди множества теорий, пытающихся *объяснить природу мышления*, наиболее распространены две: одна — рассматривает мышление как беззвучную речь, как выражение работы речевого механизма (и механизма письма), а у глухонемого — механизма жес-

тикуляции; вторая — считает мышление своеобразным чисто психическим процессом, лишенным образности и не совпадающим с внутренней речью. Полного подтверждения не получила ни одна из этих теорий.

Раскрытие действительной сложности обоих процессов: превращения мысли в речь и извлечения основного содержания (мысли) из речевого сообщения — было связано с успехами психологии и лингвистики.

По мнению Л. С. Выготского, мысль является сложнейшим обобщенным отражением действительности, направляющимся известными мотивами, т. е. это специфический процесс, сформированный в общественно-историческом развитии на базе той роли, которую играет язык в истории человечества. Поэтому мысль, которая на начальных этапах истории сама являлась конкретной развернутой деятельностью и которая лишь со временем превратилась в свернутый внутренний процесс, не может рассматриваться как изначальный «духовный» акт.

В своих онтогенетических исследованиях Л. С. Выготский писал, что на ранних этапах развития ребенка всякое препятствие, формирующее «задачу», вызывает возникновение внешних проб, в которые включается анализирующая и планирующая внешняя речь. На последующих этапах развития эта развернутая внешняя речь, включающаяся в действие и способствующая решению задачи, переходит в шепотную речь, и именно эта внутренняя речь, еще более концентрируясь, становится основой глубинного процесса, который на конечных стадиях превращается в мысль.

Восприятие речи является важнейшей стороной функционирования мозга человека. Обработка речевого сигнала проходит по законам сенсорных систем, хотя обладает специфическими особенностями, определяемыми сложной иерархической структурой речи. Речь как сигнал имеет два класса признаков: собственно физические признаки (фонемы, слоги) и информационные (просодические) признаки, состоящие в интегрировании отдельных сегментов в более крупные единицы — слова, фразы.

В физиологии речевой функции обнаруживаются основные признаки отражения внутреннего (субъективного) и внешнего (объективного) мира. Это должно включать в себя прежде всего механизм выделения существенных признаков внешних стимулов и соотношения этих признаков, которые формируют основу для обобщения. Другой составной частью механизмов речевой функции является обеспечение единства целенаправленной деятельности, сохранение задачи и интеграции замысла, лежащих в основе внутренней свернутой речи, которая является базой для реализации развернутой (*экспрессивной*) речи. Функция речи выполняется при обязательном взаимодействии этих двух механизмов: гностического и динамического.

Локальные поражения левого полушария у правой приводя к нарушению речевой функции в целом, а не к частичному выпадению какой-либо одной ее формы. Распад экспрессивной речи, связанный

с нарушением динамических схем слов, неизбежно вызывает распад единства звука и смысла и, как следствие этого, нарушение понимания речи.

Клинические исследования механизмов речепродукции и речевосприятия указывают на существенную роль как кортикальных формаций прежде всего левого полушария, так и подкорковых образований — различных структур переднего и промежуточного мозга.

Существует предположение о конвергенции механизмов, обеспечивающих раздельное восприятие и продукцию речи, которая усиливается от нижних этажей мозга к высшим, достигая максимума на элементах лобного полюса коры.

3.23. Сон, сновидения, гипноз

Особенности сна человека. В ночном сне человека различают периоды *медленного сна*, характеризующиеся медленными высокоамплитудными колебаниями ЭЭГ, и *быстрого сна*, на протяжении которого в ЭЭГ регистрируются высокочастотные низкоамплитудные колебания. Последние свойственны для активности бодрствующего человека. Поэтому быстрый сон стали именовать парадоксальным, а медленный — ортодоксальным сном. Интерес к стадии парадоксального сна обусловлен возможностью изучать психофизиологические корреляты этого состояния, которое увязывают с протеканием сновидений. Наиболее используемой классификацией стадий сна у человека является *схема Лумиса*.

Из рис. 3.39. следует, что для *спокойного бодрствования и дремоты* характерен альфа-ритм, амплитуда которого постепенно уменьшается и может вообще исчезать (стадия *A*). При внешнем раздражении наступает реакция активации, т. е. происходит смена альфа-ритма на высокочастотный бета-ритм (реакция десинхронизации). При появлении легкой сонливости (стадия *B*) возникает неустойчивая высокоамплитудная активность. Стадию *C* обычно связывают с *поверхностным сном*, когда начинают появляться низкоамплитудные медленные волны. Переход к стадии *D* и особенно *E* свидетельствует о *глубоком сне*, который сопровождается дальнейшим усилением высокоамплитудной медленной активности (дельта-ритм).

Типичная картина парадоксального сна — низкоамплитудная нерегулярная активность с непостоянными редкими группами альфа-ритма и вспышками острых пилообразных волн.

Общая картина сна детей существенно меняется с возрастом: если новорожденный бодрствует около 4 ч/сут, то к концу первого года жизни время бодрствования возрастает до 10 ч/сут. У взрослых в течение ночи отмечается 4—6 циклов быстрого сна длительностью каждый по 20 мин. Если у новорожденных общая продолжительность быстрого сна занимает около 10 ч, то у взрослых — только 1,5 ч. Однако значение быстрого сна для обеспечения продуктивного бодрствования с возрастом увеличивается. Продолжительность сна

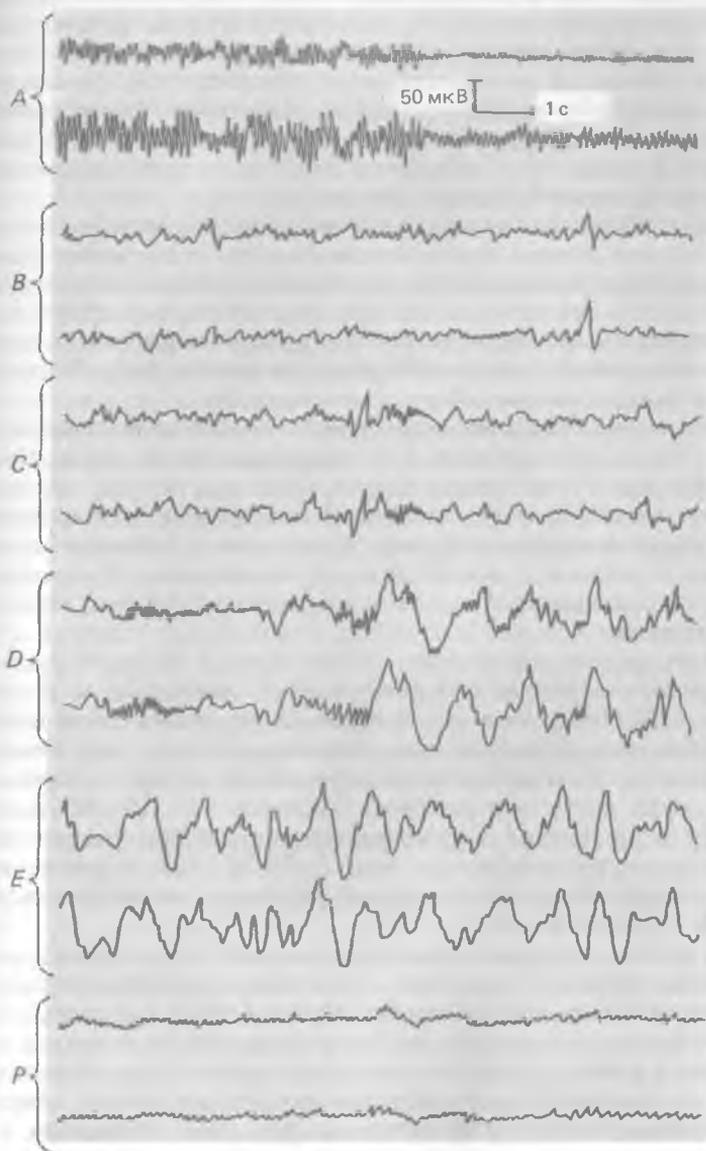


Рис. 3.39. Электроэнцефалографические стадии сна, зарегистрированные у ребенка 12 лет:

← E — обозначения соответствующих стадий по классификации Лумиса, P — парадоксальный сон

взрослых людей очень индивидуальна. У пожилых людей снижается общая длительность сна, они чаще просыпаются, периоды глубокого медленного сна сокращаются.

Медленный сон, как отмечалось выше, сопровождается снижением вегетативного тонуса, — сужаются зрачки, розовеет кожа, усиливается потоотделение, снижается слезоотделение и слюноотделение, снижается активность сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной и выделительной систем. Напротив, во время быстрого сна наступает «вегетативная буря». Для медленного сна характерны и медленные движения глаз, а в парадоксальном сне возникают быстрые глазные движения.

Своей глубиной сон человека значительно отличается от сна животных. Глубокие стадии медленного сна — чисто человеческое приобретение, «артефакт цивилизации», что связано с безопасностью ночлега и сохранностью от неожиданного нападения. Во время медленного сна могут возникать приступы снохождения (*сомнамбулизм*), с этими же стадиями связаны ночные кошмары у детей и взрослых. Быстрый же сон, как правило, сопровождается *сновидениями*.

Сновидения. Проблема сновидений — наиболее загадочная область человеческой психики. Сны преимущественно носят зрительный характер. У слепорожденных в снах отсутствуют зрительные образы и преобладают осязательные. На характер сновидений оказывает влияние профессиональная деятельность человека: музыканты чаще переживают чисто слуховые сновидения. Отмечается зависимость сновидений от уровня интеллектуальности, утомления, пола, возраста.

В целом сновидения отражают имеющиеся у личности проблемы, а материалом является конкретный опыт, накопленный в течение жизни. И. М. Сеченов называл сновидения «небывальными комбинациями бывалых впечатлений». Установлено, что нет людей, не видящих сны. Сны возникают в среднем 4—6 раз за ночь. Если пробуждение наступает в стадии быстрого сна, 70—90 % людей детально и достаточно эмоционально рассказывает о своих сновидениях, а если в медленном — лишь 7—10 %. При этом психические процессы медленного сна скорее выступают как мышление, пересказ событий прошедшего дня.

Ф. П. Майоров рассматривал сновидения как следствие растормаживания нервных следовых процессов, связанных с прошлым жизненным опытом и социально обусловленных по своему содержанию. Для понимания механизмов извлечения из памяти следов и направленного характера сновидений может быть использована теория доминанты. Скрытые корковые или подкорковые доминанты могут выступать в качестве основных факторов сновидений, а сами последние могут возникать со всеми признаками доминанты (стереотипные навязчивые сновидения).

В. М. Бехтерев при анализе диагностического значения сновидений исходил из следующей позиции: в сновидениях происходят явления, которые развиваются из того же источника, что и внутренние переживания в состоянии бодрствования. Сновидения ука-

зывают на наличие в прошлом или в настоящем определенных физиологических или психических состояний.

Нарушение сна и бодрствования. Искусственное лишение человека сна является тяжелейшим испытанием. У животных, которые погибали в результате лишения сна, обнаруживали кровоизлияния в коре больших полушарий, в стволе и спинном мозгу.

Нарушения сна очень распространены среди населения цивилизованных стран. У некоторых людей ощущение отсутствия сна может возникать даже тогда, когда он находится в глубокой стадии сна. Американские ученые исследовали людей с якобы плохим сном для выявления причин таких ложных ощущений. Оказалось, что у них нарушается ночью реальный отсчет времени, или во сне протекает активная психическая деятельность, или, наконец, имеют место качественные, а не количественные нарушения сна. Последнее зависит от дефицита глубокого медленного сна и частых ночных пробуждений. Следовательно, у части лиц действительно есть объективные основания быть неудовлетворенными своим сном. Основными причинами бессоницы считают недостаток мышечной деятельности, преклонный возраст и нарушения традиционного суточного ритма, вызванные цивилизацией.

Главную роль в нарушениях сна играют неврозы, в борьбе с которыми первое место занимает психотерапия (беседы с врачом, гипноз, аутогенная тренировка), затем физиотерапия (в частности, электросон), наконец, хемотерапия (психофармакология), заключающаяся в недифференцированном использовании снотворных средств, которые подавляют быстрый сон, сопровождающийся сновидениями.

Гипноз и внушение. Гипнотическое состояние является сноподобным состоянием с сохранением речевой связи (рапорта) гипнотика с гипнотизером. Различают *три стадии гипноза*: 1) сонливость, при которой гипнотик может противостоять словесному внушению и открыть глаза; 2) гипотаксия, легкий сон, когда он не может открыть глаза и подчиняется внушению; 3) сомнамбулизм, глубокий сон, когда гипнотик полностью подчинен гипнотизеру и характеризуется амнезией (забыванием предыдущих событий) после пробуждения.

Гипнабельность, т. е. подверженность гипнозу, степень и вид внушаемости, зависит от возраста, пола, здоровья, усталости, интеллекта, т. е. от многих индивидуальных качеств личности. Внушение под гипнозом — лишь пример из общего учения о внушении, которое свойственно каждому человеку. При внушении происходит вторжение в сознание посторонней идеи или приказа без участия воли и внимания реципиента и иногда на подсознательном уровне его психики. Этим последним внушение отличается от убеждения, которое формируется с участием сознания. В отличие от внушения извне существует еще самовнушение, при котором в сознание внедряется не только определенная мысль, но и эмоциональное ее переживание. Чистого самовнушения без воздействия на личность извне не бывает, поэтому источником процесса самовнушения всегда

является внушение, т. е. внешние факторы. Механизм гипноза остается неизвестным, а завершенной теории гипноза еще не разработано, хотя целый ряд заболеваний успешно излечивают под гипнозом.

П. В. Симонов рассматривает гипноз как специфическую разновидность бодрствования, полагая, что внушенные гипнотический сон и какие-либо действия — явления одного порядка. Действительно, ЭЭГ человека, находящегося под гипнозом, сходна с ЭЭГ человека в состоянии бодрствования; гипнотическое внушение подчиняется закономерностям условно-рефлекторной деятельности; у ряда лиц в состоянии бодрствования можно получить все эффекты гипнотического внушения.

В психологическом плане в основе гипноза лежит моральная капитуляция человека, который нескритически подчиняется приказу гипнотизера. Действительно, снижение волевых свойств личности, повышенная тревожность усиливают внушаемость. Во время гипноза высшая нервная деятельность существенно меняется. Это касается сенсорной сферы, когда можно внушить отсутствие слуха, зрения, осязания и даже боли, можно получить извращенные реакции (иллюзии), вызвать галлюцинации (восприятие несуществующих предметов и явлений или исключить из восприятия определенные предметы). Гипнотику можно внушить другой его возраст, различные эмоциональные состояния, воздействовать на интеллектуальные, моральные и этические чувства, на сферу его внимания, но нельзя изменить личность человека вопреки его социальным и индивидуальным убеждениям.

3.24. Трудовая деятельность человека-оператора

Особенности операторского труда. Современное производство оснащено значительными техническими средствами, и на человека-оператора, входящего составной частью в эту систему, ложатся задачи по контролю, управлению и регулированию целыми комплексами. В то же время он освобождается от физических нагрузок, а доля умственного труда существенно увеличивается. Оператор в такой системе становится интегральным звеном управления, поэтому его характеристики предопределяют успешность и надежность функционирования данной системы.

Ярким примером является водитель автотранспорта, который воспринимает показания различных приборов в кабине, сигналы от дороги, внешнего окружения, пешеходов. Он также воспринимает сигналы от мускулатуры собственного тела, шум двигателя и др. Основываясь на анализе этих сигналов, разделяя их на значимые и незначимые, он принимает решение относительно воздействия на органы управления автомашиной. Последняя вновь подает информацию о новом режиме движений — образуется так называемая *замкнутая система человек — машина* (рис. 3.40). Такие системы составляют большинство и в других областях человеческой деятельности.

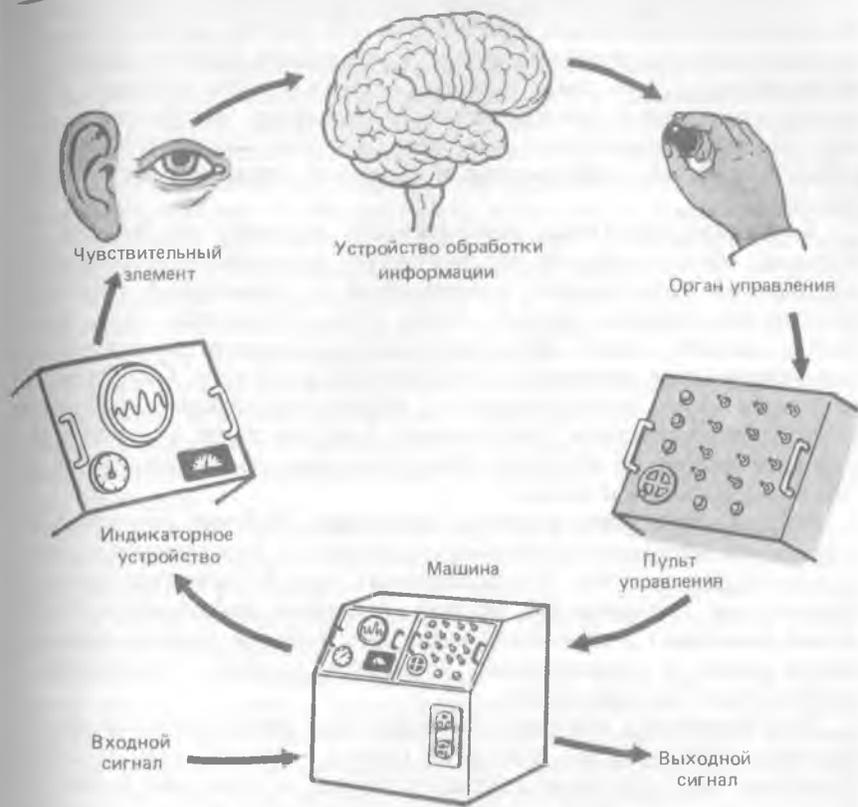


Рис. 3.40. Система человек — машина, работающая по замкнутому и открытому контуру управления

Следовательно, задача человека-оператора состоит в переработке за короткое время потока различного вида информации и быстром принятии единственно правильного решения. Такая ответственность повышает эмоционально-психическую напряженность работающего человека, а также социально-экономическую значимость его труда для общества.

Обработка информации человеком-оператором. Если человека сравнить с ЭВМ, то у него больше недостатков, чем преимуществ. Но достоинства человека оказываются решающими, особенно его способность выполнять задачи логико-индивидуальными методами, что не требует в каждом случае трудоемкого предварительного программирования. Практический опыт и полученное образование уже предполагают наличие таких программ. Человек легко ориентируется в неподвижных ситуациях, мгновенно восстанавливает в памяти предыдущие факты и методы решения проблем, ему не нужно специальное кодирование информации и трансформации ее в числовую форму.

Вместе с этим человек имеет ряд существенных ограничений, создающих значительные проблемы в его работе. Сюда относятся и ограниченность ресурсов памяти, и медленная скорость обработки информации, и, что самое главное, подверженность влиянию утомления, измененного функционального состояния, настроения и других психофизиологических факторов, которые ухудшают его способность к оценке информации и быстрому принятию правильного решения.

Диктуемая практикой необходимость отражать на дисплее все больший объем информации вынуждает изыскивать возможности расширения ассортимента размерностей и повышения плотности размещения кодовых знаков. Легче всего кодируется цвет, затем форма, яркость, размер. Звуковые сигналы оказываются наилучшими для привлечения внимания к мгновенной опасности. Слуховая информация лучше передает простое, короткое сообщение, требующее немедленного действия. Информация о последствиях тех или иных действий оператора образует обратную связь, обеспечивающую *саморегулирование системы*.

Рабочие движения человека-оператора. Рабочие движения являются компонентами деятельности человека и включаются в структуру этой деятельности. Физиологически они обеспечиваются *тремя факторами*: динамической формой мышечной деятельности (собственно движение), статической мышечной работой (поддержание рабочей позы) и координацией элементов статики и динамики в необходимых соотношениях.

Эффективность деятельности оператора зависит больше от совпадения характеристик сочетания сигнал — ответ, чем от специфических черт отдельно взятых приборов и ответных движений. Сочетание сигнал-ответ должно основываться на фундаментальных привычках, т. е. полностью согласовываться с личными и групповыми стереотипами. Рациональная организация рабочих движений создает условия для снижения утомления и повышения работоспособности, но вместе с этим требует соответствующей конструкции органов управления.

Временная структура деятельности оператора. Временная структура деятельности может быть либо свободной, ориентированной на точностные, качественные показатели, либо навязанной, когда главной становится скорость выполнения операции. Как правило, оба эти показателя присутствуют совместно, неразрывно, требуя точности реагирования и быстроты выполнения. Каждому оператору приходится работать в условиях определенной степени риска, что вызывает эмоциональную напряженность, резко возрастающую в аварийной ситуации. В этом случае временной фактор является решающим, а правильное и отчетливое ориентирование во временном режиме имеет не меньшее значение, чем точность выбора реакции. Трудовая деятельность строго нормирована по объему труда и длительности ее осуществления. Создание режимов труда и отдыха организуют с учетом периодических колебаний работоспособности человека. Особое значение это положение приобретает для организации сменного и ночного труда, где суточ-

ная периодика работоспособности становится важным фактором деятельности человека.

Индивидуальные особенности человека-оператора. Эмоциональное напряжение, вызываемое условиями труда и сложностью работы, а также сильная эмоциональная реакция, вызванная, например, аварийной ситуацией, по-разному влияют на оператора. Адекватность его поведения во многих отношениях будет определяться индивидуальными особенностями. *Состояние эмоционального стресса* может проявляться в двух формах: *возбудимой*, которая характеризуется повышенной двигательной активностью, суетливостью, излишней говорливостью и т. д., и *тормозной*, для которой характерны угнетение деятельности, замедление реакции, неспособность отвечать на различные воздействия.

Положительное влияние эмоционального стресса проявляется в мобилизации мозговой активности. Особенно отчетливо это выражено в условиях, когда необходимо прогнозировать вероятный исход своих действий и соответственно вероятность появления тех или иных сигналов.

Исследования прогностической деятельности человека в вероятностно организованной среде показывают, что существует несколько принципиально различных тактик работы, а успешность деятельности в значительной мере зависит от уровня мотивации и психофизической напряженности оператора.

Основные требования к условиям труда человека-оператора в сжатой форме сводятся к трем следующим условиям. 1. Тщательный профессиональный отбор и хорошая подготовка оператора к данному виду деятельности. 2. Детальный учет человеческого фактора при проектировании оборудования и технических систем. 3. Учет экологического фактора, связанного с социальной средой обитания человека и с непосредственными условиями труда.

3.25. Центральная регуляция движений

Все многообразие видимых форм движений животных и человека основывается на физических законах перемещения тел в инерциальном пространстве. При *классификации движений* необходимо учитывать конкретные целевые функции, которые должна выполнять двигательная система. В самой общей форме таких функций четыре: 1) поддержание определенной позы; 2) ориентация на источник внешнего сигнала для его наилучшего восприятия, а также поддержания равновесия тела; 3) перемещение тела в пространстве; 4) манипулирование (А. С. Батуев, О. П. Таиров, 1978). Иерархия уровней мозгового управления движениями также находится в зависимости от требований к структуре движения. Если подкорковый уровень связан с набором врожденных или автоматизированных программ, то корковый уровень организует спинно-мозговой моторный аппарат для выполнения произвольных и тонких движений.

3.25.1. Управление ориентационными движениями и позой

Ориентационные движения. Их система связана с ориентацией тела относительно координат внешнего пространства и с установкой сенсорных аппаратов в положение наилучшего восприятия внешнего стимула. Примером первого может служить функция поддержания равновесия, второго — движения фиксации взора.

При ориентации в пространстве относительно зрительных координат одной из основных задач является фиксация взора, которая выполняется в основном глазодвигательной системой. Изображение неподвижного или движущегося предмета фиксируется в наиболее чувствительном поле сетчатки. Точной фиксации глаз или стабильному их перемещению по определенной траектории противодействуют различные помехи: движения головы, самого зрительного объекта и изменения глазодвигательной системы. Компенсация этих помех достигается с помощью специальных рефлекторных механизмов.

Быстрые скачки глаз (*саккады*), которые служат для переноса точки фиксации, делят на произвольные и непроизвольные. *Произвольные саккады* отражают сознательно запрограммированную смену фиксаций взора в зависимости от общего плана исследовательского поведения и не зависят от характеристик объекта. *Непроизвольные саккады* участвуют в механизмах фиксации, корректируя отклонения сетчатки от нужного положения, возникающие вследствие дрейфа глаз или смещения головы. Они регулируются характеристиками зрительного объекта и сигналами от глазных мышц. Непроизвольные саккады могут служить для квантования зрительного мира, стирая остаточные следы предыдущего раздражения сетчатки. Каждый видимый объект точно локализован в пространстве по отношению к некоторому «образу тела». Простое движение (например, быстрое касание какого-либо предмета) предполагает, что при формировании команды учитываются положение цели на сетчатке, положение глаз относительно координатной системы и положение головы относительно тела.

В организации непроизвольных саккад большую роль выполняет *мозжечок*, который участвует в программировании таких быстрых движений, которые не могут регулироваться по кольцу внешней обратной связи, т. е. с помощью проприоцептивной афферентации. Однако это не исключает возможности регулирования по «внутренней» обратной связи.

Ведущую роль в управлении произвольными саккадами играет *кора больших полушарий*. Для затылочного глазодвигательного поля определяющими будут параметры зрительного сигнала, а для фронтального и теменного глазодвигательных полей — сигналы от мозжечка, связанные с выполнением «внутренней» двигательной программы. Предполагают, что глазодвигательная система вовлекается в работу не после полного описания изображения в зрительной сенсорной системе, а непосредственно по ходу обработки зрительной информации.

Координированное движение глаз и головы регулируется специальной системой рефлексов. Например, при слежении за целью повороты головы целиком определяются движением глаз, а при поиске источника звука в темноте одновременно запускается движение глаз и головы к цели. При появлении на свету неожиданного зрительного объекта вначале запускается саккадическое движение к цели и спустя некоторое время начинается поворот головы в том же направлении. Центральным звеном координированного движения глаз и головы являются верхние холмы четверохолмия и система шейных, глазных и вестибулярных рефлексов.

Управление позой. *Позу тела* можно описать как совокупность некоторых значений суставных углов, обладающих определенной ориентацией в поле тяготения. Механизмы позы распадаются на две категории: фиксацию определенных положений тела и конечностей, т. е. фиксацию движения в суставах, и ориентацию сегментов тела относительно внешних координат, т. е. поддержание равновесия. Исходная поза тела накладывает некоторые ограничения на последующее движение.

К низшим механизмам управления позой относятся спинальные рефлексы, шейные установочные рефлексы и вестибулоспинальные рефлексы (Р. Магнус, 1962). К высшим механизмам управления позой относятся механизмы формирования «схемы тела».

Термином *схема тела* обозначают систему обобщенной чувствительности собственного тела в покое и при движении, пространственных координат и взаимоотношений отдельных частей тела.

Детальное представление отдельных частей тела, вплоть до фаланг пальцев (соматотопия), характерно для соматосенсорной системы. Общая «карта» тела для каждого полушария мозга представлена в виде «гомункулуса» (рис. 3.41). Чувствительность всего тела, топографически распределенная по поверхности коры, составляет ту основу, тот исходный материал, из которого путем объединения формируются целостные функциональные блоки крупных отделов тела. Эти интегративные процессы завершаются у взрослого организма и представляют собой закодированное описание взаиморасположения частей тела, которые используются при выполнении автоматизированных стереотипных движений.

Базой для этих процессов служит анатомически закрепленная «карта» тела, поэтому они составляют лишь основу *статического образа тела*. Для его формирования необходимо соотнести эту информацию с положением тела по отношению к силе земного притяжения и взаиморасположением функциональных блоков тела в системе трех пространственных плоскостей. Вестибулярная система воспринимает перемещения всего тела вперед-назад, вправо-влево, вверх-вниз, а соответствующая информация поступает в теменные районы коры мозга, где происходит ее объединение с информацией от скелетно-мышечного аппарата и кожи (рис. 3.42). Туда же поступает импульсация от внутренних органов, которая также участвует в создании на бессознательном уровне статического образа тела.

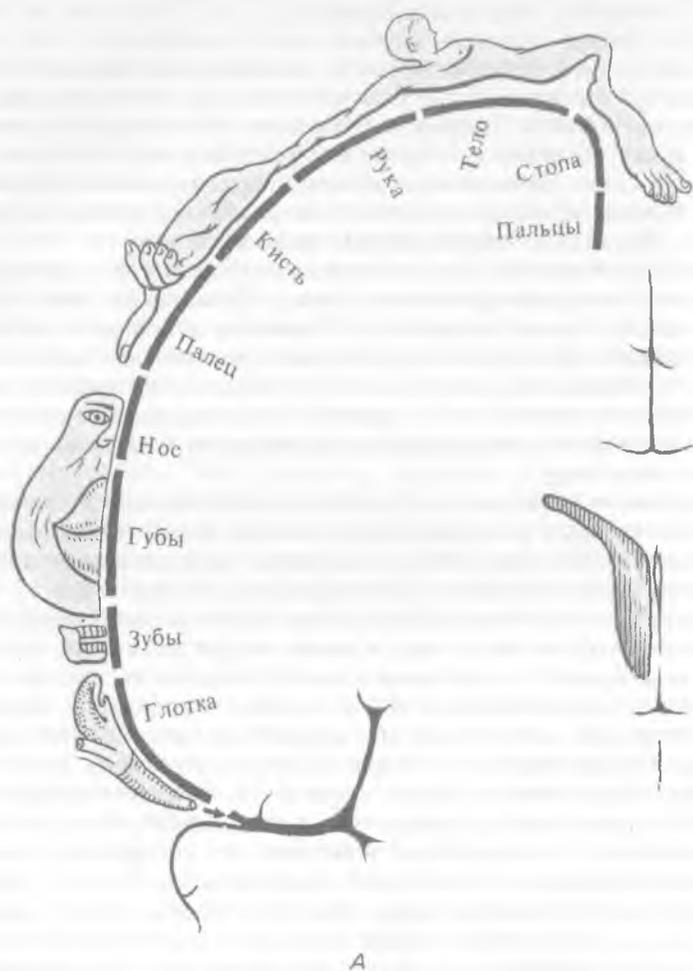


Рис. 3.41. Представительство сенсорных функций в задней центральной извилине (А) и моторных функций в передней центральной извилине (Б) по У. Пенфилду. Относительные размеры органов отражают ту площадь коры головного мозга, с которой могут быть вызваны соответствующие ощущения или движения

Таким образом, статический образ тела представляет собой систему внутримозговых связей, основанную на врожденных механизмах и усовершенствованную и уточненную в индивидуальной жизни.

Осуществляя тот или иной род деятельности, человек меняет взаиморасположение частей тела, приобретает в порядке научения новые двигательные навыки, а значит, формирует новые трехмерные пространственные модели тела, т. е. *динамический образ тела*.

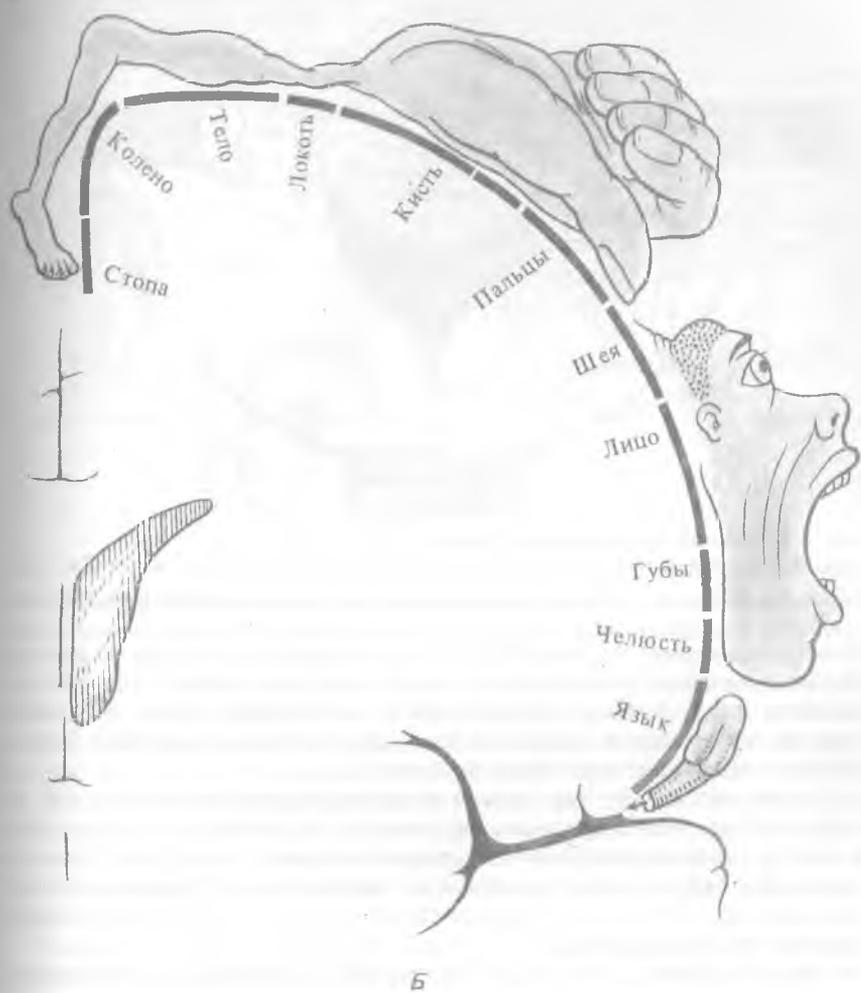


Рис. 3.41. Продолжение

В отличие от статического он имеет значение лишь для данного конкретного момента времени, для определенной ситуации, при изменении которой он сменяется новым. Динамический образ базируется на показаниях с кожи, мышц, суставов и вестибулярного аппарата.

В мозгу происходит постоянное взаимодействие того и другого образов тела, осуществляется сличение динамического образа с его статическим аналогом. В результате этого формируется *субъективное ощущение позы*, отражающее не только положение тела в данный момент, но и возможные его изменения в непосредственном будущем.

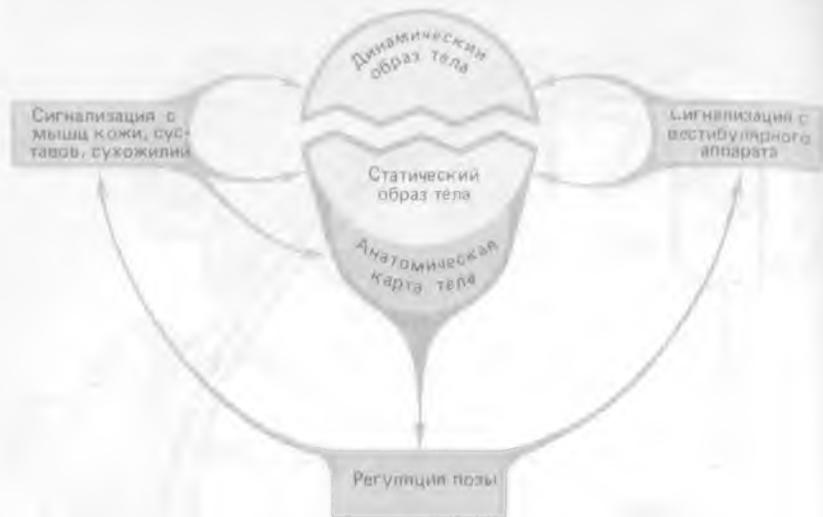


Рис. 3.42. Высшие механизмы регуляции позы

Объяснение см. в тексте

Если согласование не достигнуто, то вступают в действие активные механизмы перестройки позы. Итак, для того чтобы субъективно оценить позу, необходимо сопоставить закодированный в памяти эталон статического образа тела с его любой конкретной вариацией — динамическим образом тела.

Не только схема тела является трехмерно пространственной, но и сам образ реальной пространственной ситуации воспринимается в том же трехкоординатном пространственном измерении. Человек оценивает окружающее пространство не абстрактно, а применительно к самому себе, т. е. включает свое тело в качестве неперемного компонента пространства.

Человек «вписывается» в окружающую ситуацию и воспринимает ее, «привязывая», соотнося внешние объекты с положением собственного тела. Внутренний и внешний образы описываются одним и тем же физиологическим языком, в котором закодирован весьма ограниченный набор одних и тех же параметров, признаков.

Для подробного описания нужно представить себе наличие, например, какой-то вертикальной плоскости, которая делит тело на две симметричные половины. Тогда все участки тела и предметы окружающей среды, расположенные по одну сторону от этой плоскости, будут субъективно восприниматься как «слева», а по другую — как «справа» (рис. 3.43). Только информация о местоположении органов тела будет передаваться по соматическим трактам, а информация о местоположении предмета по отношению к организму — по зрительным трактам.

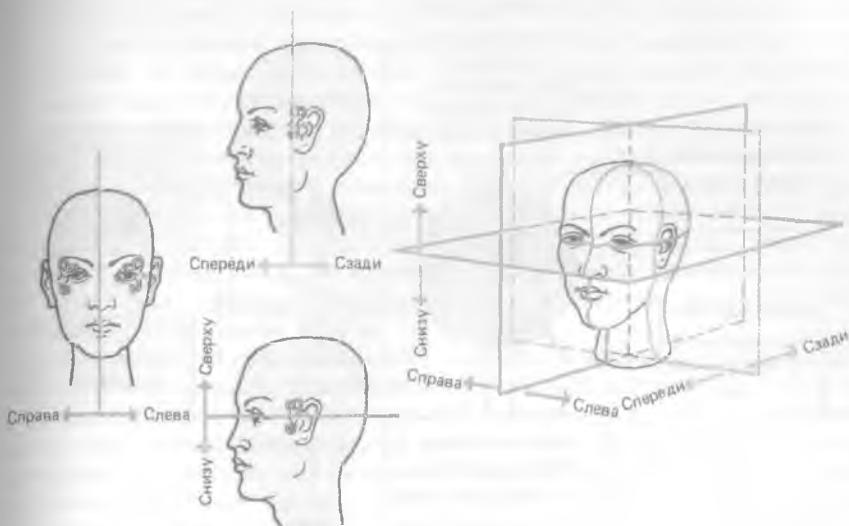


Рис. 3.43. Формирование представлений о внешнем пространстве и «схеме тела»
Объяснение см. в тексте

Эти два потока информации встречаются и объединяются для последующего использования в произвольной двигательной деятельности. Конвергенция и интеграция этих афферентных влияний происходит в пределах таламопариетальной ассоциативной системы мозга. Рассмотренное справедливо не только для описанной выше сагиттальной плоскости, но и для фронтальной, которая проходит через центры вестибулярных аппаратов; и горизонтальной, которая проходит через центры глазных яблок и вестибулярных аппаратов.

Таким образом, и наклон головы, и содружественный поворот глазных яблок в ту или иную сторону от этих плоскостей способствуют восприятию внешнего и внутреннего пространства в одних и тех же параметрах. В итоге создается целостный образ организма в среде, который служит определенным сенсорным фоном для выполнения любого произвольного движения.

3.25.2. Управление локомоцией

Под термином *локомоция* понимают перемещение тела из одного места пространства в другое, для чего необходимы некоторые силы, изменяющие исходное состояние организма. Развиваемые при этом усилия должны преодолеть силу тяжести, сопротивление окружающей среды и силы инерции тела. На локомоцию влияют характер и рельеф местности. Во время локомоции необходимо непрерывно поддерживать равновесие.



Рис. 3.44. Модель спинального генератора локомоции

Приведены афферентные и нисходящие связи на спинальный генератор; Ф — флексоры, Э — экстензоры, α и γ — альфа- и гамма-мотонейроны

Наиболее распространенным примером локомоции является ходьба или бег, которые отличаются стереотипным движением конечностей, причем для каждой из форм локомоции характерны две фазы шага: фаза опоры и фаза переноса. Разные животные обнаруживают различные, свойственные только им способы ходьбы, которые в то же время обладают общими чертами. Локомоция характеризуется походкой — определенным способом передвижения по поверхности, который оценивается по распределению во времени циклических движений конечностей, длительностью опорной фазы и последовательностью перемещения опорных конечностей.

Описана нейронная цепь, находящаяся в спинной мозгу, которая называется спинальным генератором шагания. Она ответственна за чередование периодов возбуждения и торможения различных мотонейронов и может работать в автоматическом режиме (рис. 3.44). Элементарной единицей такого центрального генератора является генератор для одной конечности. Допускают даже, что мышцы, управляющие одним суставом, могут контролироваться каким-то собственным унитарным генератором. При формировании локомоторных движений эти генераторы разных движений тесно связаны и оказывают друг на друга возбуждающее влияние.

Структуры спинного мозга находятся под непрерывным супраспинальным контролем. Установлено, что раздражение определенных участков ствола мозга способно вызывать координированную локомоцию, обусловленную запуском ритмической активности сли-

нального генератора. Супраспинальный контроль локомоции выполняет несколько основных функций: 1) быстро запускает локомоцию, поддерживает постоянную скорость или изменяет ее, если требуется, а также прекращает ее в нужный момент времени; 2) точно адаптирует движение (и даже отдельный шаг) к условиям среды; 3) обеспечивает достаточно гибкую локомоторную позу, чтобы соответствовать различным условиям передвижения, таким, например, как ползание, плавание, бег по снегу, перенос груза и т. д. Аfferентная сигнализация, идущая в спинной мозг от мышечных веретен, сухожильных рецепторов Гольджи, кожи не является необходимым условием возникновения локомоции, тем не менее она участвует в более точной адаптации локомоторных движений к условиям среды.

Значительную роль выполняет *мозжечок*, который обеспечивает коррекцию и точность постановки конечностей на основе сравнения информации о работе спинального генератора и реальных параметров движений, причем мозжечковые влияния направлены на регуляцию моторного выхода, а не на активность самого спинального генератора. Мозжечок получает прямую информацию по восходящим спинно-мозжечковым трактам. Предполагают, что мозжечок программирует каждый следующий шаг на основе информации о предыдущем.

Другой важнейший уровень мозга, куда направляется информация о характере выполнения движения, это *большие полушария* с их таламическими ядрами, стриопаллидарной системой и соответствующими зонами коры головного мозга. В быстрых движениях баллистического типа классическая соматическая обратная связь не принимает участия потому, что само движение завершается раньше, чем успеет поступить информация от двигательных аппаратов к соответствующим мозговым центрам. Медленные движения постоянно корректируются благодаря показаниям с соответствующих сенсорных датчиков, расположенных в скелетно-мышечном аппарате и передающих информацию в разные отделы мозга вплоть до коры. Эти сенсорные коррекции способны изменить характер движения по ходу его осуществления. Движения, базирующиеся на врожденных координациях, в меньшей степени требуют обратной связи от локомоторного аппарата, а движения, в основе которых лежит формирование новых координационных отношений, всецело зависят от соматической аfferентации с двигательного аппарата. Кроме того, степень участия обратных связей находится в зависимости и от уровня автоматизации двигательного акта.

Простые движения, осуществляющиеся без проприоцептивной обратной связи (саккады и быстрые движения конечностей), выполняются по жесткой «запаянной» программе. Любое же сложное движение требует предварительного программирования. Для сложных движений существенным является сличение обратной аfferентации с тем сенсорным образом движения, который формируется в составе программы. Результат сличения и является основным фактором перестройки программы. Эти влияния передаются к аппаратам программирования по каналам внутренней обратной

связи, которая включает в себя все процессы перестроек двигательной программы в зависимости от внутрицентральных влияний.

Такими каналами внутренней обратной связи являются *медиальные лемниски*, по которым передается импульсация, интегрированная в ядрах дорсальных столбов. Местом ее поступления в кору больших полушарий оказываются не только соматосенсорные зоны, но и сенсомоторные области, куда, кроме того, конвергирует гетеромодальная информация и где осуществляются процессы интегративного порядка.

Если перемещение конечности — это компонент общекоординированного акта, то внутренняя (проприоцептивная) и внешняя (кожная и телецептивная) афферентации выступают как содружественные звенья *системы сенсорного обеспечения движений*. Соматическая афферентация от локомоторного аппарата необходима для работы генератора инициации движений и их координированного выполнения. Это в первую очередь касается медленных компонентов двигательных актов. Существует обратная связь, с помощью которой кора информируется не об отдельных параметрах движений, а о степени соответствия предварительно созданной двигательной программы тому наличному движению, которое достигается в каждый момент времени. Одним из важнейших каналов такой внутренней обратной связи и выступают медиальные лемниски.

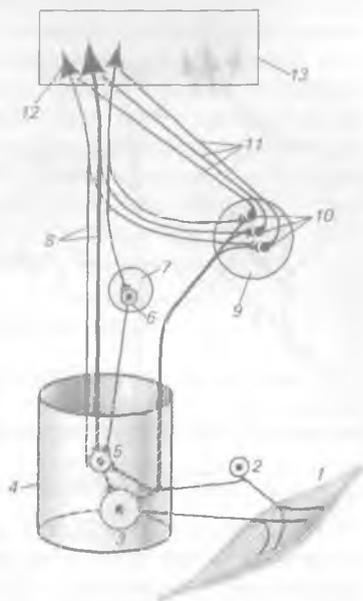
Известно, что пирамидный тракт отдает большое число коллатералей к ядрам дорсальных столбов в продолговатом мозгу. Поэтому пирамидальный залп из коры достигает не только аппаратов спинного мозга, но и ядер дорсальных столбов, нейроны которых в течение реализации данного цикла движения находятся в тормозном состоянии благодаря развитию в них пресинаптического торможения (рис. 3.45).

Следовательно, импульсация по волокнам дорсальных столбов (пути Голля и Бурдаха) оказывается заблокированной, т. е. подпороговой. Превращение в надпороговую при отклонении параметров реального движения от требуемых согласно команде вызывает поток импульсов по системе медиальных лемнисков в кору. Здесь будет проводиться коррекция следующего цикла командного воздействия. Поэтому сенсомоторная кора — коллатерали пирамидного тракта — ядра дорсальных столбов — медиальные лемниски — это важнейшее кольцо, по которому происходит непрерывная коррекция двигательных команд сообразно параметрам предшествующего двигательного цикла.

Срочная соматическая информация обеспечивает фильтрацию телецептивных и экстралемнисковых влияний на корково-подкорковом уровне путем управления системой нисходящих связей. Этим достигается организация точных выходных команд, придающих движению координированный характер. Ядра дорсальных столбов являются одной из тех мозговых структур, где осуществляется сличение результата двигательного цикла с копией программы и последствия рассогласования поступают в сенсомоторную кору для очередной

Рис. 3.45. Соотношение прямых и внутренних обратных связей в ядрах дорсальных столбов:

1 — мышца, 2 — чувствительный нейрон спинного ганглия, 3 — мотонейрон спинного мозга, 4 — спинной мозг, 5 — интернейрон спинного мозга, 6 — руброспинальный нейрон, 7 — красное ядро, 8 — пирамидный тракт, 9 — ядра дорсальных столбов, 10 — нейроны продолговатого мозга, дающие начало медиальной петле (11), которая переключается в таламических ядрах и несет афферентацию в кору головного мозга. На этих нейронах (10) осуществляется пресинаптическое торможение в момент эфферентного зазда по коллатералим волокон пирамидного тракта; последние берут начало от крупных пирамидных клеток (12) сенсомоторной области коры (13)



коррекции двигательной программы. Следовательно, если внешняя обратная связь от соматических рецепторов ограничивается спинно-бульбарным уровнем, то внутренняя обратная связь осуществляется по системе медиальных лемнисков.

3.25.3. Организация манипуляторных движений

Манипуляторные движения — это наиболее яркий пример произвольных движений, возникновение которых обуславливают внутренние мотивационные влияния. Эти движения являются локальными, что ставит перед двигательной системой следующие задачи: 1) выбор ведущего мышечного звена, 2) компенсация внешней нагрузки, 3) настройка позы, 4) соотнесение координат цели и положения собственного тела.

Отличительной чертой манипуляторных движений является их зависимость от центральной программы и телецептивных сенсорных входов. Поэтому *ведущая роль* отводится следующим мозговым структурам: фронтальной коре, базальным ганглиям и мозжечку. Активность других супраспинальных цепей двигательного контроля в большей степени зависит от периферической информации, поступающей вслед за реализацией команд.

Ведущая роль в программировании быстрых движений принадлежит *мозжечковой системе*, а в программировании медленных — *базальным ганглиям*. Выходы этих структур на спинальный уровень опосредованы в основном через сенсомоторную кору, которая дополнительно к этому обладает своими собственными функциями.

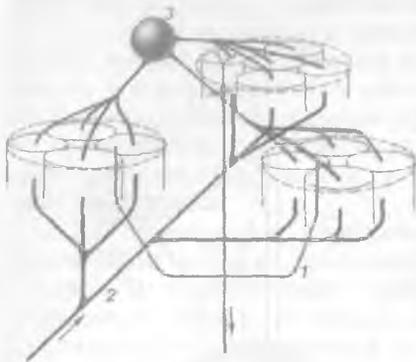


Рис. 3.46. Функциональные объединения нейронных модулей

Одиночный структурный модуль имеет вид цилиндра; четыре — шесть модулей могут сгруппироваться в функциональные концентрические объединения, между которыми возможны как облегчающие, так и взаимотормозные отношения. Обширные функциональные объединения из нескольких концентрических модулей строятся на основе ветвлений аксонной коллатерали (1) пирамидных нейронов, ветвлений таламического афферента (2) и ветвлений аксона корзинчатой клетки (3); стрелками показано направление восходящей и нисходящей импульсации

3.25.4. Кортиковая сенсомоторная интеграция

Структурной единицей неокортекса является модуль — микросистема тесно контактирующих между собой пирамидных нейронов для их синхронного вовлечения в формирование эфферентного импульсного залпа (см. рис. 3.16). Такое объединение рассматривают в качестве жесткого структурного элемента организации коры, формирующегося в пренатальном онтогенезе. Почти всем модулям свойственна широкая конвергенция гетеросенсорных влияний. В сенсомоторную кору конвергируют те компоненты сенсорной информации, которые являются жизненно важными для организма. Это информация о биологической значимости того или иного сигнала либо о его сигнальной значимости, приобретенной в порядке выработки условного рефлекса.

Топографическое распределение соматических проекций участков тела на кору больших полушарий только частично определяется анатомическими закономерностями. Не менее важную роль играют функциональные механизмы, определяющим среди которых является *внутрикорковое торможение*.

Структурный корковый модуль выступает в качестве элементарной сенсомоторной единицы. Различия между отдельными модулями определяются характером соматической сенсорной проекции и адресатом эфферентного выхода из того же модуля. Существует *распределенная система корковых модулей*, выходы которых конвергируют на разных уровнях ствола и спинного мозга, обеспечивая управление деятельностью определенной мышечной группы. Распределенная система является частью более обширных общемозговых систем, сформированных в раннем онтогенезе (рис. 3.46). Такие функциональные структуры управляют более обширной частью скелетно-мышечного аппарата.

Вовлечение корковых систем в целостную деятельность мозга определяется текущей мотивацией и конкретной двигательной программой, направленной на удовлетворение этой мотивации. Двига-

тельная программа, чтобы носить приспособительный характер, должна учитывать все сигнально значимые компоненты внешней среды, относительно которых совершается целенаправленное движение, т. е. строиться на принципе *мультисенсорной конвергенции*. Телецептивные входы на модулях сенсомоторной коры носят сравнительно диффузный характер и адресуются ко многим пространственно разнесенным одноименным модулям. Конstellляции модулей основаны на синэргичных и антагонистичных межмодульных соотношениях, что обеспечивает динамичность их участия в различных актах сенсомоторной интеграции.

3.25.5. Программирование движений

Основным элементом любого целенаправленного движения является *формирование предварительных программ*, т. е. процессов, позволяющих предвидеть динамику изменений факторов внешней среды и придать будущему движению адаптивный характер. Результат сличения афферентации о движении с двигательной программой, передающийся по системе внутренней обратной связи, является *основным фактором перестройки программы*. Последнее зависит от биологической мотивированности движения, его временных параметров, моторной дифференцированности, сложности координационного состава и уровня его автоматизированности.

Мотивации определяют общую *стратегию* движения. Каждый конкретный двигательный акт рассматривается как шаг к удовлетворению мотивации, т. е. решает некоторую промежуточную задачу или цель (рис. 3.47). Биологические мотивации приводят к запуску либо «запаянных», жестких моторных программ, либо формируют новые сложные программы. Если мотивация определяет цель движения, его программу, то она же обуславливает ее зависимость от сенсорных факторов. В качестве обратной связи здесь выступает удовлетворение мотивации. *Тактика* движения или двигательная команда определяет, как будет осуществляться требуемое запрограммированное движение, т. е. каково распределение во времени тех эфферентных залпов к моторным ядрам спинного мозга, которые определяют активацию различных мышечных групп.

В отличие от программы *команды движения* должны быть адаптивными 3κ функциональному состоянию самого скелетно-двигательного аппарата как непосредственного исполнителя этих команд. Предполагают, что срочная идентификация состояния мышечной системы осуществляется путем оценки реакции системы на небольшое точно дозированное возмущение (*тест-импульс*), которое подается непосредственно перед или с момента запуска команд.

Тест-импульс подается только на те мышцы, которые должны будут участвовать в следующем движении. Реакция мышц будет не настолько значительна, чтобы существенно изменить само движение, но достаточна для возбуждения мышечных веретен при изменении длины интрафузальных волокон на 5—10 мкм. Информация о реакции на тест-импульс конвергирует на некотором промежуточном

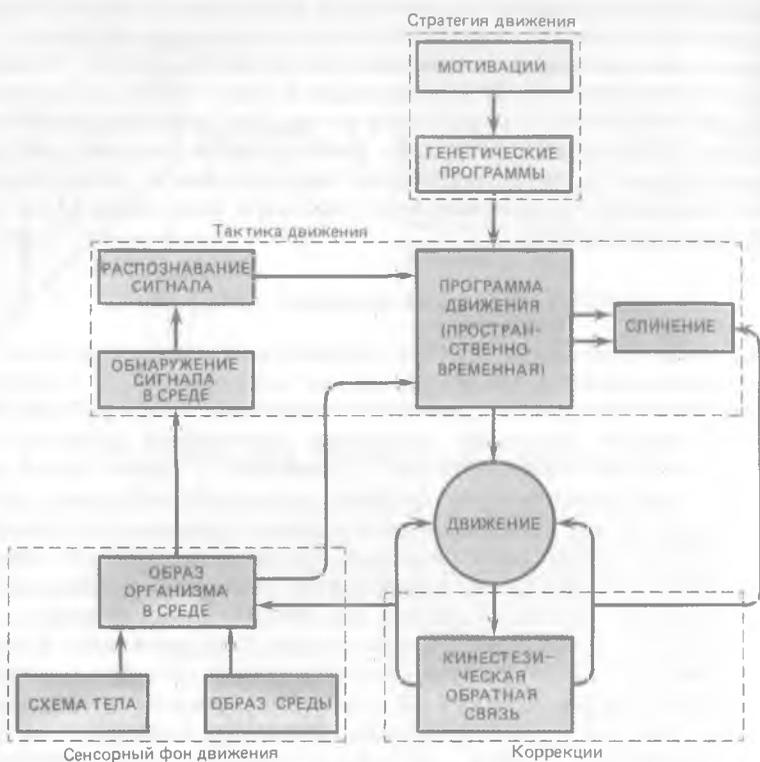


Рис. 3.47. Общая функциональная схема механизмов организации движений

Сплошными стрелками показаны взаимоотношения между блоками, пунктиром — крупные функциональные блоки; остальные объяснения см. в тексте

уровне с основным управляющим воздействием (командой), которое корректируется в соответствии с состоянием самого двигательного аппарата. Такое тестовое воздействие передается по быстропроводящим волокнам пирамидного тракта и адресуется к сегментам спинного мозга.

Непосредственное управление движением обуславливается активностью сенсомоторной коры, стриатума и мозжечка. Стриатум участвует в трансформации «намерения действовать» в соответствующие «командные сигналы» для инициации и контроля движений. Мозжечок не может быть связан с инициацией движения, в особенности с непосредственным управлением и коррекцией ошибок.

Ассоциативные системы мозга и движение. Специфичность участия таламопариетальной ассоциативной системы в организации движений определяется двумя моментами: она участвует в формировании интегральной схемы тела, все части которого соотношены не только друг с другом, но и с вестибулярными и зрительными

сигналами, и регуляции внимания к текущим сигналам окружающей среды с учетом ориентации всего тела относительно этих сигналов. Эта система «привязана» к настоящему моменту времени и к анализу пространственных взаимоотношений разномодальных признаков.

По таломофронтальной ассоциативной системе передается информация о мотивационном состоянии и сопутствующих висцеральных изменениях. Фронтальная ассоциативная кора опосредует мотивационные влияния на организацию поведения в целом благодаря связям с теменно-височной корой, гипоталамусом, районами среднего и промежуточного мозга. Поэтому фронтальная кора участвует в регуляции процессов во внутренней среде организма, сенсорных и моторных механизмах мозга.

3.25.6. Функциональная структура произвольного движения

Среди общих принципов управления движениями выделяют проблему организации единовременной команды к исполнительным аппаратам. Если ее рассматривать безотносительно к стратегии и тактике движения, то основной целью системы, формирующей эту команду, будет координация всех компонентов команды.

Для того чтобы выполнить эту задачу, система должна осуществлять следующие процессы: идентификацию состояния системы, определение целевой функции ведущего кинематического звена, подстройку соотношения активности мышц-антагонистов. Последнее производится автоматически благодаря системе спинальных рефлексов. Идентификация же состояния двигательной системы обеспечивается двумя путями: оценкой реакции системы на тест-импульс, генерируемой корой, или на внешнее воздействие (А. С. Батуев, О. П. Таиров, 1978).

Центральная нервная система располагает значительным числом генетически закрепленных программ типа локомоторной программы, базирующейся на активности спинального генератора шагания. Такие простые программы объединяются в более сложные системы типа поддержания вертикальной позы, что происходит в процессе обучения при участии структур переднего мозга.

Одной из задач управления движением является выбор ведущего кинематического звена. Этот выбор предопределен исходной позой, перестройка которой всегда опережает локальное движение. Информация об исходной позе будет перераспределять активность сенсомоторной коры. Подкорковые управляющие структуры (стриатум и мозжечок) формируют новое движение почти исключительно путем модификации состояния командных интернейронов во врожденных подсистемах управления. Диапазон этой модификации очень широк и у многих видов животных объемлет почти весь двигательный репертуар.

Для формирования новых координационных отношений, особенно в случае манипуляторных движений, необходимо подавить активность командных нейронов врожденных программ и сформировать

параллельный управляющий канал. Таковым является кортикоспинальный тракт, степень развития которого независимо от положения животного в филогенетическом ряду определяет роль манипуляторных движений в общем двигательном поведении. Морфологической основой организации тонких манипуляторных движений является сенсомоторная кора с ее структурными модулями и объединениями модулей разного порядка сложности.

Все элементы вышепоименованных систем одновременно связаны между собой, поэтому изменение любого звена влечет за собой сдвиг состояния всей двигательной системы в целом.

Ориентационные движения и следящие движения глаз, головы, конечностей представляют собой задачу более высокого порядка, чем координация движений сегментов тела. Эти движения зависят от функционирования *таламопариетальной ассоциативной системы мозга*.

Самой сложной, филогенетически самой молодой является способность формировать последовательность движений и предвидеть ее реализацию. Решение этой задачи связано с *фронтальной ассоциативной системой*, которая запоминает и хранит в памяти такие последовательности движений.

Высшим отражением этого кодирования у человека является вербализация основных понятий движения.

Одно из основных проявлений поражений лобных долей человека состоит в нарушении грамматической структуры речи и невозможности использования вербальных команд построения последовательности движений.

Всеобщей закономерностью работы системы управления движениями является *использование обратной связи*. Сюда входит не только проприоцептивная обратная связь от начавшегося движения, но и активация систем поощрения или наказания. Кроме того, включается и внутренняя обратная связь, т. е. информация об активности нижележащих уровней двигательной системы или эфферентная копия самой двигательной команды. Этот вид обратной связи необходим для выработки новых двигательных координаций. Для движений разной сложности и скорости обратная связь может замыкаться на разных уровнях. Поэтому оба типа управления — программирование и слежение — могут сосуществовать в системе управления одним и тем же движением.

3.26. Эмоции как компонент целостных поведенческих реакций

3.26.1. Биологическая роль эмоций

Различные формы поведения человека и животных направлены на удовлетворение многообразных потребностей, лежащих в основе поддержания индивидуального и видового гомеостаза. Объективное описание целостных поведенческих актов и сопутствующих им ве-

гетативных реакций, исследование центральной организации взаимоотношений организма с внешним миром, возможность прогнозировать ответы на изменения во внутренней среде и на сигналы из внешнего мира — необходимая основа физиологического осмысления механизмов высшей нервной деятельности. Нельзя упускать из виду и процессы, отражающие субъективные состояния, но поддающиеся объективному нейрофизиологическому анализу.

К таким состояниям следует отнести прежде всего *мотивации* и *эмоции*. Хотя представления о них пришли в физиологию из психологии, современные исследователи не могут обойтись без их использования при анализе механизмов высшей нервной деятельности. О *мотивационно-эмоциональной сфере* человека судят по его поступкам, мимике и другим выразительным движениям, вегетативным реакциям, электрическим явлениям в головном мозгу, а также по словесному отчету о субъективном состоянии и собственному отношению к нему.

Судить о мотивационно-эмоциональных процессах у животных можно лишь по объективным показателям. Однако накопленные сведения об эволюции головного мозга, сопоставление участия отдельных его систем в организации поведения человека и животных дают возможность постулировать существование у последних субъективных состояний как сформировавшихся в процессе эволюции полезных признаков, необходимых для выживания особи и сохранения вида.

В целостной поведенческой реакции мотивация и эмоция проявляются в неразрывном единстве, но, как показывает физиологический анализ, в экспериментальных условиях их можно разделить, так как они отражают активность хотя и тесно взаимодействующих, но специализированных отделов ЦНС. Особенно четко демонстрируется относительная самостоятельность мотиваций и эмоций при разрушении этих отделов или раздражении их электрическим током и фармакологическими веществами.

Мотивации и эмоции тесно связаны с возникновением и удовлетворением потребностей организма — необходимым условием его жизнедеятельности.

Мотивации (побуждения, влечения, драйвы) определяются генетической программой и индивидуальным опытом, активизируются потребностями и проявляются в избирательном возбуждении специализированных мозговых структур, что приводит при благоприятной внешней ситуации к реализации целенаправленного поведения.

Различают низшие (первичные, простые, биологические) и высшие (вторичные, сложные, социальные) мотивации. Примерами биологических мотиваций могут служить голод, жажда, страх, агрессия, половое влечение, забота о потомстве. Не следует отождествлять мотивации и потребности. Нередко последние не трансформируются в мотивационное возбуждение и, следовательно, не могут быть удовлетворены посредством реализации целенаправленного поведенческого акта.

Крысы, например, предпочитают жирную безбелковую пищу без жировой белковой. Люди нередко также потребляют менее полезную, а иногда и вредную пищу с высоким содержанием низкомолекулярных сахаров лишь потому, что она вкуснее, чем более оптимальная по составу. У человека и многих видов животных нет врожденного предпочтения питательных веществ, богатых витаминами. Поэтому на протяжении многих веков отдельные группы населения страдали болезнями, вызываемыми авитаминозами (цинга, пеллагра, бери-бери и др.), причем развитие этих болезней не всегда определялось отсутствием источника витаминов.

Вместе с тем для удовлетворения многих биологических потребностей не обязательно существование врожденных механизмов их трансформации в мотивационное возбуждение. Специализированные поведенческие акты могут формироваться на основе неспецифического поиска, инициируемого различными нарушениями гомеостаза. В частности, у крыс могут быть выработаны витаминные, минеральные и другие аппетиты, а также предпочтение или отвержение определенных пищевых продуктов. Подобные перестройки носят условно-рефлекторный характер и свидетельствуют о большой пластичности биологических мотиваций. Естественно, в еще большей мере связаны с индивидуальным опытом высшие, социальные мотивации.

Перестройки поведения требуют оценки произведенных действий. Она основана на формировании положительного или отрицательного эмоционального состояния. Первое отражает благотворный эффект произведенного действия и создает предпосылку для его продления или повторения, второе сигнализирует о вредном его влиянии на организм и нецелесообразности повторения. Эмоции тесно связаны с подкреплением — важнейшим компонентом обучения.

Таким образом, в поведении отражаются отдельные, но тесно переплетающиеся явления. На основании потребностей формируется мотивация, ее реализация в целенаправленных актах поведения сопровождается эмоциями положительного или отрицательного знака.

Среди этих явлений наиболее сложны для изучения именно эмоции. Анализ потребностей можно проводить на основании консуматорных реакций. Так, потребность в воде или пище определяется по их потреблению. Уровень биологической мотивации измеряется многими способами, в частности скоростью целенаправленной поправки, преодолением препятствий разной сложности, выбором действий в условиях конкурентных отношений между удовлетворением разных биологических потребностей (пищевой и половой, пищевой и водной и т. п.). В естественных условиях мотивация проявляется как эмоционально окрашенные состояния, однако параллелизма между уровнями мотивационного и эмоционального возбуждения не имеется. Поэтому нельзя оценивать последнее по актам, направленным на удовлетворение биологических потребностей.

Важной особенностью эмоций является комплекс телесных реакций, сопутствующих отрицательным или положительным переживаниям. У человека субъективные состояния удовольствия или неудовольствия находят внешнее выражение в изменениях позы,

походки, выражения лица, жестов, голосовых реакций, частоты пульса, дыхания, потоотделения, многих гуморально-гормональных показателей. По этим изменениям можно косвенно судить о степени волнения, испытываемого человеком. Однако условность такого суждения очевидна. Мимические и прочие движения, характерные для аффективных состояний, человек в состоянии затормозить или произвести при отсутствии соответствующих переживаний.

Во многих случаях внешние выражения чувств определяются *социальными стереотипами поведения*. Тренировка позволяет подавлять или активизировать некоторые вегетативные реакции, отражающие эмоциональные переживания. Наиболее полно такая способность проявляется в игре актеров.

Таким образом, даже у человека на основании сопоставления словесного отчета о субъективном состоянии и комплекса моторно-вегетативных реакций можно лишь догадываться об испытываемых им переживаниях.

Еще более сложно оценить эмоциональное состояние у животных. О нем судят по различным реакциям на действие внешних раздражителей или стимуляцию некоторых отделов головного мозга. Вместе с тем общепринятое положение о единых для человека и животных закономерностях эволюции мозга позволяет считать, что первичные эмоции сформировались задолго до появления человека как чувственное выражение инстинктивной деятельности.

Именно с таких позиций рассмотрел их Ч. Дарвин в работе «О выражении эмоций у человека и животных» (1872). Им был приведен большой материал по сравнительному анализу мимики, пантомимики, голосовых и вегетативных реакций при аффективных состояниях у представителей разных отрядов млекопитающих и человека. Выразительные движения рассматривались Ч. Дарвином как сформировавшиеся в процессе естественного отбора приспособительные реакции, существенные для общения с особями своего или других биологических видов. Он предположил, что мимико-жестикоуляционные реакции являются компонентами агрессивного, оборонительного или других форм поведения. Например, отражающие аффект гнева оскаливание зубов и угрожающие жесты пугают врага. Некоторые выражения аффективного состояния являются рудиментами. Так, в состоянии гнева человек сжимает кулаки и скалит зубы, показывая готовность к борьбе.

Ч. Дарвин оценивал эмоциональные состояния в связи с побуждением к действию, не пытаясь анализировать их субъективную сторону. Подобный подход был полезен для подтверждения сходства в поведении животных и человека и обоснования происхождения человека от обезьяны. Однако при этом игнорировались качественные различия между психической сферой человека и животных.

3.26.2. Эмоции и психическая деятельность

Периоду естественно-научного подхода к анализу эмоций предшествовало длительное осмысление их места в психической деятельности человека. Еще в XVII в. Р. Декарт выдвинул положение,

согласно которому под влиянием эмоции организм осуществляет полезные для него действия и уклоняется от совершения вредных. В работах философов XVIII — начала XIX вв. большое место занимал вопрос о взаимоотношении аффективной сферы и телесных реакций. Высказывались предположения о зависимости эмоциональных состояний от органических изменений и о противоположных причинно-следственных отношениях. Важно отметить, что некоторые философы пришли к заключению о связи эмоций с конфликтом между представлениями (т. е. в соответствии с современной нам терминологией — *рассогласованием*).

В конце XIX в. американец У. Джеймс предпринял попытку создания физиологической теории эмоций, вторичных, по его мнению, по отношению к вызванным различными стимулами телесным изменениям. Согласно «периферической теории» У. Джеймса, эмоция является осознанием изменений в работе внутренних органов и мышц. Близкую позицию занял датчанин К. Ланге, полагавший, что эмоциональное состояние отражает органические изменения, связанные преимущественно с кровообращением. Вопреки представлению о эмоции (психическом состоянии) как первопричине изменения деятельности различных физиологических систем было предложено считать эти изменения источником эмоций. С этой точки зрения человек печален, потому что он плачет, испытывает ярость или страх, потому что бьет другого или дрожит, и т. д. Попытка превратить эмоции в объект, доступный объективному анализу, не была подкреплена физиологическими опытами. У. Джеймс и К. Ланге использовали лишь мысленные эксперименты.

Пытаясь проверить теорию Джеймса — Ланге в эксперименте, Ч. Шеррингтон перерезал у собак блуждающие нервы и спинной мозг, устраняя сигнализацию от внутренних органов. При этом эмоциональные реакции на действие внешних раздражителей не исчезали. В работах других физиологов было показано, что даже после полной изоляции головы (в условиях перекрестного кровообращения) у кошек или собак сохраняется гамма мимических проявлений эмоционального состояния.

Несмотря на то что теория Джеймса — Ланге низводила эмоцию до остаточных эффектов органических изменений, она явилась толчком для многих физиологов к объективному исследованию этих изменений. Американский физиолог У. Кеннон, первоначально сочувственно относившийся к «периферической теории», в результате экспериментов на кошках пришел к заключению о *центральной происхождении эмоций*. Он показал, что после удаления симпатических ганглиев эмоциональные реакции сохраняются. Например, симпатэктомированная кошка, увидев собаку, издавала угрожающие звуки, оскаливала зубы, поднимала лапу с выпущенными когтями. Один из выводов этих опытов был связан с признанием неспецифичности органических изменений, в частности однонаправленности вегетативных реакций при таких различных эмоциональных состояниях, как ярость и страх.

Как будет видно из дальнейшего изложения, развитие физиологии

показало правильность центральной теории эмоций. Были описаны эмоциогенные структуры мозга, связанные с положительными и отрицательными переживаниями. Вместе с тем появились новые факты, свидетельствующие о *влиянии периферических стимулов на эмоциогенную сферу*. Установлена корреляция между положительными переживаниями и сокращениями лицевой мускулатуры у улыбающегося человека. Показано, что мимика изменяет кровоснабжение мозга, т. е. может оказывать влияние на структуры, регулирующие эмоциональное состояние. Проприоцептивная обратная связь от рецепторов лицевой мускулатуры также вносит вклад в его формирование. Модулирующее влияние оказывает на него и инteroцептивная сигнализация, преимущественно по афферентным системам блуждающих нервов.

Таким образом, эмоциональное состояние, являясь отражением активации ряда структур ЦНС, в определенной степени зависит от висцеральных раздражителей.

В ряде случаев возбуждение эмоциогенных центров вовлекает в реакцию структуры мозга, связанные с регуляцией висцеральных процессов. Состояние последних при этом изменяется, что, в свою очередь, оказывает модулирующее влияние на эмоциональное состояние. Большую роль в формировании взаимодействия между центрами эмоций и интеро- и проприоцептивными системами играет *условно-рефлекторная деятельность*. Наличие в структуре условного рефлекса прямых и обратных связей позволяет понять сопряженность моторных и сенсорных функций и участие их в формировании эмоциональных реакций.

Зависимость переживаний от деятельности висцеральных органов наиболее рельефно проявляется при различных патологических процессах. Нарушение кровоснабжения миокарда при спазме коронарных сосудов сердца часто сопровождается страхом смерти. Это переживание является рефлекторным и может быть устранено лекарственными препаратами, расширяющими коронарные сосуды. Изменения в эмоциональной сфере часто сопутствуют сдвигам в эндокринной системе. Больные гипотиреозом редко смеются или плачут, у них возникает подавленность, преобладание плохого настроения. Различные нарушения эмоциональной сферы характерны и для больных гипертиреозом.

Гуморально-гормональные раздражители могут влиять на эмоциогенные системы мозга непосредственно и опосредованно, изменяя состояние мотивационных центров. При этом положительная или отрицательная направленность переживаний в значительной мере определяется условно-рефлекторными факторами. Например, у человека чувство голода, который может быть удовлетворен, окрашено положительными переживаниями, тогда как в условиях отсутствия пищи метаболические и нервные стимулы, сигнализирующие о потребности в ней, приводят к формированию отрицательного эмоционального состояния.

В зависимости от текущего возбуждения мотивационно-эмоциогенных центров мозга одни и те же сигналы могут вызывать раз-

личные реакции. Так, периодические сокращения пустого желудка могут инициировать или усиливать чувство голода при соответствующей возбудимости гипоталамических отделов пищевого центра. Если же она снижена, эти сокращения не приводят к формированию голодного побуждения. Например, в зависимости от инструкций, полученных испытуемыми, введение им адреналина вызывает либо гнев, либо эйфорию, либо не вызывает никаких эмоций.

Таким образом, хотя периферические сигналы и участвуют в формировании эмоционального состояния, теорию Джеймса — Ланге, из которой следует, что эмоции вторичны по отношению к органическим изменениям, нельзя считать правильной.

3.26.3. Вегетативные реакции, сопутствующие эмоциональному состоянию

Вегетативные реакции являются важными компонентами целостных актов, имеющих приспособительный характер, поэтому они традиционно исследуются физиологами и психологами. Ниже перечислены некоторые из этих реакций.

Одним из самых популярных показателей деятельности автономной нервной системы при аффективных состояниях у человека является кожно-гальваническая реакция. Она зависит от состояния потовых желез, проявляется в изменении сопротивления кожи ладони. Эту реакцию используют для определения ложных показаний, раскрытия симуляции, анализа состояния эмоциональной сферы испытуемого.

У человека и животных аффективные реакции отражаются также в изменениях артериального давления, электрокардиограммы, частоты сердечных сокращений, различных показателей дыхания, температуры кожи, зрачковой реакции, секреции слюны, пиломоторных реакций, дермографии, моторики желудка и кишок, мышечного напряжения, мигания, движения глаз.

Об эмоциональной сфере судят по содержанию катехоламинов, пептидов и глюкозы в крови, слюне и моче. Показателем эмоционального напряжения является тремор мышц. На фоне аффекта резко меняются различные характеристики электроэнцефалограммы. Хотя по энцефалограмме трудно дифференцировать знак эмоции, установлено, что отрицательные эмоциональные возбуждения характеризуются длительным последствием и могут суммироваться, положительные — кратковременны, но устраняют картину суммарной электрической активности, присущей отрицательным состояниям. Тесно связан с эмоциональным состоянием, преимущественно отрицательным, гиппокампаальный тета-ритм, однако его изменения связаны не только с аффективной сферой, но и с другими сторонами деятельности мозга.

Попытки связать определенную эмоцию с возбуждением одного из отделов автономной нервной системы не увенчались успехом. Некоторые исследователи привели доказательства связи эмоций умс-

ренной интенсивности, если они приятны, с парасимпатическим отделом автономной нервной системы, если неприятны — с симпатическим.

3.26.4. Участие различных структур мозга в формировании эмоциональных состояний

В прошлом веке было принято относить эмоции к функции высших отделов мозга. Однако еще В. М. Бехтерев предположил, что центром эмоций является *таламус*. В XX в. У. Кеннон и Ф. Бард создали теорию, в соответствии с которой эмоционально окрашенное восприятие определяется первоначально активизацией таламических структур, вторично влияющих на кору больших полушарий. Д. Линдсли развил основные положения этой теории, включив в состав эмоциогенных систем мозга *ретикулярную формацию мозга*. Согласно «активационной теории» Д. Линдсли (1949), основанной на данных электроэнцефалографии, внешние и внутренние стимулы возбуждают ретикулярную формацию ствола мозга, откуда импульсы распространяются на гипоталамус, таламус, гиппокамп, кору больших полушарий. Активационная теория связывает воедино эмоции, кортикальную реакцию пробуждения, сон и бодрствование, некоторые формы патологического поведения.

Дж. Пейпз (1937) выдвинул иную теорию эмоций, приписав главную роль в их формировании *лимбической системе мозга*: от гиппокампа импульсы распространяются через свод в мамиллярные тела, далее в поясную извилину, от нее — на другие области коры больших полушарий. Значительный вклад в разработку теории эмоций внесли советские ученые (И. С. Бериташвили, П. К. Анохин, П. В. Симонов, Н. П. Бехтерева, М. М. Хананашвили, А. В. Вальдман, В. М. Смирнов).

Наблюдения в нейрохирургической и неврологической практике и опыты на животных показали, что эмоции нельзя связать с функцией ограниченного круга мозговых структур, так как каждая из этих структур может быть связана как с положительным, так и с отрицательным состояниями.

В клинических случаях было обнаружено, что электрическая стимуляция (проводимая с лечебной целью) образований среднего мозга ведет к активации с положительной или отрицательной эмоциональной окраской или к дезактивации, характеризующейся успокоением и безразличием. Раздражение передней и нижней поверхностей височной доли вызывает чувство страха; переднего и заднего отделов гипоталамуса — тревоги и ярости; перегородки — наслаждения; миндалевидного тела — страха, ярости, гнева, а в некоторых случаях и удовольствия.

Изменения мотивационно-эмоциональной сферы наблюдали в многочисленных опытах, проведенных на животных. Еще в конце прошлого века Ф. Гольц описал реакцию ярости у собаки с удаленной корой больших полушарий на самые разные стимулы. Подобные изменения в поведении наблюдали позднее у декортициро-

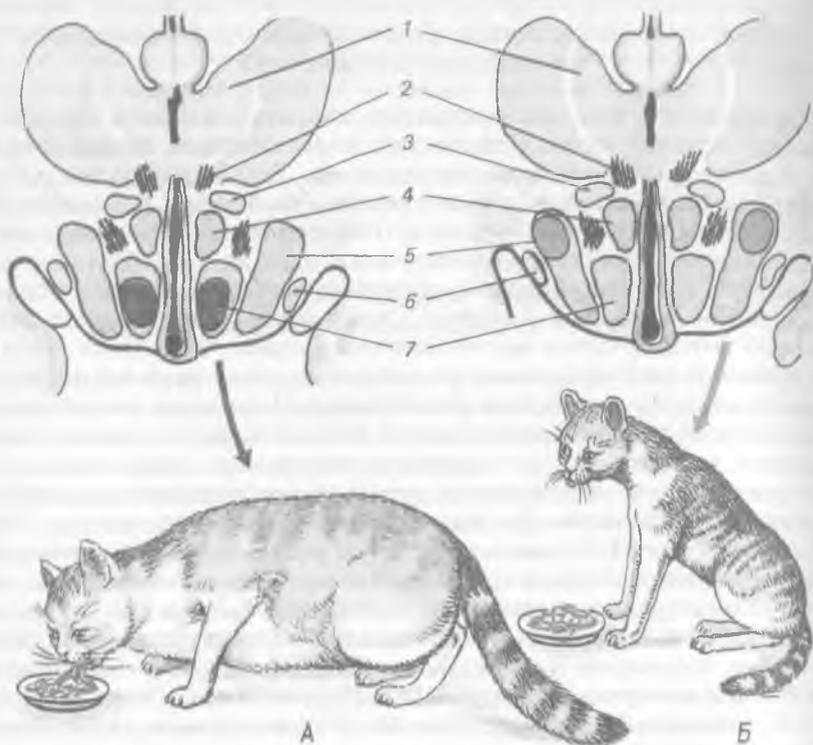


Рис. 3.48. Возникновение пищевых и эмоциональных реакций у животного при поражениях ядер гипоталамуса:

1 — таламус, 2 — путь от таламуса к гипоталамусу (перерезка), 3, 4 — гипоталамические ядра, 5 — латеральная область гипоталамуса, 6 — супраоптическое ядро гипоталамуса, 7 — вентромедиальные ядра гипоталамуса; поражение вентромедиальных ядер гипоталамуса вызывает «волчий» аппетит и ярость (А); поражение латеральной области гипоталамуса — потерю аппетита и исхудание (Б)

ванных и децеребрированных животных. Так как полноценное аффективное поведение невозможно без участия в нем высших отделов мозга, описанные особенности поведения (опущенная голова, прижатые уши, оскаленные зубы, выпускание когтей) обозначили как «ложную ярость». Действительно, комплекс аффективных реакций, вызываемых локальной стимуляцией подкорковых структур, нельзя отождествлять с полноценным эмоциональным состоянием. Эти реакции следует рассматривать лишь как отдельные элементы естественного аффекта (рис. 3.48).

Благодаря избирательному удалению различных структур мозга удалось определить их участие в формировании целенаправленного поведения. Так, после разрушения *латеральных отделов гипота-*

гипоталамуса было обнаружено подавление мотивации к потреблению пищи и воды, сочетающееся с изменениями в эмоциональной сфере животного. Извращение эмоциональных реакций наблюдали у обезьян резус с удаленными височными долями, миндалевидным телом и передним гиппокампом (синдром Клювера — Бьюси). Особое место в этих изменениях играло удаление миндалевидного тела. Функционально оно тесно связано с вентромедиальной и задней областями гипоталамуса и перегородкой. Повреждение миндалевидного тела снижает агрессивность животных, но последующее повреждение вентромедиальной области гипоталамуса вызывает у них проявления злобности. Разрушение септальной зоны ведет к агрессивности, которую можно предотвратить, повредив миндалевидное тело.

Согласно представлениям П. Мак-Лина, в формировании мотивационно-эмоциональных состояний играют роль два круга: *амигдаллярный* и *септальный*. Первый связан с пищевыми и защитными реакциями, второй — преимущественно с половыми.

Подкорковые эмоциогенные структуры оказывают активирующее влияние на кору головного мозга. Она же, в свою очередь, на основании оценки сигналов из внешней и внутренней среды определяет формирование эмоционально окрашенных целостных поведенческих актов.

У человека и животных существует *функциональная межполушарная асимметрия*. Специализация больших полушарий головного мозга проявляется и в эмоциональной сфере. Более эмоциогенным является правое полушарие, играющее преимущественную роль на ранних этапах овладения навыками. У человека положительные эмоции связаны в основном с левым полушарием, отрицательные — с правым. Соответственно различается и оценка афферентации от периферических рецепторов: различные психосоматические проявления чаще связаны с левой половиной тела. Левая половина лица в большей степени отражает отрицательные, правая — положительные эмоции. Эти различия проявляются уже у новорожденных, в частности в асимметрии мимики при вкусовом восприятии сладкого и горького.

Трудности в определении локализации эмоциогенных структур мозга у животных были в значительной степени преодолены после открытия в 1954 г. Дж. Олдсом и П. Милнером *феномена внутримозгового самораздражения*. Крыса получала возможность, нажимая на педаль, замыкать цепь тока и таким образом стимулировать через живявленные в мозг электроды различные его отделы. Высокий уровень положительного подкрепления в тех случаях, когда электрод находился в положительной эмоциогенной структуре («зоны награды», «центры удовольствия», «система поощрения»), приводил к выработке инструментального условного рефлекса в течение нескольких минут.

«Зоны награды» созревают очень рано и уже в первые дни после рождения включаются в регуляцию поведения. Системы отрицательного подкрепления («зоны наказания») также готовы к функционированию на самых ранних этапах постнатальной жизни. Если

электрод вживлен в «зону наказания», животное, замкнув один раз цепь тока, в дальнейшем избегает нажимов на педаль.

Таким образом, по стремлению животного к максимизации или минимизации электростимулирования данной «точки» можно отнести ее к системам положительного или отрицательного подкрепления.

3.26.5. Эмоциогенные системы мозга

У крысы 35 % клеточного пространства мозга связано с положительной эмоциогенной системой, только 5 % — с отрицательной, 60 % — с отсутствием побуждения к повторению или избеганию стимуляции. Принципиальная организация эмоциогенных систем мозга оказалась весьма сходной у представителей разных отрядов млекопитающих. На рис. 3.49 представлена топография эмоциогенных систем мозга.

В процессе обучения животные выбирают силу тока и ритм нажатий на педаль, ведущие к наибольшему «вознаграждающему» эффекту. Как и естественное аффективное поведение, внутримозговое самораздражение сопровождается комплексом вегетативных реакций симпато-парасимпатической природы.

«Зоны награды» находятся в тесном соседстве с мотивационными структурами мозга. В некоторых случаях слабое принудительное раздражение определенной «точки» вначале вызывает потребление пищи, воды или другое поведение, направленное на удовлетворение биологической потребности. При увеличении силы тока животное переходит к реализации самораздражения. В других случаях можно выделить «точки», изолированно связанные только с определенной мотивацией или только с реакцией самораздражения. Следовательно, мотивационные и эмоциогенные структуры представляют собой хотя и функционально взаимозависимые, но дискретные нейроанатомические системы.

Опыты, проведенные на щенках начиная с периода новорожденности, показали, что на разных этапах онтогенеза наблюдается различное взаимодействие мотивационных и эмоциогенных систем мозга. Свойственное взрослому животному единство мотивационно-эмоционального поведения является результатом формирования сложных условно-рефлекторных стереотипов, отражающих опыт существования в определенной внешней среде, т. е. наиболее целесообразных приспособления к конкретной обстановке.

Пластичность поведения хорошо прослеживается в экспериментах с телестимуляцией различных мозговых структур (Х. Дельгадо). Раздражение определенных участков таламуса или центрального серого вещества вызывало у вожака колонии обезьян повышенную агрессивную реакцию, однако это проявлялось лишь по отношению к сопернику; он никогда не нападал на маленькую самку, свою любимую подругу. Показано, что в зависимости от ситуации стимуляция одной и той же «точки» может вызывать различные целенаправленные действия (пищевые, питьевые, половые, защитные,

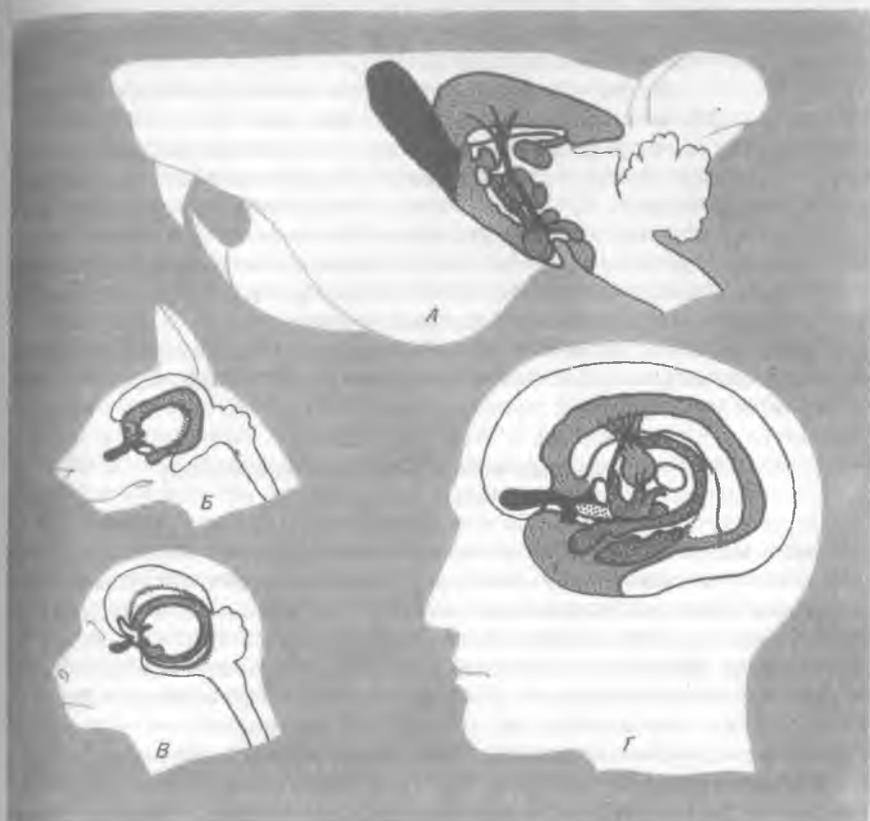


Рис. 3.49. Топография эмоциогенных зон мозга (показаны коричневым цветом) у крысы (А), кошки (Б), обезьяны (В) и человека (Г)

агрессивные реакции) с присущей им эмоциональной окраской. В соответствии с подобной пластичностью мотивационно-эмоциональных реакций телеметрическая стимуляция одной и той же «точки» мозга вызывает самые разные формы поведения в зависимости от того, исследуется ли оно в лабораторных условиях или в экологически адекватной среде.

Эмоциональные состояния строятся на основе определенных *нейрохимических механизмов*. Фармакологический анализ показал, что настроение у человека и самораздражение «зон награды» у животных зависят от нейромедиаторного баланса в ЦНС. Однако попытка связать определенное эмоциональное состояние с уровнем какого-либо медиатора потерпела неудачу.

«Точки» мозга, в которых можно вызывать самораздражение, связаны с дофаминэргическими и норадренэргическими системами,

снижение их активности подавляет самораздражение «зон награды». Возможно, однако, что положительное эмоциональное возбуждение определяется норадреналином, тогда как дофамин лишь активирует систему побуждения к самораздражению.

По другим предположениям, подкрепляющая функция эмоций зависит от дофамин- и серотонинэргических систем, а мотивационные реакции — от норадренэргической. Несомненно доказано участие в формировании положительного эмоционального состояния эндогенных опиатов. В свою очередь, эндорфины модулируют состояние серотонинэргической системы. По мнению некоторых исследователей, серотонинэргическая и холинэргическая системы обслуживают отрицательные эмоции. Существуют, однако, сведения о подавлении агрессивных тенденций серотонином.

Таким образом, можно предполагать, что в реализации различных эмоциональных состояний участвуют все нейромедиаторные системы мозга.

3.26.6. Влияние эмоциональных состояний на обучение и память

Связь мотивационных и эмоциогенных систем мозга проявляется в существенной роли, которую играет уровень мотивационно-эмоционального возбуждения в процессах *обучения*. Оно затруднено при низком уровне мотивации и подкрепления. Высокий уровень потребности формирует выраженное эмоциональное возбуждение, сопровождающееся сильным эмоциональным напряжением. Оно наиболее четко проявляется на первой стадии выработки условного рефлекса — стадии генерализации, по мере его упрочения постепенно снижается. Как можно видеть по ряду вегетативных проявлений (например, частоте сердцебиений), даже оборонительные условные рефлексы после их упрочения реализуются автоматически без каких-либо проявлений эмоционального возбуждения.

Оборонительные условные рефлексы, связанные с отрицательным подкреплением, формируются значительно быстрее и длительнее сохраняются, чем условные рефлексы, вырабатываемые при положительном подкреплении (например, пищедобывательные). Так, условно-рефлекторные вкусовые аверсии — отказ от пищи, потребление которой вызвало отравление, — вырабатываются при однократном сочетании вкусовых сигналов с последующим дискомфортным состоянием, причем этот рефлекс может сохраняться в течение многих месяцев, а иногда и лет.

Принято считать, что запоминание и длительность сохранения памятного следа пропорциональны эмоциональному напряжению. Однако, как показали эксперименты на испытуемых-волонтерах, низкий и высокий его уровни отрицательно сказываются на обучении и процессах памяти. Наиболее благоприятным для них оказался умеренный уровень эмоционального напряжения, соответствующий умеренной активации ЦНС. Наблюдения на школьниках разного возраста показали, что в I—III, IX и X классах положительное

подкрепление улучшало, а в IV—VIII — ухудшало запоминание. Предполагают, что разнонаправленные влияния эмоционально-положительной и -отрицательной систем на мнестические процессы этих возрастных групп определяются гормональными факторами, соответствующими этим периодам развития.

В опытах на животных было показано, что *условно-рефлекторные реакции*, подкрепляемые непосредственной электрической стимуляцией эмоциогенных структур мозга, формируются очень быстро. При этом можно переделать значимость исходно отрицательных раздражителей. Так, у собак вырабатывали положительную реакцию на вкус горького раствора, сочетаемого со стимуляцией «зон награды». Этот же механизм, по-видимому, лежит в основе условно-рефлекторного формирования предпочтения человеком веществ с исходно индифферентными или отрицательными вкусовыми свойствами, если они оказывают положительный эмоциональный эффект. Привычка потреблять эти вещества может быть чрезвычайно сильной, а в некоторых случаях перейти в патологическое влечение. Показано, что начальные стадии формирования наркоманий определяются эйфорией, связанной с активацией «зон награды».

Влияние эмоциональных состояний на обучение и память определяется также модулирующим действием подкрепляющих систем мозга на сенсорные процессы (зрительная, слуховая, вкусовая, болевая и другие системы). В частности, стимуляция «зон награды» изменяет электрические характеристики нейронов ряда анализаторов на разных уровнях мозга, т. е. эмоциогенные системы мозга оказывают модулирующее влияние на обработку сенсорной информации.

Влияния, оказываемые на сенсорные процессы, обучение, память эмоциональными состояниями, характеризуются разной степенью напряженности. В ряде случаев преимущественно обращают внимание на аффекты, крайние эмоциональные состояния, характеризующиеся выраженными субъективными и объективными показателями. Однако эмоциональная окраска присуща любой деятельности и не обязательно проявляется как ярко окрашенное переживание. Состояния общего комфорта или дискомфорта, отражающие баланс между уровнем активности положительных и отрицательных эмоциогенных систем, являются *основой организации целостных поведенческих актов*.

Наряду с исследованием физиологических механизмов аффективных состояний было обращено внимание на разработку общетеретических представлений о роли эмоций в организации поведения. Согласно *биологической теории* П. К. Анохина, эмоции возникли в процессе эволюции как средство быстрой оценки потребностей и их удовлетворения в соответствии с состоянием внешней ситуации. Если параметры достигнутого эффекта соответствуют свойствам акцептора результатов действия, возникает положительная эмоция, если не соответствуют — отрицательная.

Потребностно-информационная теория П. В. Симонова рассматривает эмоцию как отражение мозгом человека и высших жи-

вотных качества и величины определенной потребности и вероятности ее удовлетворения. Регуляторная роль эмоций проявляется в их отражательно-оценочной, переключающей, подкрепляющей, компенсаторной (замещающей) функциях. Подобный подход к рассмотрению эмоций сближает физиологические, психологические и философские аспекты изучения этого важнейшего феномена в поведении человека и животных.

Другая сторона исследования эмоций связана с разработкой вопросов их *нарушения*. Ослабление деятельности систем положительного подкрепления или усиление деятельности системы отрицательного подкрепления приводит к *гипотимии* — депрессивному состоянию с проявлением тревоги, страха, апатии. При этом происходят ослабление мотивационных процессов, снижение массы тела, нарушение работы внутренних органов.

При *гипертимии* наблюдаются повышенное настроение, усиление двигательной активности, легкая отвлекаемость. Нередко фазы гипотимии и гипертимии перемежаются. У человека описаны и другие разновидности нарушения эмоциональной сферы, причины которых различны. Как правило, в основе глубоких нарушений эмоциональной сферы лежат генетические факторы. Обычно гипотимия и гипертимия сопровождаются значительными отклонениями в балансе нейромедиаторов. Так, при маниакальных и депрессивных состояниях изменяется синтез дофамина, норадреналина и серотонина в разных отделах мозга. Ряд симптомов этих заболеваний, в частности тревожность и депрессию, можно воспроизвести на животных с помощью введения нейротоксинов или фармакологических веществ, подавляющих синтез норадреналина, серотонина и опиатов.

3.26.7. Неврозы

При взаимодействии человека и животных с внешней средой возникают ситуации, характеризующиеся конфликтом между потребностями и возможностями их удовлетворения. Они ведут к формированию состояния напряжения — *эмоционального стресса* (понятие стресса введено Г. Селье и О. Леви), приспособительное значение которого проявляется в мобилизации защитных сил, направленных на преодоление конфликта. Невозможность его разрешения приводит к формированию длительного застойного эмоционального возбуждения, проявляющегося в нарушениях мотивационно-эмоциональной сферы и в различных соматических заболеваниях.

Эмоциональный стресс может привести к развитию ишемической болезни сердца, гипертонии, язвообразованию, дисфункции эндокринной системы. При этом наблюдаются глубокие изменения баланса нейромедиаторов и нейропептидов в ЦНС.

У человека такие нарушения связаны преимущественно с социальными конфликтами. Некоторые из этих проявлений могут быть промоделированы на животных. Так, у вожака стада обезьян, изолированного, но имеющего возможность наблюдать последующие иерархические изменения во взаимоотношениях ранее подчиняв-

шихся ему животных, развивается артериальная гипертензия, а в некоторых случаях и инфаркт миокарда.

Степень устойчивости животных к действию стрессорных факторов различна и может быть установлена в специальных экспериментах. Так, менее устойчивые к стрессу животные отвечают на стимуляцию отрицательных эмоциогенных зон вентромедиального гипоталамуса преимущественно прессорными сосудистыми реакциями, а более устойчивые — прессорно-депрессорными. Снижение эмоционального напряжения и соответственное предотвращение висцеральных нарушений достигается стимуляцией «зон награды» или введением фармакологических препаратов, нормализующих баланс нейромедиаторов в ЦНС.

Исследование различных проявлений эмоционального стресса оказалось полезным для разработки проблемы *неврозов* — группы переходящих функциональных заболеваний психогенной природы. В отечественной литературе принято выделять три формы невроза: *истерический, навязчивых состояний и неврастению*. Возникновение невроза и его форма определяются взаимодействием психотравмирующей ситуации с исходными характеристиками личности. В ряде случаев невротическое состояние развивается на фоне недостаточности структур лимбико-ретикулярного комплекса. Эмоциональные нарушения занимают в симптоматике неврозов одно из ведущих мест.

И. П. Павловым было введено понятие *экспериментальные неврозы* — функциональные нарушения (срыв) высшей нервной деятельности в результате перенапряжения основных нервных процессов. Учение И. П. Павлова об экспериментальных неврозах оказалось плодотворным для понимания ряда сторон патологии психической деятельности у человека. Однако нельзя отождествлять сложную клиническую картину невроза у человека с нарушениями поведения у животных, на которых можно лишь моделировать определенные симптомы заболевания. Тенденция к отождествлению большей части функциональных нарушений поведения животных с экспериментальными неврозами создала положение, которое затрудняет прямое сопоставление клинических и экспериментальных данных. Вместе с тем возможность исследовать у животных отдельные проявления невроза у человека, а также проводить их фармакологический анализ приносит существенную пользу неврологической клинике.

Основными приемами выработки экспериментального невроза И. П. Павловым и его сотрудниками было создание *конфликтной ситуации* при столкновении разнонаправленных мотиваций, например пищевой и оборонительной, или же необходимости решения трудной задачи (дифференцирование близких по параметрам условий сигналов и т. п.).

Массовое проявление невротических реакций у собак, находившихся в виварии, затопленном во время ленинградского наводнения 1924 г., позволило И. П. Павлову сделать ряд важных обобщающих выводов о закономерностях развития патологии высшей нервной деятельности. Он постулировал зависимость невротизации от силы,

подвижности и уравновешенности корковых процессов возбуждения и торможения. В соответствии с ними была предложена классификация темпераментов у человека.

Эксперименты, проведенные на собаках, показали, что неврозы легче возникают у животных слабого и сильного неуравновешенного типа высшей нервной деятельности. Анализируя происхождение истерии, И. П. Павлов рассматривал ее как следствие слабости нервной системы.

Современные методы исследования усложнили эту схему. Оказалось, что при экспериментальном неврозе функциональные изменения возникают прежде всего в лобных отделах новой коры, лимбических структурах и ретикулярной формации среднего мозга. Показано нарушение баланса нейромедиаторов в ЦНС и в крови, в частности между катехоламинами и ацетилхолином. Хотя неврозы и рассматривают как функциональные заболевания, выяснилось, что они сопровождаются развитием реактивных и дегенеративных процессов в различных отделах мозга. Показана роль информационных факторов в развитии патологии мотивационно-эмоционального поведения (П. В. Симонов, М. М. Хананашвили, Г. Н. Крыжановский). Большую роль при этом играют нарушения памяти (И. С. Бериташвили, Н. П. Бехтерева).

Изучение патологии высшей нервной деятельности подтвердило роль обратной связи от соматических и висцеральных систем в поддержании отрицательного эмоционального состояния.

Исследование патологии высшей нервной деятельности позволило привести ряд новых фактов, свидетельствующих в пользу существования *эмоциональной памяти* («аффективной памяти», «памяти чувств»), на которую впервые обратил внимание в конце прошлого века русский психиатр С. С. Корсаков и которую И. С. Бериташвили выделил как особую форму памяти (наряду с условно-рефлекторной и словесно-логической). Она особенно четко проявляется при неврозах, в основе которых лежат инертные очаги возбуждения (травматические неврозы, патологические влечения — алкоголизм, наркомания).

Эмоциональные условные реакции могут усиливаться или тормозиться внешними раздражителями, преимущественно ситуационными. Так, уже упоминавшиеся вкусовые аверсии могут быть резко ослаблены в привычной обстановке и в полной мере проявиться в непривычной. У человека и животных отрицательные эмоциональные реакции со всем комплексом вегетативных проявлений могут воспроизводиться при столкновении с ситуацией, сопровождавшейся травмирующими факторами, даже если со времени их воздействия прошло много лет.

Эмоциональное состояние определяется как генотипическими характеристиками, так и условиями, в которых проходило развитие животных. Особо важную роль при этом играют ранние воздействия. Так, изоляция от сверстников или от взрослых особей в раннем онтогенезе повышает неустойчивость к невротизирующим стимулам. Обогащенная или обедненная раздражителями внешняя среда ска-

зывается на морфофункциональном развитии мозга, в частности его эмоциогенных систем. Эти данные, которые получены на животных, позволяют разработать рекомендации для создания условий воспитания детей начиная с периода новорожденности, способствующих оптимальному развитию их мотивационно-эмоциональной сферы.

Заключение

Краткое знакомство со структурой и функцией различных отделов центральной нервной системы позволяет сформулировать несколько общих положений, касающихся принципов организации ее работы.

Одно из них состоит в том, что в основе деятельности нервной системы лежит универсальный физиологический процесс распространяющегося возбуждения — *нервный импульс*. Нервный импульс, распространяясь по поверхности нервной клетки и ее отростков, выполняет в нервной системе функцию носителя информации. Передача информации осуществляется с помощью изменения либо последовательности нервных импульсов во времени, либо распределения между различными клетками. Это так называемое *пространственно-временное кодирование*.

Ведущей формой нервной деятельности являются *рефлексы* — закономерные реакции, возникающие в ответ на раздражение рецепторов изменениями в окружающей или внутренней средах организма. Рефлекторная деятельность представляет собой сложный комплекс взаимодействующих и взаимовлияющих рефлексов. В основе рефлекторной деятельности лежит ряд закономерностей. Это зависимость характера реакции от типа раздражаемых рецепторов и особенностей силы действующего раздражителя, иррадиация возбуждения, обусловленная нефункционирующими межнейронными связями в ЦНС, которые дают возможность активироваться одновременно большому числу нервных связей.

Одна из основных закономерностей заключается в том, что характер рефлекторной реакции способен изменяться в зависимости от состояния тех нервных структур, через которые эта реакция реализуется. При этом изменение возбудимости нервных структур может изменить не только количественную, но и качественную направленность реакции. Примером тому может служить открытое А. А. Ухтомским состояние *доминанты*, т. е. появление очага возбуждения (в частности, под действием гормонов), которое приводит к тому, что стимуляция различных рецептивных полей вызывает возникновение или усиление рефлекторной деятельности нервных структур именно этого очага.

Разные типы рефлексов осуществляются с помощью одних и тех же мотонейронов, с использованием одних и тех же эффекторов, т. е. мотонейроны представляют собой в этом случае *общий конечный двигательный путь*. При этом правилом взаимодействия рефлексов является у однонаправленных ре-

флексов взаимное усиление, у противоположных рефлексов — взаимное торможение.

Общие закономерности тормозного взаимодействия аналогичны закономерностям взаимного усиления. Облегчающие и тормозные взаимные влияния между нервными центрами в процессе сочетанной рефлекторной деятельности описаны Ч. Шеррингтоном на примере спинного мозга в виде положительной и отрицательной одновременной индукции.

При сочетанной рефлекторной деятельности помимо простейшего взаимодействия в нервных центрах возникают еще и сложные явления, разворачивающиеся во времени. Еще в прошлом столетии И. М. Сеченовым было установлено, что прекращение торможения рефлекторной реакции сменяется так называемой *отдачей* — последующим усилением по сравнению с исходной величиной. Явление отдачи рассматривают сейчас как результат дополнительного включения более сложных центральных и периферических путей.

Каждый рефлекторный акт всегда является компонентом сложной системы нервных процессов, направленных на более эффективное выполнение определенной функции организма. Это объединение не бывает жестко фиксированным и представляет динамическое взаимодействие.

Объединение относительно простых рефлекторных механизмов и процессов в более сложные комплексы (функциональные системы), способные уже оценивать результат рефлекторной деятельности и на этой основе регулировать эту деятельность, были изучены П. К. Анохиным. Любая часть нервной системы является многоуровневой и построена по иерархическому принципу. Одиночный нейрон, нейрональная цепь, нервный центр представляют собой соподчиненные уровни системной организации, обладающей определенной направленностью действия. Этот *системный принцип* встречается везде независимо от того, идет ли речь о регуляции висцеральных функций или об организации сложных систем корковых модулей. Системный подход наиболее перспективен при исследовании общих аспектов поведения, таких, как взаимодействие сознания и подсознания, эмоций, научения и памяти.

Следующее положение касается *универсальности* некоторых общих принципов организации нервной системы. В качестве примера можно привести принцип доминанты, одинаково приемлемый для спинного мозга и для колонок сенсомоторной коры. Доминанта как общий принцип работы нервных центров определяет биологическую направленность поведения, без учета которой глубокий анализ механизмов интегративной деятельности мозга практически невозможен.

Сравнительно-физиологические исследования нейронных сетей у позвоночных и беспозвоночных животных показали принципиальное сходство их организации. Такие физиологические феномены, как суммация, синаптическая потенция, рецеп-

рокое торможение и ряд других имеют место в простых нервных системах беспозвоночных и в ЦНС высших позвоночных.

Не меньшее число аналогий дает и клеточный уровень организации. Достаточно напомнить, что все основные постулаты мембранной теории разработаны на гигантских аксонах кальмара, а затем повторены на нейронах позвоночных. Сходство морфофункциональной организации нейронов и нейронных сетей у различных животных свидетельствует о возможно большем консерватизме в области филогенетического преобразования молекулярных и клеточных структур по сравнению с системным уровнем организации, где мы встречаемся с явлениями параллелизма и специфичности.

Регулирующая и управляющая деятельность характеризует все отделы нервной системы. Она распространяется на все области тела, его отделы, органы, ткани. Относительно простыми формами такой деятельности характеризуются структуры *спинного мозга*, первично управляющие *соматическими* и *висцеральными реакциями*. Сигналы для соматических моторных реакций (собственные, защитные, ритмические, позы и другие рефлексы мышц) формируются спинальными мотонейронами, для висцеральных — симпатическими и парасимпатическими преганглионарными нейронами, локализующимися в грудном и крестцовом отделах спинного мозга. Из висцеральных реакций наиболее изучены механизмы, обеспечивающие регуляцию уровня кровяного давления за счет изменения просвета сосудов. По такому функциональному признаку в спинном мозгу разделяются лишь эфферентные нейроны. Что касается чувствительных и особенно вставочных, то они способны активизировать и соматические двигательные нейроны, и висцеральные, управляющие *сосудодвигательной функцией*, регуляцией сокращений мочевого пузыря и др.

Значительно сложнее деятельность спинного мозга рефлекторная деятельность продолговатого мозга и мозжечка (ромбовидный мозг). Их нервные образования (ретикулярная формация ствола, подкорковые ядра, кора мозжечка) не получают сенсорных сигналов непосредственно от рецепторных структур и не отдают также эфферентных сигналов непосредственно исполнительным органам. Они связаны только с другими центрами мозга и являются, строго говоря, надстройкой над первичной сегментарной структурой ЦНС. Осуществляемые ядрами расположенных здесь черепно-мозговых нервов рефлекторные реакции, как и в спинном мозгу, по характеру конечного эффекта разделяются на *соматические* и *висцеральные*. Первые направлены главным образом на поддержание позы, вторые — на обеспечение последовательности восприятия, жевания, глотания и продвижения пищи по пищеварительному каналу.

Ряд важнейших висцеральных функций связан непосредственно с *ретикулярной формацией* продолговатого мозга. В ней

имеются комплексы клеток, ритмичность деполяризации мембран которых у одной части соответствует фазе вдоха, у другой — фазе выдоха («вдыхательные» «выдыхательные» нейроны). На деятельность этих групп нейронов специфическое действие оказывает парциальное напряжение CO_2 в крови. Чем оно выше, тем чаще ритмика, и наоборот. Эта автоматическая деятельность может изменять свою активность под влиянием импульсов из различных рецептивных зон, а также в определенной мере произвольным волевым усилием.

Кроме того, здесь же находятся и комплексы нейронов, связанных с *регуляцией сосудистого тонуса*, одни из них учащают свою деятельность при повышении артериального давления, другие — при его понижении («сосудосуживающие», «сосудорасширяющие» нейроны). Нисходящие пути, образованные такими клетками, направляются в спинной мозг, где синаптически контактируют с преганглионарными симпатическими нейронами, обладающими сосудодвигательными функциями. Подобно дыхательным нейронам, клетки сосудодвигательного центра обладают высокой чувствительностью к изменениям химического состава крови.

Функции сосудодвигательного центра тесно связаны с деятельностью группы нейронов, *регулирующих работу сердца*. Эти нейроны находятся в постоянной тонической активности, которая модулируется влиянием со стороны сосудодвигательного центра. Возбуждение клеток сердечной области через соответствующие ганглионарные нейроны (главным образом метасимпатической природы) вызывает торможение деятельности сердца.

Нейронные механизмы среднего мозга обслуживают в основном дистантные функции организма — зрение, слух, а также регулируют определенные двигательные процессы. Нейроны последней специализации находятся под непосредственным контролем и влиянием коры больших полушарий и подкорковых ядер. Они образуют *систему экстрапирамидных двигательных путей*.

Рефлекторная деятельность промежуточного мозга, который включает большое число различных структур, локализирующихся вокруг третьего желудочка мозга (главными среди них являются *таламус* и *гипоталамус*), исключительно сложна. Все сенсорные системы, за исключением обонятельной, проходят через ядра таламуса перед вступлением в кору. Помимо проекционных нейронов ядер таламуса в нем имеются клетки, аксоны которых следуют в другие подкорковые структуры. Комплексы таких нейронов обозначают как неспецифические ядра таламуса. Посредством двусторонних связей с другими подкорковыми структурами таламус регулирует взаимодействие ряда сложнорефлекторных функций, требующих интеграции соматических и вегетативных реакций.

В этом отношении исключительно важное значение принад-

лежит гипоталамусу. За счет связей со стволовыми структурами мозга и ведущей эндокринной железой — гипофизом — гипоталамус выполняет функцию высшего центра интеграции висцеральных функций, которые далее регулируются симпатическими, парасимпатическими и метасимпатическими частями автономной нервной системы, а также эндокринными влияниями. В этом случае центральные процессы, направляющие деятельность организма на поиск удовлетворения или избегания неблагоприятных ситуаций, обозначают понятием *мотивация*.

Самой новой в эволюционном отношении структурой нервной системы является *конечный мозг*. Все поверхности его полушарий покрыты плащом, образованным серым веществом. Вместе с другими образованиями нервной системы кора участвует в регуляции и координации функций организма, играет исключительную роль в психической или высшей нервной деятельности.

Высшая нервная деятельность представляет собой интегративную деятельность высших отделов мозга, обеспечивающую индивидуальное поведенческое приспособление человека и высших животных к изменяющимся условиям внутренней и окружающей среды. При введении этого понятия И. П. Павлов определил его отличие от низшей нервной деятельности. Последняя объединяет совокупность безусловных рефлексов, обеспечивающих координированную деятельность организма, направленную на поддержание постоянства внутренней среды, например уровня кровяного, осмотического, онкотического давления.

Следовательно, высшая нервная деятельность представляет собой аналитико-синтетическую деятельность коры и ближайших подкорковых образований головного мозга. Она проявляется в способности выделять из окружающей среды ее отдельные элементы и объединять их в комбинации, которые точно соответствуют биологической значимости явлений окружающего мира.

Главная структурная особенность коры — огромное число (более 10 млрд.) нейронов. Клетки всех слоев, которые расположены перпендикулярно по отношению к поверхности коры и тесно связаны между собой и подкорковыми образованиями, образуют комплекс, называемый *колонкой клеток*. Каждая подобная колонка отвечает за восприятие по преимуществу одного вида чувствительности. В коре выделяют сенсорные зоны, к клеткам которых проецируются основные сенсорные системы (вкусная, слуховая, зрительная и др.), а также моторные зоны, которые посылают команды по пирамидным и экстрапирамидным путям в ствол мозга и в спинной мозг. Клетки этих зон также посылают сигналы к эффекторным нервным клеткам.

Одним из узловых вопросов физиологии высшей нервной деятельности является *обучение*. Сейчас принято различать ряд его

форм: 1) облигатное, стимулзависимое обучение (суммация, при-
выкание, импринтинг, подражание); 2) факультативное, эффек-
тзависимое обучение (условные рефлексy, классические и инстру-
ментальные); 3) когнитивное обучение (основанное на образной
памяти, элементарной рассудочной деятельности, вероятностном
прогнозировании).

Важнейшими принципами интегративной деятельности мозга
являются принцип условного рефлекса (И. П. Павлов) и принцип
доминанты (А. А. Ухтомский), сочетание которых обеспечивает
активно-творческий и высокоадаптивный характер целостного
поведения. В качестве главного субстрата управления интегра-
тивной деятельностью мозга сейчас рассматривают высшие
ассоциативные системы; что касается психики человека, то
биологические предпосылки ее формирования зависят от трех
видов потребностей — витальных, социальных и идеальных.

Человеческий мозг характеризуется функциональной и меж-
полушарной асимметрией: правое полушарие работает по прин-
ципу дедукции, т. е. сначала осуществляет синтез, а затем
анализ, левое — по принципу индукции, т. е. сначала анали-
зирует, а затем синтезирует информацию. В формировании
речевой деятельности и мышления человека особую роль
играют активно развивающиеся в онтогенезе ассоциативные
системы больших полушарий мозга.

Рекомендуемая литература

- Айрапетянц М. Г., Вейн А. М.* Неврозы в эксперименте и в клинике. М., 1982.
Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981.
Батуев А. С. Высшая нервная деятельность. М., 1991.
Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в физиологию сенсорных систем. М., 1984.
Бериташвили И. С. Нейрофизиология и нейропсихология. Избр. тр. Л., 1975.
Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности.
М., 1966.
Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1988.
Блум Ф., Лайзерсон А., Хорстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М., 1988.
Бреже М. Электрическая активность нервной системы. М., 1979.
Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Дж. Основные методики и эксперименты для
изучения мозга и поведения. М., 1991.
Гельгорн Э., Луфборроу Дж. Эмоции и эмоциональные расстройства: нейрофи-
зиологическое исследование. М., 1966.
Громова Е. А. Эмоциональная память и ее механизмы. М., 1980.
Дельгадо Х. Мозг и сознание. М., 1971.
Дьюсбери Д. А. Поведение животных: сравнительные аспекты. М., 1981.
Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
Кассиль В. Г. Пищевое поведение в онтогенезе. Л., 1990.
Кассиль Г. Н. Наука о боли. М., 1975.
Ковбаса С. И., Ноздрачев А. Д., Ягодин С. В. Анализ взаимосвязи нейронов.
Л., 1984.
Ковбаса С. И., Ноздрачев А. Д. Информационные характеристики систем
нейронов. Л., 1990.
Косцюк П. Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977.

- Котляр Б. И., Шульговский В. В. Физиология центральной нервной системы. М., 1979.
- М., Кругликов Р. И. Нейрохимические механизмы обучения и памяти. М., 1981.
- Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1988.
- Куффлер С., Николс Д. От нейрона к мозгу. М., 1979.
- Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М., 1980.
- Мак-Фарленж Д. Поведение животных: психофизиология, этология и эволюция. М., 1988.
- М., Механизмы деятельности мозга человека. Т. I. Нейрофизиология человека. 1988. («Основы современной физиологии»).
- Л., Механизмы памяти/Под ред. Г. А. Вартаняна. Л., 1988.
- Ноздрачев А. Д., Чернышева М. П. Висцеральные рефлекссы. Л., 1989.
- Поляков Г. И. Проблема происхождения рефлекторных механизмов мозга. М., 1964.
- М., Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., 1967.
- Серков Ф. Н. Корковое торможение. Киев, 1986.
- Симонов П. В. Эмоциональный мозг: Физиология. Нейроанатомия. Психология эмоций. М., 1981.
- Симонов П. В. Мотивированный мозг: высшая нервная деятельность и естественно-научные основы общей психологии. М., 1987.
- Слоним А. Д. Инстинкт: загадки врожденного поведения организмов. Л., 1967.
- Соколов Е. Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.
- Ухтомский А. А. Доминанта. Л., 1966.
- Функциональные системы организма/Под ред. К. В. Судакова. М., 1987.
- Хайнд Р. Поведение животных: синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.
- М., Хананашвили М. М. Патология высшей нервной деятельности (поведения). М., 1983.
- Шаде Д., Форд Д. Основы неврологии. М., 1976.
- Шеперд Г. Нейробиология. М., 1987. Т. 1, 2.
- Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности/Под ред. А. С. Батуева. Л., 1986.
- Физиология поведения. Нейробиологические закономерности/Под ред. А. С. Батуева. Л., 1987.
- Эволюционная физиология: Руководство по физиологии/Под ред. Е. М. Крепса. Л., 1983. Ч. 2.

4

Физиология сенсорных систем

Все живые организмы нуждаются в информации об окружающей среде как для поисков пищи и особей другого пола, так и при избегании разного рода опасностей. Кроме того, они должны ориентироваться в пространстве и оценивать его важнейшие свойства. Эту возможность обеспечивают сенсорные системы.

Разнообразные раздражители классифицируют прежде всего по *модальности*, т. е. по той форме энергии, которая свойственна каждому из них. Так, раздражители делят на механические, химические, тепловые, осмотические, световые, электрические и др. Эти раздражители передаются с помощью различных форм энергии; например, свет — фотонами, химические раздражители — молекулами и ионами, тепловые — с помощью температуры, механические — посредством механической формы энергии.

Кроме того, все раздражители независимо от их модальности подразделяются на адекватные и неадекватные. *Адекватность раздражителя* проявляется в том, что его пороговая интенсивность значительно ниже по сравнению с *неадекватными* раздражителями, например воздействие светового и механического стимулов на рецепторы глаза. Ощущение света возникает у человека, когда минимальная интенсивность светового раздражителя составляет всего 10^{-17} — 10^{-18} Вт. Но ощущение вспышки можно вызвать и при механическом воздействии на глаз (это явление называют *механическим фосфеном*). Большинству людей оно знакомо по собственному опыту. Так, механическое давление на глазное яблоко воспринимается как свет, а от резкого удара по глазам «из глаз сыплются искры», хотя никакого света при этом не было. Для возникновения вспышки света механическим путем мощность стимула должна быть более 10^{-4} Вт. Следовательно, разница между световым и механическим пороговым раздражителями для рецепторов глаза человека достигает 13—14 порядков.

Деятельность любой сенсорной системы начинается с восприятия рецепторами внешней для мозга физической и химической энергии, трансформации ее в нервные импульсы и передачи их в мозг через цепи нейронов, образующих ряд уровней.

Рецепторам принадлежит важнейшая роль в получении органи-

мом информации о внешней и внутренней средах. Благодаря их большому разнообразию в организме животные и человек способны воспринимать стимулы разных модальностей. Процесс передачи сенсорного сообщения сопровождается многократным преобразованием и перекодированием и завершается общим анализом и синтезом (опознаванием образа). После этого происходит выбор или разработка программы ответной реакции организма. Без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться простые и сложные рефлекторные акты вплоть до психической деятельности человека.

Прежде чем перейти к рассмотрению отдельных сенсорных систем, следует остановиться на основных механизмах физиологии рецепции, которые свойственны всем сенсорным модальностям.

4.1. Механизмы сенсорного преобразования и проведения сигналов

4.1.1. Рецепторы и их классификация

Рецепторы представляют собой конечные специализированные образования, предназначенные для трансформации энергии различных видов раздражителей в специфическую активность нервной системы.

Рецепторные клетки отличаются от остальных по крайней мере в двух отношениях. Во-первых, энергия раздражителя служит для них лишь стимулом к запуску процессов, совершаемых за счет потенциальной энергии, которая накоплена вследствие обменных реакций в самой клетке. Во-вторых, рецепторная клетка обладает на выходе электрической энергией, обязательно передаваемой другим клеткам, которые сами не способны воспринимать энергию данного внешнего воздействия.

Основной структурной единицей большинства рецепторных аппаратов является клетка, снабженная *подвижными волосками*, или *ресничками*. Эти волоски представляют собой как бы периферические подвижные антенны, действующие подобно усилителям по отношению к воспринимаемым раздражителям и участвующие в трансформации раздражителя в нервную сигнализацию. Волоски содержат в своем составе 9 пар периферических и 2 центральные фибриллы. Центральные фибриллы выполняют опорную роль, а периферические, содержащие миозиноподобные макромолекулы, сокращаются под воздействием АТФ. Благодаря их автоматическим движениям осуществляются *непрерывные поиски адекватного стимула* и обеспечиваются наилучшие условия для взаимодействия с ним. Следовательно, в одной и той же клетке представлены и собственно рецепторная, и моторная функции.

Другая сторона деятельности рецепторных элементов заключается во *взаимодействии энергии внешнего стимула с поверхностью антенн*, которые покрыты мембраной (мембрана образована из двойного слоя липидов, ограниченного с обеих сторон слоем белковых молекул). Специфической особенностью рецепторных мембран яв-

ляется включение в их состав биологически активных веществ — пигментов, ферментов, ацетилхолинэстеразы и др.

Следовательно, общий механизм рецепции складывается из механохимических молекулярных процессов, обеспечивающих движение антенн, и общих биохимических циклов при взаимодействии специфического стимула с рецепторными мембранами антенн.

Однако не следует думать, что этой схемой ограничивается восприятие стимула рецепторной клеткой. У некоторых рецепторов во взаимодействии со стимулом *принимает участие вся клетка* (например, хеморецепторные клетки, чувствительные к напряжению кислорода в крови), у других (вкусовые луковицы позвоночных) восприятие осуществляется микроворсинками. В большей части рецепторов кожи, внутренних органов и мышц участки преобразования стимула находятся в окончаниях нервных волокон.

Пороги восприятия высокоспециализированными рецепторами адекватных стимулов чрезвычайно низки. Для возбуждения фоторецептора достаточно одного кванта света, обонятельные рецепторы информируют организм о появлении в атмосфере единичных молекул пахучих веществ, волосковые рецепторы лабиринта способны обнаружить движение примерно такое же малое, как диаметр атома водорода.

По характеру взаимодействия раздражителей всю совокупность рецепторов подразделяют на *экстероцепторы*, воспринимающие раздражения внешних агентов, и *интероцепторы*, сигнализирующие о раздражителях внутренней среды. К первым относят такие высокоспециализированные образования, как рецепторы органов слуха, зрения, обоняния, вкуса, осязания; ко вторым — рецепторы внутренних органов. Одной из разновидностей интероцепторов следует считать *проприоцепторы* (рецепторы опорно-двигательного аппарата).

У экстероцепторов в большей степени выражена так называемая *специализация*, под которой понимают высокую избирательную чувствительность к адекватному раздражителю (*закон специфической нервной энергии Мюллера*). Обладая чрезвычайно высокой чувствительностью к адекватному раздражителю, экстероцепторы, как правило, могут реагировать и на неадекватные стимулы, но лишь на очень интенсивные. Поэтому принято считать экстероцепторы *мономодальными* рецепторными приборами.

Среди интероцепторов также есть мономодальные образования, например хеморецепторы каротидной зоны, предназначенные для химического анализа крови, направляющейся к мозгу. Однако большинство интероцепторов являются *полиmodalными*, т. е. способными реагировать не на один, а на несколько разных по модальности раздражителей, например на температурные, химические и механические. Разница в порогах восприятия адекватных и неадекватных раздражителей у полиmodalных рецепторов не столь ярко выражена, как у мономодальных.

Наиболее понятная и удобная *классификация рецепторов* исходит из различной модальности воспринимаемых ими раздражителей. В соответствии с этим разнообразием все рецепторы живых организмов можно разбить на несколько групп.

1. *Механорецепторы* приспособлены к восприятию механической энергии раздражающего стимула. Восприятие механического раздражителя необходимо как самым низшим организмам, таким, как бактерии и простейшие, так и высокоорганизованным позвоночным животным. У беспозвоночных они представлены первичной механочувствительностью всей поверхностной мембраны (бактерии, простейшие) и специализированными рецепторами, выполняющими экстеро- и проприоцептивные функции у многоклеточных. У позвоночных механорецепторы подразделяются на рецепторы кожи, сердечно-сосудистой системы, внутренних органов, опорно-двигательного аппарата и акустико-латеральной системы. Механорецепторную функцию различных тканей и органов выполняют рецепторы аресниччатого типа, тогда как в акустико-латеральной системе рецепторными клетками являются волосково-реснитчатые. Механорецепторы представляют периферические отделы соматической, скелетно-мышечной, слуховой и вестибулярной сенсорных систем, а также боковой линии.

2. *Терморецепторы* воспринимают температурные раздражения. Они объединяют рецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны. У позвоночных терморецепторы подразделяются на холодовые и тепловые; они обнаруживают тепловое излучение косвенно по его влиянию на температуру кожи. У некоторых позвоночных (гремучие змеи) имеются специализированные рецепторы, непосредственно воспринимающие инфракрасные лучи.

3. *Хеморецепторы* чувствительны к действию химических агентов. У наземных животных они образуют периферические отделы обонятельной и вкусовой сенсорных систем, тогда как для водных животных эти понятия теряют смысл, что заставляет использовать термин *хеморецепция* или *химическая чувствительность*. Интероцепторы (сосудистые и тканевые) участвуют в оценке химического состава внутренней среды и связаны с работой висцерального анализатора.

4. *Фоторецепторы* воспринимают световую энергию. Они представлены *цилиарными рецепторами*, т. е. производными клетки со жгутиком, и *рабдомерными*, у которых жгутик отсутствует, а собственно фоторецепторная часть клетки образована совокупностью микровилл.

5. *Электрорецепторы* чувствительны к действию электромагнитных колебаний. Они обнаружены в составе боковой линии у круглоротых, пластиножаберных, многих костистых рыб и некоторых хвостатых амфибий. К ним относятся ампулированные и бугорковые электрочувствительные рецепторные органы.

6. *Болевые (ноцицептивные)* рецепторы воспринимают болевые раздражения. Однако наряду со специализированными нервными окончаниями болевые стимулы могут восприниматься также и другими типами сенсорных аппаратов.

На уровне молекул и клеточных мембран основные рецепторные механизмы в пределах данной модальности имеют много общих свойств у разных типов и видов животных. Однако в зависимости от образа жизни, среды обитания и ряда других биологических

факторов рецепторные приборы организмов могут существенно различаться. У некоторых животных организм может быть вообще лишен многих рецепторов, например в случае крайней адаптации ленточного червя к паразитическому существованию в кишечнике хозяина. В других случаях живые организмы не могут воспринимать ту или иную модальность или имеют ограниченный диапазон для ее анализа. Например, у человека не обнаружены электрорецепторы, существующие у рыб; нет рецепторов, воспринимающих прямое инфракрасное излучение, как у гремучей змеи; глаз человека не воспринимает поляризацию света, как глаза некоторых насекомых; его ухо не ощущает ультразвуковых колебаний, как слуховой аппарат летучих мышей и многих ночных млекопитающих.

Однако бесспорно, что рецепторные аппараты обеспечивают каждый организм достаточным количеством информации, которая необходима для его нормального существования, так как они приспособлены к восприятию именно тех сигналов, которые существенны именно для данного вида животного.

Важнейшее свойство рецепторов — избирательная чувствительность к адекватным раздражителям. Выраженность этого свойства у тех или иных рецепторных аппаратов обусловлена в значительной мере их структурными особенностями. На основании этого все рецепторы могут быть разделены на две группы: первичные (первичночувствующие) и вторичные (вторичночувствующие) (рис. 4.1).

К *первичным* относят такие рецепторные аппараты, у которых действие адекватного стимула осуществляется непосредственно периферическим отростком сенсорного нейрона, который, таким образом, первично встречается с раздражителем. Этот сенсорный нейрон находится на периферии, а не в центральной нервной системе, и представляет собой преобразованный в ходе эволюции биполярный нейрон, на одном полюсе которого расположен дендрит с ресничкой или дендритными отростками, а на другом — центральный отросток — аксон, по которому возбуждение передается в соответствующий центр.

К *вторичным* рецепторам относят такие рецепторы, у которых между окончаниями сенсорного нейрона и точкой приложения стимула располагается дополнительная специализированная (рецептирующая) клетка ненервного происхождения. Возбуждение, возникающее в рецептирующей клетке, передается через синапс на сенсорный нейрон. Следовательно, сенсорный нейрон возбуждается уже не первично внешним стимулом, а опосредованно (вторично) благодаря воздействию рецептирующих клеток. Последние не имеют периферических и центральных отростков, но восприятие стимула у них осуществляется с помощью жгутикообразных волосков.

Первичные рецепторы, впервые появляющиеся уже у кишечнополостных, являются *основным универсальным типом рецепторных элементов*, с которыми связаны все виды рецепции у беспозвоночных. Интересно отметить, что вторичночувствующие эпителиальные клетки обнаружены недавно в органах гравитации у таких низкоорганизованных животных, как гребневики.

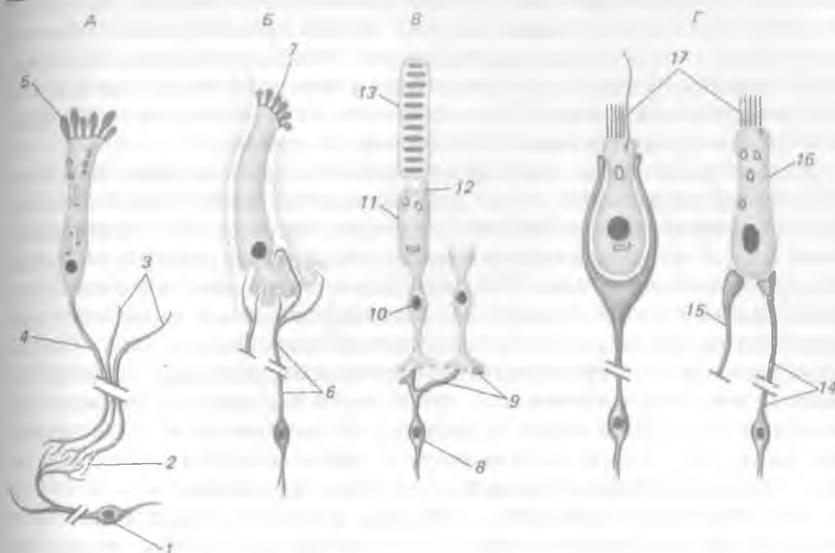


Рис. 4.1. Специализированные первичные (А) и вторичные (Б—Г) рецепторные клетки позвоночных. А — обонятельный рецептор; Б — вкусовой; В — фоторецептор; Г — вестибулярный и слуховой:

1 — митральная клетка, 2 — обонятельный клубочек, 3 — обонятельные нити, 4 — аксон, 5 — реснички, 6 — волокна chorda tympani, 7 — микроворсинки, 8 — биполярная клетка, 9 — волокна, 10 — ядро, 11 — внутренний членик, 12 — рудимент реснички, 13 — наружный членик, 14 — афферентное нервное волокно, 15 — эфферентный аксон, 16 — наружная волосковая клетка (улитка), 17 — волоски

У позвоночных животных первичные рецепторы представлены тканевыми рецепторами и проприоцепторами, а также терморепторами и обонятельными клетками. К вторичным рецепторам следует отнести рецепторные элементы органов боковой линии (механо- и электрорецепторы), волосковые клетки внутреннего уха, рецепторные клетки вкусовых луковид и фоторецепторы глаза позвоночных.

4.1.2. Преобразование сигналов в рецепторах

Практически все сенсорные приборы между раздражителем и рецептирующим субстратом имеют *вспомогательные структуры*. Все они существенно изменяют характеристики раздражающих воздействий, обеспечивают лучшее восприятие стимулов и поэтому играют важную роль в деятельности сенсорных систем.

Вспомогательные структуры могут быть очень сложными, как, например, ухо или глаз, или более простыми — тактильные рецепторы в коже.

Этапы рецепторного акта в первичных и вторичных рецепторах. Через вспомогательные структуры внешний стимул доходит до рецептирующего субстрата, определяющего модальность рецептора, и взаимодействует с ним. Этот первый этап специфического взаимо-

действия между стимулом и специальными рецепторами на молекулярном уровне еще недостаточно изучен: рецепторные участки очень малы, часто труднодоступны для исследования, а сами процессы взаимодействия протекают очень быстро. Однако каковы бы ни были эти механизмы, следствием их является изменение проницаемости плазматической мембраны рецептора.

В качестве *второго этапа* рецепторного акта в рецепторе рассматривают изменение *мембранной проницаемости*. Вследствие этого происходит возникновение ионного тока через мембрану (в основном для ионов Na^+ , а также и для других ионов), создающего на ней локальный электрический потенциал. Это изменение мембранного потенциала рецепторной клетки, возникающее под воздействием раздражителя, называется *рецепторным потенциалом* (РП). А. Ходжкин и А. Хаксли предположили, что проницаемость мембраны для каждого иона обусловлена гипотетическими каналами, позволяющими данному иону свободно проходить через мембрану по градиенту концентрации (см. разд. 1.1). Многие исследователи, работающие в данной области, представляют себе такие каналы, как поры в мембране.

В случае деполяризации мембраны рецептора происходит увеличение проницаемости каналов мембраны для ионов, тогда как при гиперполяризации — закрытие этих каналов. Важно подчеркнуть, что проницаемость мембраны изменяется лишь в той ее точке, где произошло взаимодействие стимула с рецептирующим субстратом. Именно здесь и развивается РП.

Во время возникновения РП внутрь рецепторной клетки входит положительный ток, создаваемый ионами Na^+ или Ca^{2+} . Для того чтобы цепь была замкнута, ток должен выходить через мембрану наружу. Однако, так как выход его через тот же участок, где находится вход, невозможен, ток пассивно распространяется вдоль волокна и выходит из последнего в области наименьшего сопротивления. Расстояние, на которое распространяется этот ток по волокну рецептора, определяют три фактора: сопротивление цитоплазмы, сопротивление клеточной мембраны и диаметр дендрита. Чем меньше сопротивления цитоплазмы и чем больше диаметр дендрита, тем легче и дальше ток распространяется через внутреннюю среду рецепторной клетки.

Распространение электрического тока, зависящее от постоянного сопротивления и емкости мембраны, называется *электротонном*. Поэтому пассивное распространение РП вдоль нервного волокна называют *электротоническим*. Электротоническое распространение РП через дендриты и тело клетки к аксону является *третьим этапом* рецепторного акта.

Последний, *четвертый, этап* на рецепторном уровне состоит в перекодировании переданного электрического ответа рецептора в импульсный разряд, или *потенциалы действия* (ПД), в *афферентном* нервном волокне, который несет в себе информацию для остальных отделов нервной системы.

Потенциалы действия, или нервные импульсы, появляются, когда деполяризующее действие локальных ионных токов достигает некоторого *критического уровня* в зоне, наиболее приспособленной к возник-

новению спайков. Возникнув, нервные импульсы пробегают в форме волны от одного конца нервного волокна к другому. В состоянии же покоя все части поверхностной мембраны поляризованы в равной мере и по аксоплазме или по окружающему ее жидкому внеклеточному проводнику электрический ток не течет. Но изменивший полярность мембранный потенциал активной области (т. е. там, где возникает нервный импульс) создает градиент с уклоном по направлению к участкам нерва, находящимся в покое, и тем самым создает ток. Ток заставляет потенциал этого участка мембраны смещаться в положительную сторону, начиная *новый цикл активации*.

Таким образом, импульс распространяется от одной точки к другой быстро и непрерывно. Потенциалы действия проводятся по аксону в центростремительном направлении (т. е. ортодромно), но одновременно электротонически распространяются по телу клетки и ее дендритам антидромно. Поэтому если установить электрод в теле рецепторной клетки, то будут одновременно регистрироваться и РП, и ПД.

Чаще всего ПД возникает у основания аксона, но возможно его появление и внутри тела клетки, и в нервном волокне. Потенциал действия распространяется по аксону активно, что обусловлено регенеративными механизмами, т. е. самоусилением натриевой проводимости.

Представленные этапы преобразования раздражителя в нервные импульсы относятся к свободным нервным окончаниям и первичночувствующим рецепторам, в которых возникновение РП и ПД происходит в одном и том же сенсорном нейроне (рис. 4.2).

Во вторичночувствующих рецепторах РП сам по себе не может быть источником генерации распространяющегося ПД, так как на пресинаптической мембране специализированной рецептирующей клетки отсутствуют электрогенные участки. Поэтому у вторичных рецепторов место протекания специфических трансформационных явлений и область генерации нервных импульсов находятся в разных клетках и сам рецепторный акт протекает сложнее, чем в первичных рецепторах.

В нем можно выделить дополнительно несколько звеньев: 1) электротоническое распространение РП от места его возникновения к пресинаптической мембране рецептирующей клетки; 2) выделение там медиатора (например, ацетилхолина) под действием РП в синаптическую щель; 3) возникновение возбуждительного постсинаптического потенциала (ВПСП) на мембране контактирующего с рецепторной клеткой нервного окончания под действием медиатора; 4) электротоническое распространение ВПСП с постсинаптической мембраны на участки волокна, обладающие электрогенными свойствами; 5) электрогенные участки мембраны нервного волокна генерируют ПД, распространяющиеся вдоль всего этого волокна и достигающие ЦНС.

Таким образом, во вторичных рецепторах местные потенциалы образуются дважды в течение одного рецепторного акта: РП рецептирующей клетки и ВПСП нервного волокна.

Для того чтобы избежать терминологической путаницы, было предложено называть градуальный электрический ответ рецептиру-

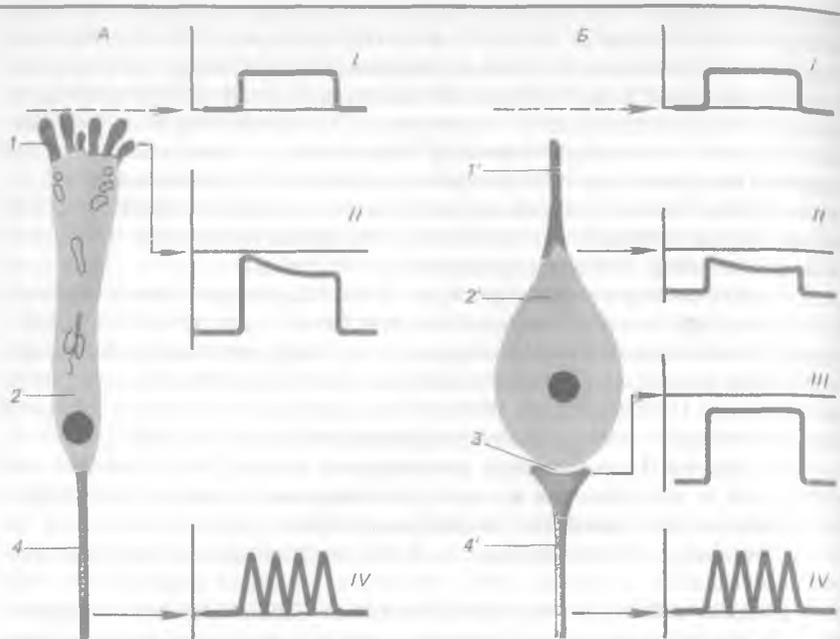


Рис. 4.2. Возникновение электрических потенциалов в первичных (А) и вторичных (Б) рецепторах:

1, 1' — апикальные отростки специальных клеток (обонятельной и вкусовой), 2, 2' — тела специальных клеток, 3 — синапс между специальной клеткой и нервным волокном вторичночувствующего рецептора, 4 — центральный отросток специальной клетки первичночувствующего рецептора (афферентное волокно), 4' — периферический отросток чувствительного нейрона, тело которого расположено на некотором удалении от рецептора (афферентное волокно вторичночувствующего рецептора); I — действие стимула, II — развитие рецепторных потенциалов в первично- и вторичночувствующем рецепторах; III — развитие генераторного потенциала на постсинаптической мембране вторичночувствующего рецептора, IV — образование потенциалов действия в афферентных волокнах

ющей клетки рецепторным потенциалом (РП), а постсинаптический потенциал связан с ней через синапс нервного волокна — генераторным потенциалом (ГП), имея в виду, что он генерирует в нервном волокне потенциалы действия. В первичных рецепторах РП, являясь источником ПД, по существу выполняет функцию генераторного потенциала. Все представленное выше можно изложить в виде схемы рецепторного акта.

Для первичночувствующих рецепторов: I этап — специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора на молекулярном уровне; II этап — возникновение РП в месте взаимодействия стимула с рецептором (следствие изменения проницаемости мембраны рецептора); III этап — электротоническое распространение РП к аксону сенсорного нейрона; IV этап — генерация ПД; V этап — проведение ПД по нервному волокну в ортодромном направлении.

Для вторичночувствующих рецепторов: I-III этапы совпадают с аналогичными этапами первичночувствующих рецепторов, но протека-

ют в специализированной рецептирующей клетке и заканчиваются на ее пресинаптической мембране; IV этап — выделение медиатора пресинаптическими структурами; V этап — возникновение ГП на постсинаптической мембране нервного волокна; VI этап — электротоническое распространение ГП по нервному волокну; VII этап — генерация ПД электрогенными участками этого волокна; VIII этап — проведение ПД по нервному волокну в ортодромном направлении.

Данную схему рецепторного акта в основном принимают большинство исследователей, но некоторые ее детали пока еще недостаточно обоснованы экспериментально.

Основные свойства рецепторного потенциала и потенциалов действия. Систематические исследования функционирования рецепторов (с помощью электрофизиологических методов) были начаты в начале XX в., но и по сей день первичные трансформационные процессы, протекающие в различных рецепторах, остаются малоизученными. Основные работы в этом направлении были выполнены на первичных механорецепторах (мышечные веретена, рецепторы растяжения ракообразных, тельца Пачини) и фоторецепторах беспозвоночных. Именно в этих исследованиях и были выяснены наиболее важные свойства РП и ПД.

Прежде всего следует подчеркнуть, что РП является *градуальным* и его амплитуда зависит от *интенсивности стимула*. Для многих рецепторов установлена логарифмическая зависимость между силой раздражителя и амплитудой РП. Однако встречаются рецепторы, кривая зависимости амплитуды локальной деполяризации которых от величины воздействия носит S-образный характер. В рецепторном потенциале обычно можно различить два компонента: быстрый и медленный. Быстрый возникает в момент нанесения раздражения (*on-ответ*), медленный — в период его стационарного действия. Соотношение между ними, равно как и временное течение РП, определяется при прочих равных условиях адаптационными свойствами рецепторов.

Потенциал действия в отличие от РП развивается по правилу «все или ничего». Очень слабый стимул не вызывает ПД; для этого нужен стимул определенной минимальной (пороговой) силы. Однако на величину ПД сила стимула не влияет. Даже если удвоить или утроить силу надпорогового раздражителя, ПД будет оставаться прежним. Поэтому стимул либо вызовет полный ПД, либо совсем не вызовет его.

Во многих рецепторах временные параметры РП определяются в основном временными параметрами стимула, т. е. этот потенциал существует в течение действия раздражителя. Однако в некоторых, быстро адаптирующихся рецепторах, таких, как тельца Пачини, медленный компонент ответа практически отсутствует. Помимо динамической реакции рецептора на включение раздражителя (*on-ответ*) часто возникает и динамический ответ на выключение воздействия (*off-ответ*). Его возникновение в значительной степени обусловлено механическими свойствами вспомогательных структур и для телец Пачини зависит от упругих свойств многослойной капсулы рецептора. Длительность же ПД обусловлена прежде всего элект-

рогенными и кабельными свойствами нервного волокна и не зависит от параметров стимула.

Рецепторный потенциал распространяется по нервному волокну пассивно электротоническим путем и с декрементом, т. е. амплитуда его постепенно понижается. Потенциал действия распространяется по аксону активно, что обусловлено регенеративными механизмами, т. е. самоусилением натриевой проводимости. Благодаря этому ПД обладает порогом возбуждения, создает короткую рефрактерность (т. е. невосприимчивость нерва к новому раздражению) и характеризуется постоянством амплитуды при распространении на большие расстояния.

Такой способ проведения называется *бездекрементным проведением* и составляет *главную особенность аксона*, отличающую его, например, от пассивного проводника электрических сигналов.

Таким образом, наиболее отличительными чертами РП по сравнению с потенциалами действия являются зависимость его параметров (амплитуды, длительности, скорости нарастания и спадения и т. д.) от различных характеристик раздражающего воздействия, а также декрементный характер распространения.

Спонтанная активность рецепторов. Для многих рецепторных структур, например таких, как волосковые механорецепторы, некоторые хемо- и электрорецепторы и др., характерно наличие *фоновой*, или спонтанной, активности. Она, по-видимому, связана с флуктуационными изменениями мембранного потенциала, спонтанно происходящими в рецепторных клетках, что находит свое отражение в колебаниях амплитуды РП и генерации ПД при отсутствии стимуляции. На первый взгляд это может показаться бесполезным, но в действительности дает ряд важных преимуществ перед рецепторами, не обладающими фоновой активностью. Главное из них состоит в повышении чувствительности рецептора. Очень слабый стимул, который сам по себе не может вызвать деполяризацию, повышает частоту импульсных разрядов. Это означает, что не существует подпорогового стимула: любое малое его усиление меняет частоту разряда.

Другое преимущество спонтанной активности рецептора заключается в возможности *кодировать изменения в обоих направлениях*, как в сторону усиления импульсации, так и в сторону ее уменьшения.

Таким образом, спонтанная активность не только обеспечивает высокую чувствительность, но и позволяет определять, в каком направлении изменяется стимул.

Чрезвычайно низкие пороги возникновения возбуждения, существующие практически у всех высокоорганизованных рецепторов, а также наличие спонтанной активности у многих из них заставляют предполагать стационарное неустойчивое состояние всех возбудимых систем этих сенсорных образований

4.1.3. Адаптация рецепторов

Постоянно действующий стимул лишь в редких случаях создает в рецепторах постоянный уровень возбуждения на неопределенный срок. Чаще при длительном раздражении возбуждение слабеет в

большей или меньшей степени. Это явление называется *адаптацией рецепторов*. В его основе лежат весьма сложные процессы, протекающие в рецепторах и в центральных отделах нервной системы. Субъективно адаптация проявляется по отношению к воздействию постоянного раздражителя. Например, войдя в прокуренное помещение, человек через несколько минут перестает ощущать столь резкий вначале запах табака. Точно так же мы не замечаем непрерывного давления на кожу привычной одежды или яркого света, который вначале нас ослепляет.

В зависимости от способности изменять свою активность в ходе действия длительного раздражения все рецепторы могут быть разделены на две группы: быстро адаптирующиеся, или фазные, и медленно адаптирующиеся, или тонические (рис. 4.3). Существует также и промежуточный тип рецепторов — фазно-тонические.

Фазные рецепторы возбуждаются в начальный и конечный периоды деформации их мембран при низких (тактильные рецепторы) и высоких (фонорецепторы) частотах механического раздражения. Примером очень быстро адаптирующегося рецептора может служить тельце Пачини, генерирующее всего один-два импульса (*on-ответ*) в момент начала действия стационарной деформации и один-два ПД (*off-ответ*) в момент выключения раздражения.

Тонические рецепторы возбуждаются в течение всего периода деформации их мембран. В начальный момент действия раздражителя наблюдаются высокочастотные разряды, после которых импульсация устанавливается на более низком уровне соответственно величине приложенного давления и сохраняется в течение всего времени действия раздражителя. Примером тонического рецептора является медленный рецептор растяжения у ракообразных, активность которого может сохраняться на одном уровне в течение нескольких часов.

В *фазно-тонических рецепторах* электрические процессы регистрируются все время, пока длится раздражение, однако амплитуда РП и частота ПД резко снижаются при длительном его воздействии. Рецепторный потенциал таких рецепторов имеет два четко выраженных компонента: начальный — фазный, последующий — тонический.

Таким образом, организм, имея в своем составе все три типа рецепторов, получает информацию о начальных и конечных моментах воздействия раздражителя, а также о его силе и длительности.

На основе деятельности тонических рецепторов может постоянно анализироваться и проследиваться уровень сенсорного воздействия. Фазный тип реагирования обеспечивает возможность отражать моменты изменения этого уровня, а фазно-тонический — объединяет в себе те и другие свойства.

Адаптационные процессы в рецепторах могут определяться внешними и внутренними факторами. В качестве *внешнего фактора* в механизме адаптации могут выступать свойства вспомогательных структур. Например, как показали специальные эксперименты, основной причиной быстрой адаптации телец Пачини являются свойства вспомогательных структур (капсулы рецептора), которые не пропускают к нервному окончанию статической составляющей раз-

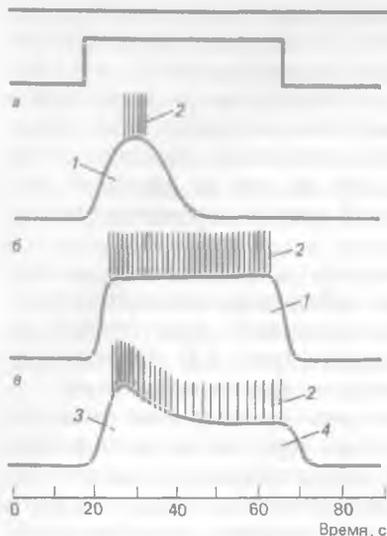


Рис. 4.3. Реакции фазных (а), тонических (б) и фазно-тонических (в) рецепторов при стационарном раздражении:

1 — рецепторный потенциал, 2 — спайковая активность, 3 — фазовый компонент рецепторного потенциала, 4 — тонический компонент рецепторного потенциала; вверху показана отметка раздражения

дражающего действия. Динамическая же составляющая стимула хорошо проходит через элементы капсулы, хотя и уменьшается несколько по амплитуде. Однако после удаления капсулы рецептор начинает вести себя как тонический и генерировать РП в течение действия достаточно продолжительного стимула.

Внутренние факторы механизма адаптации связаны с изменениями физико-химических процессов в самом рецепторе. Сравнительный анализ характеристик мембранных ионных каналов быстро адаптирующихся и медленно адаптирующихся волокон свидетельствует о различии их натриевых и калиевых систем. Различный набор этих ионных каналов может, по-видимому, определять фазный или тонический тип активности сенсорного прибора.

В явлениях адаптации важную роль могут играть также *эфферентные влияния* от расположенных выше нервных центров. При наличии тормозной эфферентной регуляции процессы адаптации в рецепторах ускоряются. Например, стационарная импульсация, поступающая от центров к рецепторам растяжения ракообразных, способна превратить ответ тонического рецептора в фазный.

Таким образом, из представленного следует, что для адаптации рецепторов нет единого общего закона и в каждой сенсорной системе может быть свое сочетание факторов, которое и определяет изменение возбудительного процесса.

4.1.4. Сенсорные пути

Выше было показано, что в рецепторах происходит преобразование сигналов в нервные импульсы, которые по соответствующим сенсорным нервам направляются в ЦНС. Для нее характерна передача сенсорной информации через ряд центров, в каждом из

которых существуют условия для переработки сигналов и их интеграции с другими типами информации.

Центральные пути бывают нескольких видов. Одни оценивают главным образом физические параметры стимула и преимущественно передают сигналы от рецепторов одного типа. Поэтому их называют *специфическими* сенсорными путями. Другие вследствие дивергенции их волокон и конвергенции с другими входами становятся все более мультимодальными, или *неспецифическими*. Неспецифические структуры мозга имеют особое значение для поддержания общего уровня возбудимости мозговых аппаратов. Третьи — *ассоциативные* таламокортикальные пути с их проекцией в соответствующие области коры больших полушарий — связаны с оценкой биологической значимости стимулов. Показано, что с деятельностью таламокортикальных ассоциативных систем связана межсенсорная интеграция.

Следовательно, сенсорная функция осуществляется на основе взаимосвязанной деятельности специфических, неспецифических и ассоциативных образований мозга, которые и обеспечивают формирование поведенческого статуса всего организма.

Одним из существенных факторов эволюции сенсорных систем является постепенное формирование *многоканальности передачи сигнализации* в высшие этажи мозга. Это свойство определяется уже на рецепторном уровне в виде специализации отдельных элементов, а в дальнейшем по мере филогенетического развития организмов все большее число специализированных каналов передачи может быть выделено в пределах одной и той же сенсорной системы. Чем большее число каналов существует в пределах данной сенсорной системы, тем большее число переключений характерно для каждого канала. Вся система переключений строится так, чтобы обеспечить и точную связь однозначных элементов на всех уровнях, и более широкое взаимодействие между всеми элементами каждого уровня. При такой организации нейрон не нуждается в особых сигнальных признаках приходящей к нему импульсации, отражающих качественные свойства раздражителя. Приход к нейрону любого по форме сигнала обеспечит лишь то ощущение, за которое ответственна эта нервная клетка.

Многоканальность передачи сигнализации подразумевает наличие в пределах каждого из каналов соответствующих релейных аппаратов, где происходит дальнейшая обработка импульсного потока, т. е. предполагает многоуровневый или многоэтажный характер передачи сенсорных сообщений, причем чем большее число каналов расположено в пределах данной сенсорной системы, тем большее число таких переключений характерно для каждого из них.

Пути развития принципов многоканальности и многоуровневости в сенсорных системах иллюстрирует схема (рис. 4.4), из которой следует, что строение системы переключений обеспечивает и точную связь однозначных элементов на всех уровнях, и возможно более широкое взаимодействие между всеми элементами каждого уровня. Эти оба механизма необходимы для неискаженной передачи сведений об отдельных признаках и деталях наряду с объединением их при формировании целостного образа.

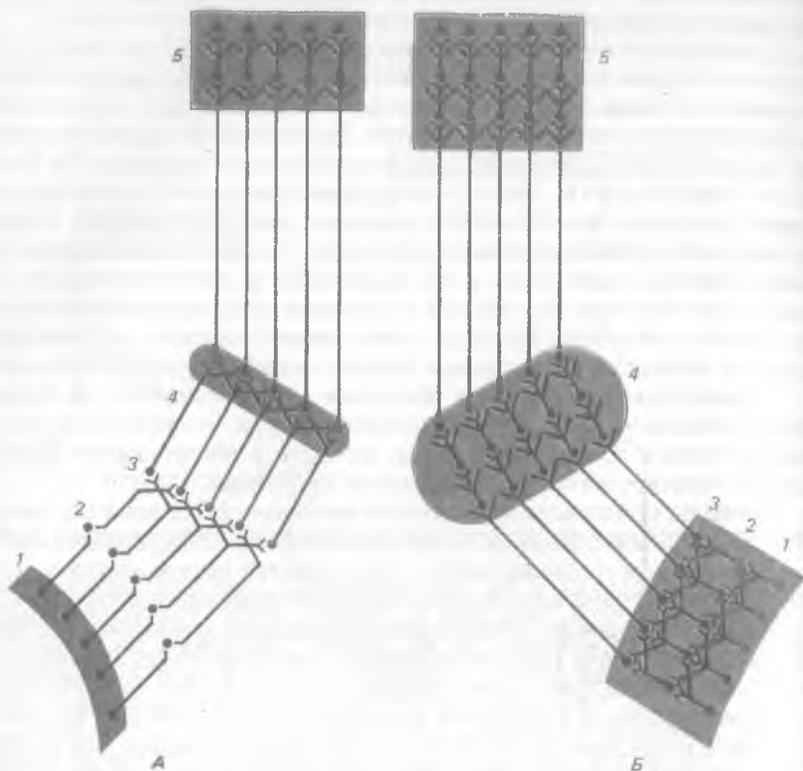


Рис. 4.4. Общая конструкция нейронных переключений в сенсорных системах. А — простая конструкция; Б — более сложная конструкция:

1 — рецепторы, 2 — периферические чувствительные нейроны, 3 — низшая переключающая инстанция, 4 — средняя переключающая инстанция, 5 — высшая переключающая инстанция в коре

Однако установлено, что в пределах сенсорных систем существуют афферентные каналы *срочной передачи информации* (без переключений) в высшие мозговые центры. Считают, что по этим каналам осуществляется преднастройка высших мозговых центров к восприятию последующей информации. Появление таких каналов у высокоорганизованных животных и человека отражает общую тенденцию в совершенствовании конструкции мозга и повышении надежности его сенсорных систем.

В действительности надежность обеспечивается более сложным путем благодаря *частичному взаимному перекрытию нейронов*. Концевые разветвления одного и того же нейрона подходят к нескольким нейронам следующего уровня (дивергенция, мультипликация). Но тот же нейрон может устанавливать контакты, получая импульсацию сразу от нескольких нейронов предыдущего уровня переключения (конвергенция) (рис. 4.5).

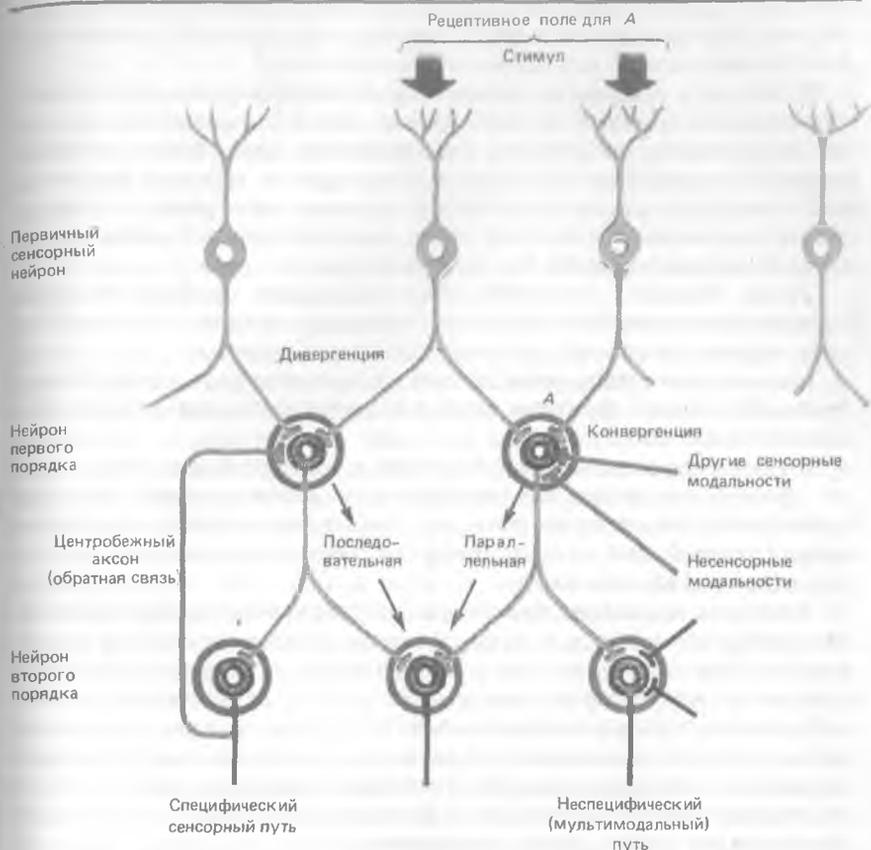


Рис. 4.5. Некоторые общие принципы организации сенсорных сетей

Таким образом, наличие ряда уровней в сенсорных системах, каждый из которых работает по принципу дивергенции и конвергенции, выявляет возможность многомерной пространственной упорядоченности расположения нейронов, избирательно реагирующих на набор простых признаков сенсорных стимулов и поэтапную обработку информации.

Одной из общих черт организации сенсорных систем является принцип двойственной проекции их на кору больших полушарий. Этот принцип тесно связан с многоканальностью организации проводящих систем и заключается в существовании двух различных типов корковых проекций. В самой общей форме их можно разделить на *первичные* и *вторичные* проекции. Как правило, корковые проекции окружены ассоциативными корковыми зонами той же сенсорной системы.

В каждой сенсорной системе наряду с *восходящими* (афферентными) путями находятся и *нисходящие* (эфферентные, центрифугальные) пути. Восходящие и нисходящие волокна в сенсорных

системах, переключаясь в одних и тех же мозговых центрах, теснейшим образом связаны друг с другом, что дает им возможность функционировать в надежном взаимодействии.

Наличие у различных стволовых и таламических образований сенсорных систем входов нисходящих путей указывает на то, что эти образования не следует рассматривать как просто релейные станции. В своей совокупности они представляют собой не пассивный канал линии связи, а являются аппаратами, где может осуществляться управление процессом передачи афферентной импульсации с нижележащих уровней на вышележащие.

Таким образом, существование нисходящих путей и их функциональная значимость позволяют признать наличие *общего принципа обратных связей* для всех сенсорных систем.

Нисходящие связи, по-видимому, выполняют роль «настроечной» функции, и данная функция должна быть тесно связана с аппаратами межсенсорной интеграции.

Рассмотрение процессов регуляции в сенсорных системах с точки зрения интегративной деятельности целого мозга позволяет представить нисходящие пути не только как систему внутрисенсорных связей, но и как *систему общего конечного пути* к рецепторным образованиям.

Учитывая многоканальность и многоуровневость организации любой сенсорной системы и существование специфического и ассоциативного каналов проведения информации, в пределах сенсорной системы можно выделить следующие *уровни*: рецепторный, стволовой, таламический и кортикальный. Оба канала связаны двусторонними взаимоотношениями внутри одного уровня и межуровневыми. Ассоциативный канал на всех его уровнях получает афферентацию от специфического канала и с помощью обратных связей может регулировать деятельность последнего.

Управляющая роль ассоциативных структур и функциональная значимость обратных связей при обработке афферентного потока свидетельствуют о том, что неотъемлемой частью процессов распознавания являются *механизмы фильтрации*. Последние возникают за счет целенаправленного взаимодействия прямых и обратных функциональных связей. При этом они обобщенно отражают комплекс функциональных операций, преобразующих информацию к некоторому виду, который обеспечивает дальнейшую и эффективную обработку.

Такое множество операций организуется за счет кортикального управления афферентным потоком в специфическом канале. Направленность подобного рода управляющих воздействий обеспечивается процессом избирательного внимания к некоторому набору биологически значимых признаков, характеризующих ситуацию.

Таким образом, вектор эволюции периферических и центральных звеньев сенсорных систем направлен на развитие способности животных получать все большую информацию об окружающей среде, все более подробно анализировать признаки сложных раздражителей, выявляя из них такие, которые выделяют адаптивное поведение и ориентацию в пространстве.

4.1.5. Сенсорное кодирование

Механические, химические, световые и другие раздражители, имея разнообразную природу и неся многостороннюю информацию об окружающей среде, преобразуются рецепторами в универсальные для мозга сигналы — *нервные импульсы*. В технике отображение одного сигнала другим принято называть *кодированием*. Следуя этой терминологии, можно говорить, что рецепторы кодируют информацию о среде, т. е. преобразуют сигналы, не воспринимаемые мозгом, в другие сигналы, «понятные» ему.

Какие же свойства раздражителя любой модальности способны преобразовывать и передавать рецепторные приборы в высшие центры? Прежде всего это относится к качеству раздражителя, а затем к его количественным характеристикам: изменению интенсивности, временным показателям и пространственным признакам. Во всех этих преобразованиях участвуют не только рецепторы, но и следующие за ними цепи и центральные отделы нервной системы.

Кодирование качества. Очевидно, что различие действующих на организм внешних сил по их физической и химической природе происходит уже при первой встрече с ними соответствующих рецепторов. Это различие достигается избирательной чувствительностью рецепторов к определенной адекватной для них модальности раздражителя и исключительно низкими порогами возбуждения. Например, глаз раздражается светом, но не реагирует на звук, к которому чувствительно ухо, безразличное к свету. Однако встает вопрос: каким же образом мозг «узнает» модальность действующего стимула, т. е. распознает свет и звук, прикосновение и химическое воздействие? Если потенциалы действия всех нервных волокон в принципе одинаковы, то почему раздражители разных модальностей ощущаются не одинаково?

На первый взгляд ответ кажется очевидным — к каждому виду раздражителей приспособлены соответствующие рецепторы, связанные с вполне определенными отделами ЦНС. Однако в настоящее время установлено, что даже на уровне рецепторов в пределах одной и той же модальности существует своя специализация. Так, области поглощения трех цветовых пигментов в наружных сегментах колбочек у приматов хотя и перекрываются, но каждый рецептор имеет свои характерные максимумы. Или, например, вкусовые рецепторы способны в разной мере отвечать на различные по вкусовым качествам стимулы.

Таким образом, анализ отдельных признаков сенсорных стимулов в нервной системе не может быть основан на показании одного рецепторного элемента, а должен осуществляться их совокупной деятельностью.

Сенсорный проводящий путь состоит из ряда модально-специфических нейронов, соединенных синапсами. Такой принцип организации получил название *меченой линии* или *топической организации*. Этот принцип заключается в пространственно упорядочен-

ном расположении нейронов на различных уровнях сенсорных систем соответственно характеристикам их рецептивных полей.

Понятие *рецептивное поле* имеет важное значение в сенсорной физиологии. С морфологической точки зрения, рецептивное поле — это тот участок рецепторной поверхности (например, кожи, сетчатки глаза и т. д.), с которым данная нервная структура (волокно, нейрон 1-го, 2-го, ..., n -го порядка) связана анатомически, т. е. жестко.

При функциональном подходе рецептивное поле — понятие динамическое, означающее, что один и тот же нейрон в различные отрезки времени в зависимости, например, от характеристики падающего раздражения может оказаться связанным с различным числом рецепторов. Максимальная величина рецептивного поля нейрона в этом случае определяется его анатомическими связями, а минимальная — может ограничиваться всего одним рецептором.

Свойства рецептивных полей отражают возрастающую степень переработки информации и извлечения признаков, которое происходит в нейронах на все более высоких уровнях сенсорных путей.

Наличие дивергирующих и конвергирующих структурных связей могло бы вызывать обширнейшую иррадиацию возбуждения, тогда как слабый сенсорный стимул должен был бы запустить цепную реакцию нейронной сети всего мозга. Однако этого не происходит благодаря явлению *латерального торможения*, которое ограничивает иррадиацию возбуждения и тем самым обуславливает наличие рецептивных полей у центральных нейронов и, следовательно, топическую организацию сенсорных систем. Механизм латерального торможения основан на реципрокном тормозном взаимодействии между рецепторными элементами и между нейронами более высокого порядка.

За счет латерального торможения обеспечиваются избирательный характер реагирования нейронов при воздействии на определенные участки рецепторной поверхности и ее пространственно упорядоченная проекция в целом.

Принципу меченой линии до недавнего времени противопоставляли теорию «структуры ответа», согласно которой рецепторы кодируют качественные особенности раздражителей структурой импульсного ответа. Эта теория предполагала отсутствие жестких связей между рецепторами и соответствующими центральными нейронами. Основанием для нее послужило наблюдение, что кодирование информации осуществляется не одиночными импульсами, а группой равномерно следующих ПД. При этом появляется возможность использовать в качестве сигнальных признаков такие дополнительные параметры выходных сигналов, как частота импульсации или продолжительность межимпульсных интервалов.

Для неравномерно следующих импульсов сигнальными признаками могут служить число импульсов в «пачке» или продолжительность пачек, а также интервалы между ними и периодичность их следования. Возможности такого кодирования безграничны, так как вероятны самые разнообразные вариации с пачками импульсов. Пространственно-временные распределения электрической активности нервных волокон принято называть *паттернами*.

Разнообразные качества стимулов, согласно этой теории, отображаются характерными «узорами» паттернов. Нейроны способны расшифровывать эти сигналы и в зависимости от их структуры формировать ощущения, которые соответствуют раздражителям, кодируемым определенными паттернами.

Нейрон, реагируя по-разному на различные паттерны, может участвовать в выполнении нескольких функций, причем каждый оттенок качества ощущений возникает в результате деятельности комплекса нейронов, образующих *динамические ансамбли*. Возникновение того или иного нейронного ансамбля зависит от характера паттернов, пришедших от рецепторов.

Различия в организации сенсорных систем по принципу меченой линии и в соответствии с теорией структуры ответа можно сравнить с путями развития телефонной связи. Прежде каждый провод телефонной сети связывал между собой лишь двух абонентов. Теперь по одному проводу могут вести переговоры десятки пар абонентов, так как сигналы на выходе телефона каждого абонента имеют свой код.

Экспериментальные исследования проблемы кодирования сенсорной информации привели к выводу, что невозможно объяснить всякое различие качества раздражителей лишь одной теоретической схемой. Для каждой основной модальности эволюция нашла свое решение в соответствии с физическими свойствами различаемых стимулов. Оказалось, что одни качества распознаются сенсорными системами, функционирующими по принципу топической организации, другие — кодируются паттернами. Так, распознавание многих качеств зрительных образов осуществляется мечеными линиями, а вкусовые раздражители кодируются паттернами.

Важной задачей, стоящей перед исследователями механизмов и способов кодирования информации рецепторными аппаратами, является количественная оценка информационных процессов.

Кодирование интенсивности. Количественный анализ раздражителей внешнего мира начинается со сравнительной оценки их интенсивности — более сильное раздражение вызывает более сильное ощущение. Так как частота афферентной импульсации зависит от амплитуды рецепторного потенциала, а она, в свою очередь, пропорциональна интенсивности раздражителя, то кодирование интенсивности стимула осуществляется посредством изменения частоты следования нервных импульсов от рецепторов в мозговые центры. Увеличение интенсивности раздражителя отображается в повышении частоты импульсной активности.

Как правило, между интенсивностью стимула и частотой потенциалов действия существует логарифмическая зависимость, т. е. ощущения увеличиваются пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Это выражение получило название *закона Вебера* — *Фехнера*.

За счет логарифмического преобразования интенсивности рецепторы как бы сжимают информацию в нервных каналах связи, что обеспечивает высокую точность оценки интенсивности при малых ее изменениях. Предполагают, что логарифмическое преобразование

информации в рецепторах облегчает ЦНС анализ и синтез сенсорной сигнализации.

Однако существует и другая точка зрения. Так, например, Стивенс сформулировал *закон степени*, согласно которому интенсивность ощущения пропорциональна раздражению, возведенному в некую степень n , где для большинства ощущений значение n меньше единицы.

Однако при экспериментальной проверке оказалось, что и логарифмическая и степенная функциональные зависимости весьма сходны и могут быть справедливы для средней части рабочего диапазона того или иного органа.

Кроме того, способом кодирования интенсивности сенсорных стимулов является кодирование *числом нервных элементов*, участвующих в ответе. Этот способ кодирования имеет существенное значение, так как не все афференты обладают одним и тем же порогом возбуждения. Разница в порогах возбуждения обусловлена или различием генераторных потенциалов у рецепторов, или различием в легкости запуска механизма генерации импульсов, но так или иначе одни чувствительные волокна активируются при более слабых стимулах, чем другие.

Благодаря разнопороговым элементам зависимость количества рецепторов от интенсивности стимула будет иметь существенно большее значение для динамического диапазона, чем для одного нейрона. Есть основания полагать, что ЦНС «считывает» интенсивность по числу реагирующих элементов, умноженному на среднюю частоту импульсации.

Таким образом, изменения интенсивности раздражителя отображаются колебаниями частоты импульсации в отдельных афферентных волокнах и количеством каналов связи, по которым сигнализация поступает в мозг.

Пространственное кодирование. В некоторых сенсорных системах естественная стимуляция рецепторов характеризуется тем или иным распределением локальных стимулов. Способность определять место или конфигурацию стимулов называется *пространственным различием*.

Наиболее простым способом воспроизведения пространственного расположения стимулов на рецептирующей поверхности является поточечное нанесение их на поверхность в ЦНС. Топическая организация сенсорных систем свидетельствует о многоканальной передаче сигнализации в высшие этажи мозга. Но каждый отдельный канал связи собирает информацию с более или менее широкой рецептивной области, а кроме того, рецептивные поля смежных элементов часто перекрываются. Это перекрытие, во-первых, обеспечивает надежность функции, так как она всегда представлена большим числом элементов, а во-вторых, позволяет стимулам малой амплитуды вступать в контакт с более чувствительными рецепторами, а также вовлекать в возбуждение другие, менее чувствительные рецепторы.

В зрительной и слуховой системах удалось выделить афферентные

каналы, пространственно разнесенные в центральных структурах и связанные с обработкой информации о локализации источника раздражения и его перемещения, а также о хроматических и частотных качествах сигнала.

Способность оценивать направление воздействия стимула присуща и самим рецепторам. Она выражается в том, что рецептор максимально возбуждается при каком-то определенном направлении действия стимула, а при другом не только не возбуждается, но даже тормозится. Например, импульсация в волосковых механорецепторах боковой линии рыб, обладающих в покое фоновой активностью, усиливается при движении жидкости в канале в одном направлении, вызывая деполяризацию, и угнетается при обратном токе, вызывая гиперполяризацию.

Чувствительность к направлению раздражения отмечена для тканевых механорецепторов (тельце Пачини), а также для электрорецепторов в различной реакции на действие катода и анода. Причинами направленной чувствительности рецепторов являются, по видимому, особенности их микроструктуры, а также наличие полярной организации и строгой ориентации молекул воспринимающего субстрата.

Временное кодирование. Обсуждение оценки времени невозможно отделять от других аспектов кодирования. В самом общем виде частота нервных разрядов — это универсальная переменная величина, которая измеряется во времени. Кодирование информации, как правило, осуществляется группой равномерно следующих импульсов. При этом появляется возможность использовать в качестве сигнальных признаков такие временные параметры выходных сигналов, как частота импульсации или продолжительность межимпульсных интервалов. При неравномерно следующих импульсах сигнальными признаками могут служить число импульсов в пачке или продолжительность пачек, а также интервалы между ними.

Для временного различения двух раздражителей также необходимо, чтобы вызванные ими нервные процессы не сливались во времени и чтобы сигнал, вызванный последующим стимулом, не попадал в рефрактерный период от предыдущего раздражения.

Помимо временных интервалов и длительности существуют и другие аспекты сенсорной стимуляции, связанные с временем. Они относятся к *адаптационным процессам* в рецепторах. Как было описано выше, адаптация определяет профиль ответа нервных элементов в зависимости от временной разномерности.

Таким образом, уже на уровне рецепторов осуществляется первичное кодирование качества стимулов и их количественных характеристик: переход из присущей им формы физической и химической энергии в форму нервных импульсов. Преобразованные сообщения поступают на следующий уровень сенсорной системы, где подвергаются дальнейшим преобразованиям, приводящим к изменению кода. Однако ни на одном из уровней сенсорной си-

стемы не происходит восстановление стимула в его первоначальной форме, т. е. декодирование. Этим физиологическое кодирование отличается от большинства технических систем связи, где сообщение, как правило, восстанавливается в первоначальном, декодированном виде.

4.2. Соматическая сенсорная система

Кожа или любой другой наружный покров, отделяющий тело от внешней среды, существует у каждого организма. Через этот наружный покров и его производные животные получают информацию о физических изменениях среды, воздействиях со стороны других живых организмов и различных предметов. Покровы представляют собой сложные по структуре образования и выполняют многообразные функции: защитную, выделительную, обменную, дыхательную и др. Одной из них является *сенсорная рецепция*.

У беспозвоночных сенсорная функция покровов сводится в основном к *дистантной тактильной рецепции* механических раздражителей. Соматическая сенсорная система позвоночных животных в своем составе содержит три категории рецепторов, реагирующих на разные модальности раздражителей. Наиболее примитивной является *болевая*, или *ноцицептивная*, рецепция стимулов, которая сигнализирует о возможности повреждения организма. Вторая модальность — это способность чувствовать окружающую температуру. Восприятие этих раздражителей осуществляется *терморепцепторами*. И наконец, третьим видом рецепции покровов является *механорецепция*, или *тактильная чувствительность*, реагирующая на разные виды механических стимулов (прикосновение, давление, вибрация и др.).

4.2.1. Соматическая сенсорная система беспозвоночных

Формирование всех типов животных происходило в водной среде. Эта среда обладает рядом специфических свойств, которые наложили отпечаток на развитие всех фундаментальных систем организмов, в том числе и на сенсорные. При движении объектов в водной среде возникают сложные физические явления. Ввиду малой сжимаемости воды вблизи движущегося объекта происходит смещение частиц среды — так называемый эффект ближнего поля.

Мелкие подвижные организмы, обладающие ритмически работающими органами (мембраны, жгутики, реснички, плавники и др.), в силу большой амплитуды колебаний и высокой плотности воды являются эффективными источниками ближнего поля. Отсюда становится очевидным, что уже первые живые организмы сталкивались с эффектами ближнего поля и могли выработать рецепторную систему для их восприятия, чтобы успешно ориентироваться в среде, населенной другими организмами. Способность обнаруживать подвижные объекты на расстоянии создавала явные преимущества в пищевом в оборонительном поведении, и неудивительно, что такая

рецепторная система возникла уже на самых ранних этапах эволюции. Она свойственна уже бактериям и простейшим.

Хорошо известны реакция реверсии (изменение на противоположное) направления движения бактерий при приближении к препятствию или направленное перемещение по (или против) градиенту силы тяжести. У инфузорий слабое тактильное раздражение вызывает местную реакцию реверсии биения ресничек, а при большой интенсивности раздражения возникает направленная реакция избегания стимула. Эта реакция может быть вызвана при раздражении любой части тела простейшего. Реакция на тактильную стимуляцию связана у них с *первичной механочувствительностью* всей поверхностной мембраны.

При механической стимуляции поверхности мембраны простейших возникает градуальное де- или гиперполяризационное изменение мембранного потенциала, распространяющееся во все стороны с декрементом, которое можно рассматривать как РП. При достижении определенной амплитуды рецепторный потенциал переходит в спайковый, распространяющийся без декремента и вызывающий реверсию биения ресничек или сокращения тела. Генерация спайков происходит в любом участке тела клетки, где амплитуда РП достигла надпорогового уровня. Предполагают, что первичные механорецепторные процессы приводят к высвобождению ионов кальция, в покое связанных мембранным матриксом, которые активируют АТФазную систему актомиозиновых комплексов сократительных оргanelл.

У многоклеточных беспозвоночных животных начиная с кишечноротовых уже существует *специализированная сенсорная система*, способная к восприятию смещений ближнего поля. В ходе эволюции она совершенствуется в связи с необходимостью обеспечения пищевого и оборонительного поведения или ориентации по отношению к водным и воздушным потокам.

Гидроидные полипы реагируют на проплывающих мимо рачков изгибанием тела и щупалец в направлении добычи и последующим ее захватом. В этом случае стимулом служат низкочастотные смещения частиц воды в ближнем поле, к которым полипы очень чувствительны. Пороговая величина смещения составляет всего 2—3 мкм. Рецепторами являются *гиподермальные чувствительные клетки*, несущие на дистальном конце длинную ресничку (рис. 4.6). Эти клетки расположены диффузно на поверхности щупалец. Реснички торчат наружу и непосредственно подвергаются действию внешнего стимула. Эти рецепторы еще не имеют нейрита и, по-видимому, передают возбуждение прямо на соседние эпителиально-мышечные клетки. В ответ на раздражение гиподермальные рецепторы генерируют лишь градуальный РП, а спайковый ответ возникает только в нервной сети в результате суммации сигналов рецепторов.

Впервые у плоских червей происходит окончательная дифференциация гиподермальных рецепторов на хемо- и механорецепторы. В свою очередь, механорецепторы подразделяются на *контактные тактильные и дистантные рецепторы*, предназначенные для восприятия водных смещений. Эти последние несут на дистальном

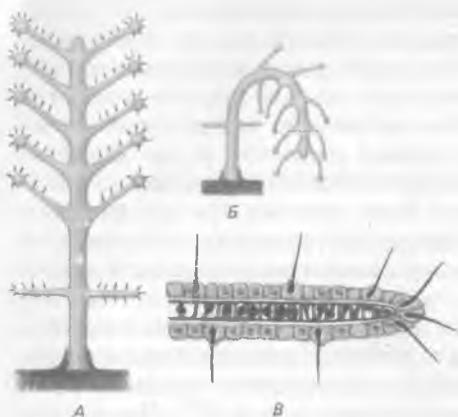


Рис. 4.6. Дистантные механорецепторы гидроидных полипов. А — гидроидный полип с пятью ярусами булавовидных шупалец и одним ярусом нитевидных шупалец; Б — реакция изгиба полипа в сторону механического раздражения одного из шупалец; В — продольный разрез через верхушку нитевидного шупальца (видны торчащие наружу реснички механорецепторов)

конце длинные немоторные реснички, далеко выступающие за уровень ресничек покровного эпителия. Сома рецепторов лежит глубоко под эпителием, а нейрит уходит в ЦНС. Как и у кишечнополостных, между соседними рецепторами существует прямое взаимодействие на уровне нервного сплетения. У кольчатых червей — полихет — в гиподерме обнаружено несколько типов сенсорных образований, которые по своей морфологии могут рассматриваться как механорецепторы.

У членистоногих основным биохимическим компонентом кутикулы служит *хитин*. Так как в кутикуле кольчатых червей хитина нет, считают, что его появление у членистоногих представляет значительный эволюционный шаг и служит важной биохимической меткой при изучении эволюции. У большинства членистоногих хитиновые покровы жестки, что придает необходимую твердость экзоскелету, но требует и соответствующих приспособлений сенсорных рецепторов для обнаружения механических и других стимулов.

Простым тактильным рецептором может служить *трихоидная сенсилла*, обслуживаемая одним биполярным нейроном (рис. 4.7). Воспринимающая часть сенсиллы представлена волоском — пустотелым выростом кутикулы, подвижно сочлененным с покровами с помощью сочленовной мембраны. К его основанию подходит дендрит биполярного нейрона, на кончике которого расположен специализированный цилиарный аппарат в виде одной или нескольких подвижных ресничек. Как и в других типах рецепторов, через этот аппарат осуществляется преобразование энергии внешнего стимула в электрическую энергию первичного импульса. При отклонении волоска в предпочтительном направлении в чувствительном нейроне возникает деполяризационный РП, а при отклонении в противоположную сторону — гиперполяризационный. Когда РП достигает критического уровня, в основании аксона возникают распространяющиеся бездекрементно потенциалы действия.

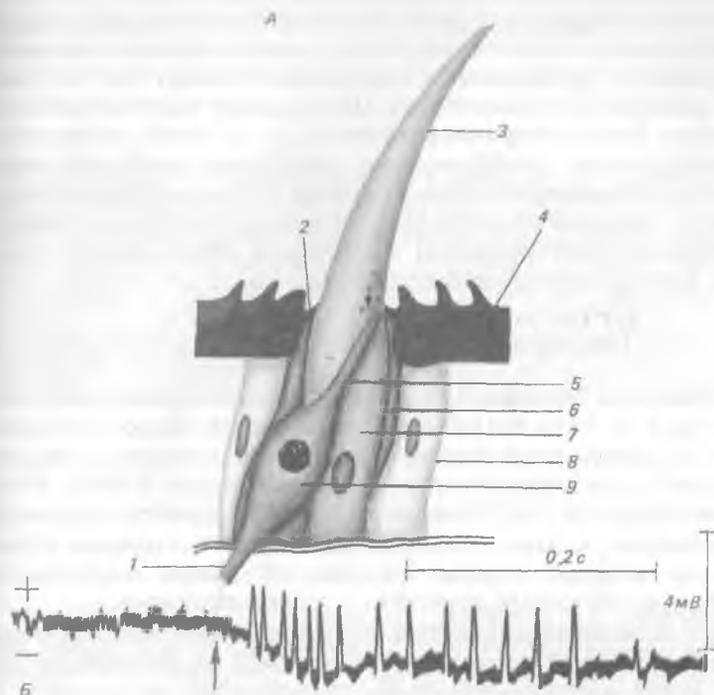


Рис. 4.7. Строение механорецепторной трихонидной сенсиллы (А) и ее электрический ответ на изгиб волоска (Б):

1 — аксон рецепторного нейрона, 2 — сочленовная мембрана, 3 — волосок, 4 — кутикула, 5 — дендрит, 6 — клетка, образующая сочленовную мембрану, 7 — трихогенная клетка, 8 — клетка эпидермиса, 9 — нейрон; на осциллограмме регистрируются медленный рецепторный потенциал (отклонение основной линии вниз) и быстрые колебания потенциала действия; стрелкой обозначено начало раздражения

Кроме нейрона каждая сенсилла включает еще три эпителиальные клетки, окружающие рецептор. Появление дополнительных клеток, взявших на себя часть функций, которые у низших беспозвоночных выполнялись самим рецепторным нейроном, несомненно прогрессивное явление. Оно обеспечило большую автономность рецепторных единиц и создало возможность для более глубокой и пластичной специализации каждого из компонентов сенсиллы.

Разбросанные по всему телу насекомых одонейронные трихонидные сенсиллы выполняют функцию *осязательных рецепторов*. Любая сила, смещающая волосок, — прикосновение, движение воздуха или воды, изменение давления — стимулирует сенсорную клетку. Сенсорные клетки в кутикуле поверхности тела посылают волокна к соответствующему сегментарному ганглию нервной цепи.

Таким образом, параллельно с развитием рецепторного отдела механорецепторных сенсилл возникают *специализированные цент-*

ральные нервные элементы для независимой обработки сигналов от каждого из видов рецепторов. Развиваются центры, формирующие разнообразные и значительно более тонкие реакции организма в соответствии с требованиями окружающей среды, чем это наблюдалось у низших беспозвоночных. Центральные проекции рецепторов становятся более детерминированными, т. е. менее диффузными.

Следовательно, эпидермальные рецепторы перестают работать как диффузная чувствительная нервная система, а функционируют теперь как дискретные рецепторные органы. Они связаны с нервными структурами, ответственными за контроль определенных поведенческих реакций целостного организма.

4.2.2. Соматическая сенсорная система позвоночных

В отличие от беспозвоночных животных все позвоночные лишены кутикулы и их тела покрывает кожа. Кожный покров позвоночных может содержать разнообразные добавочные структуры (например, чешуя рыб, пластинки панциря у черепаха, перья у птиц, волосы у млекопитающих и т. д.). Многие рецепторные приборы поразительно приспособлены к этим специализированным покровным образованиям, но наиболее полные сведения об общей соматосенсорной системе у позвоночных относятся к млекопитающим.

Кожу млекопитающих делят на два основных типа: *голую*, т. е. лишенную волос, и *волосистую*. Структуры рецепторов, заключенные в голую и волосистую кожу, представлены на рис. 4.8. Кожа обоих типов разделена на два главных слоя: эпидермис и дерму. *Эпидермис* является истинной наружной кожей и происходит из эктодермального зародышевого слоя эмбриона. Эпидермис образует также разные специализированные структуры (волосы, перья, когти и железы), которые особенно развиты у высших позвоночных. В эпидермисе непрерывно происходят митозы и миграции клеток к поверхности. В ходе этой миграции клетки образуют на поверхности слой мертвых уплощенных клеток — роговой слой. Он богат *кератином*, очень стойким волокнистым белком, устойчивым к воде, химическим веществам и ферментативному перевариванию. Для позвоночных кератин то же, что хитин для беспозвоночных.

Под эпидермисом лежит *дерма*. Это тот слой, который образует, например, чешую у рыб. У высших позвоночных дерма образовала мягкую, гибкую структуру благодаря толстому слою из коллагеновых и эластических волокон.

В коже располагается целый ряд своеобразных рецепторных образований, реагирующих на три вида модальности: болевую, температурную и механическую. Наиболее простым типом сенсорного рецептора являются *свободные нервные окончания*. Свободные нервные окончания встречаются в дерме и эпидермисе, образуя часто плотные сети и сплетения.

Разветвления нервных волокон на своих концевых отделах всегда покрыты глеей. Глия присутствует в виде либо тонкой мембраны,

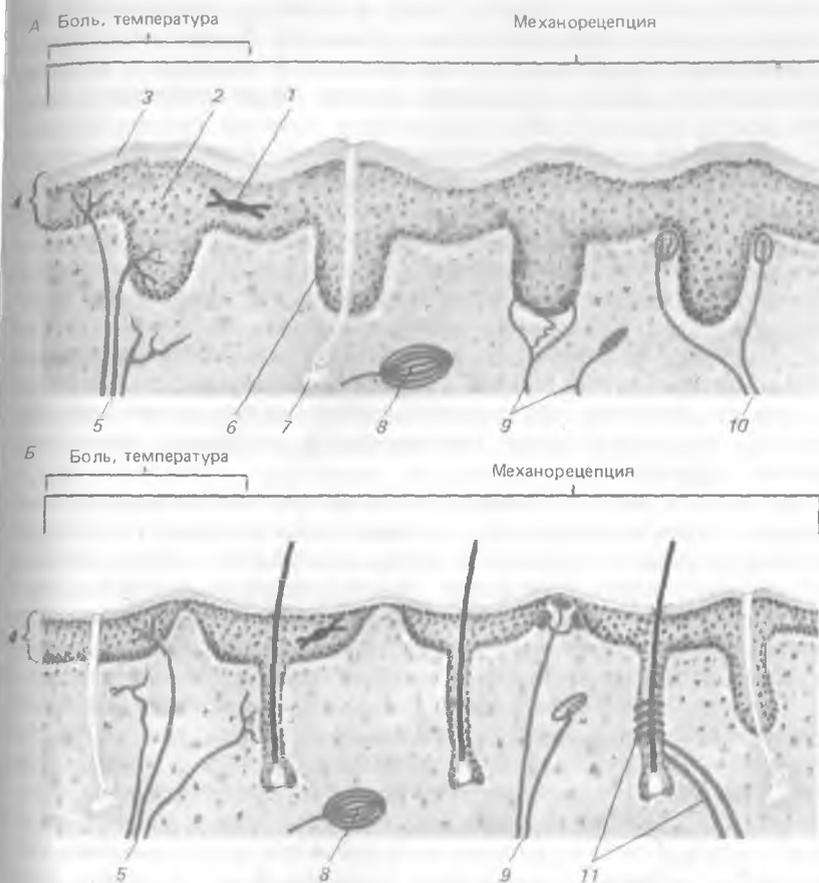


Рис. 4.8. Механорецепторы в лишенной волос (А) и волосистой (Б) коже человека:

1 — меланодит, 2 — герминативный слой, 3 — роговой слой, 4 — эпидермис, 5 — свободные нервные окончания, 6 — сосочки дермы, 7 — потовая железа, 8 — тельце Пачини, 9 — диски Меркеля (окончания Руффини), 10 — тельце Мейснера, 11 — окончание волосяного фолликула

либо ядерно-плазменной массы, поэтому свободные нервные окончания делят на *простые нервные окончания*, отделенные от окружающих тканей тонким слоем цитоплазмы, и *несвободные неинкапсулированные*, глиальный компонент которых состоит из многочисленных ядер, погруженных в протоплазматическую массу.

В процессе эволюции происходило постепенное усложнение тканевых механорецепторов, что морфологически выражалось в увеличении массы глиального компонента и его дифференцировке. Так, у круглоротых и хрящевых рыб преобладают простые нервные окончания. У костистых рыб и амфибий наряду с простыми появляются сложные неинкапсулированные рецепторы. У рептилий, птиц и

млекопитающих наряду с рецепторами первого и второго типов появляются рецепторы третьего типа, в которых представлены два разнокачественных вида глиальных элементов. В наиболее высокоорганизованных рецепторах они образуют наружную капсулу и внутреннюю колбу, имеющие разное функциональное значение.

В сосочковом слое кожи человека без волосяного покрова — дерме пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке, половых органах и сосках груди — выявлены свободные нервные окончания, а также морфологически дифференцированные образования. В коже пальцев, ладоней и подошвенной поверхности находятся *тельца Мейснера*. Эти тельца имеют конусовидную форму, сложное внутреннее строение, и покрыты капсулой. В более глубоких слоях кожи, в дерме и подкожной клетчатке у основания сухожилий располагаются *тельца Пачини*, *диски Меркеля*, *концевые колбы Краузе* и др., которые представляют собой сложно организованные аппараты, предназначенные для рецепции локальных изменений давления и растяжения.

В волосистой коже основным типом рецепторов являются также свободные нервные окончания, которые представляют собой диффузные разветвления нервных волокон, переплетающихся с другими нервными волокнами. Еще одним видом окончаний являются *волосные мешочки*, которые состоят из плотных корзинчатого типа разветвлений и тонких нервных волокон между клетками вокруг волосяного фолликула. Рецепторы волосяного мешочка связаны с мягкотными нервными волокнами. Каждый волос иннервируется несколькими волокнами. В свою очередь, одно и то же волокно может иннервировать большое количество волос. Таким образом, зоны иннервации отдельных волокон широко перекрывают друг друга.

В нижних слоях волосистой кожи встречаются сходные с голой кожей клетки Меркеля, которые группируются в приподнятых участках кожи, называемых *куполами Пшукса*. В толще дермы заложены *органы Руффини* и тельца Пачини.

Физиологи уже давно интересовались корреляциями между типом концевых органов и специфическим ощущением. Первоначально свободные нервные окончания считали рецепторами боли, тельца Руффини — тепловыми рецепторами, концевые колбы Краузе — холодowymi рецепторами, тельца Пачини — рецепторами давления, тельца Мейснера и окончания в волосяных фолликулах — рецепторами, реагирующими на прикосновение. Такие корреляции представлялись логичным выражением доктрины специфических нервных энергий, выдвинутой в 30-х годах прошлого века И. Мюллером.

Современные представления о функциях различных концевых рецепторов несколько отличаются и не столь категоричны. Тем не менее оказалось, что большинству специализированных концевых образований присуща предпочтительная чувствительность к определенным видам стимуляции, тогда как свободные нервные окончания являются полимодальными рецепторами. Эти последние от-

вечают на ноцицептивные и температурные стимулы, а также на механическое раздражение.

Ноцицептивная (болевая) чувствительность. В организме животных и человека боль возникает при действии самых разнообразных раздражителей. Некоторые физиологи считают, что существуют специфические болевые рецепторы с собственными нервными проводящими путями. Однако более правдоподобной кажется связь болевых ощущений с величиной энергии раздражителей, а не с их модальностью.

Причиной возникновения боли считают нарушение метаболизма клетки и изменение рН среды. Эти процессы могут возникать либо при токсическом влиянии на дыхательные ферменты, либо при прямых механических и термических воздействиях, либо при повреждении клеточных мембран и подходящих к клеткам капилляров.

Из повседневного опыта известно, что у человека при коротком болевом воздействии вначале возникает ощущение прикосновения — давления, затем появляется чувство первичной острой боли, после которой — ощущение вторичной «жгучей» боли. Вероятно, это связано с тем, что болевые импульсы проводятся по волокнам с разной скоростью и участием в их восприятии двух систем: *lemnисковой и спиноталамической*. Первый вид боли ощущается в момент действия раздражителя, для второго вида характерно продолжительное ощущение боли даже некоторое время спустя после прекращения действия раздражителя. Другой важной характеристикой болевых ощущений является отсутствие эффектов адаптации и довольно стабильные величины порогов.

Температурная чувствительность. Температурные рецепторы объединяют рецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны, находящиеся во всем теле животного. Тепло и холод воспринимаются в коже разными терморепторами, которые соответственно называют *тепловыми* и *холодовыми*. У гомойотермных животных и человека температура кожи характеризуется значительным постоянством (небольшое ее повышение служит признаком заболевания).

Окружающая среда всегда имеет некоторую температуру, поэтому деятельность терморепторов характеризуется отсчетом температуры относительно нормальной температуры тела: все, что оказывается ниже этой температуры, кажется холодным, все, что выше, — теплым и горячим. Таким образом, терморепторы обнаруживают тепловое излучение только косвенно, по его влиянию на температуру кожи.

В экспериментах на млекопитающих было показано, что тепловые рецепторы «молчат» примерно до $+37^{\circ}\text{C}$. Выше этой точки их активность быстро растет, в области $+43^{\circ}\text{C}$ наблюдается максимум активности, после чего она снова резко падает. Ниже 37°C примерно пропорционально падению температуры начинают усиливаться ответы холодовых рецепторов. Ниже определенного уровня их активность уменьшается и при температуре $+12^{\circ}\text{C}$ падает до нуля (рис. 4.9).

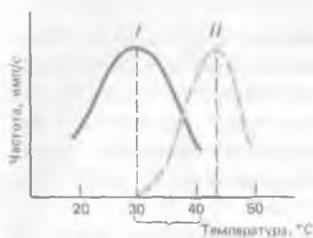


Рис. 4.9. Зависимость частоты импульсации холодных (I) и тепловых (II) рецепторов от температуры

Фигурной скобкой (30—40 °С) отмечен нормальный диапазон температуры

В узком нейтральном диапазоне, который соответствует нормальной температуре кожи того или иного представителя гомойотермных животных в состоянии теплового равновесия, проявляется низкий уровень активности тепловых и холодных рецепторов. Поэтому даже небольшой сдвиг в ту или другую сторону воспринимается быстро и точно, что делает возможной чувствительную систему контроля, основанную на получении точной информации о небольших изменениях температуры кожи, а значит, и об изменениях теплообмена между кожей и окружающей средой.

Температурная рецепция у человека и приматов распределяется между различными волокнами: охлаждение ощущается главным образом через аксоны с тонким слоем миелина (А (дельта)-волокна), а нагревание — через немиелинизированные аксоны (С-волокна). При очень высоких температурах многие терморецепторы сигнализируют также острую боль.

Таким образом, свободные нервные окончания служат для весьма разнообразной полимодальной рецепции. Они относятся к медленно адаптирующимся рецепторам и продолжают отвечать весь период времени, пока действует стимул.

Некоторые животные могут непосредственно воспринимать тепловое, или *инфракрасное*, излучение с помощью особых сенсорных систем, реагирующих на радиацию этого типа. Такими специализированными рецепторами инфракрасных лучей являются лицевые ямки на голове некоторых змей. Например, у гремучей змеи с каждой стороны головы между ноздрей и глазом расположено по одной ямке. Змеи, обладающие лицевыми ямками, питаются преимущественно теплокровной добычей, и, если к голове змеи приблизить предмет, температура которого отличается от температуры окружающей среды, это сразу вызывает повышение активности нерва, иннервирующего рецепторы ямки. Лицевые ямки очень чувствительны и реагируют на изменение температуры всего на 0,1 °С. Кроме того, лицевые ямки, по-видимому, обеспечивают стереоскопическое восприятие, что способствует точной локализации добычи.

Механорецепторная чувствительность. Все другие рецепторы в коже связаны со специальными концевыми органами и являются окончаниями миелинизированных волокон средней величины типа

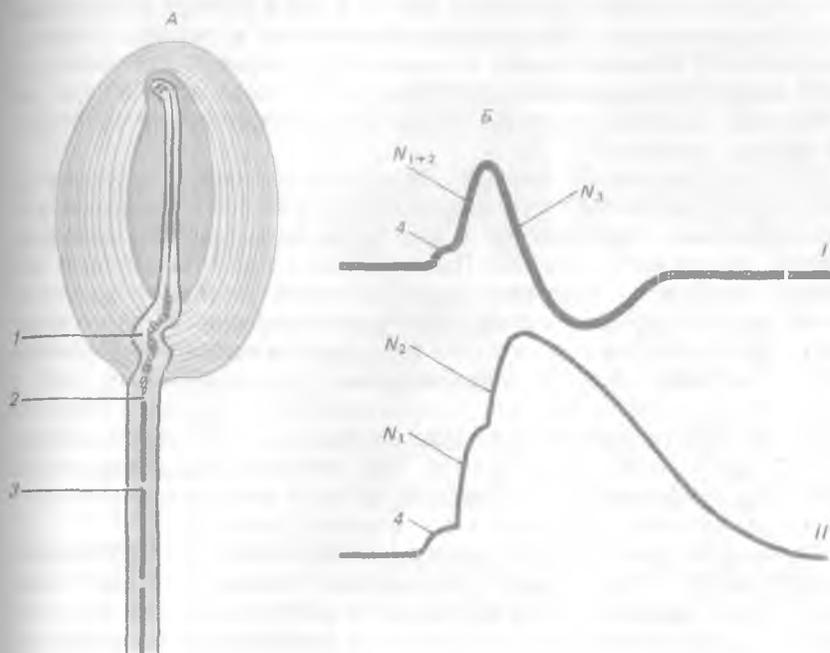


Рис. 4.10. Строение тельца Пачини (А) и его электрические реакции на механическое раздражение (Б):

I — без поляризации током, II — с поляризацией анодным током: 1, 2, 3 — перехваты Ранвье, 4 — рецепторный потенциал; N_1 , N_2 , N_3 , N_{1+2} — фазы реакций, возникающие в соответствующих узлах

А (бета). Это типичные механорецепторы, как правило, инкапсулированные. Большая часть из них расположена в коже поверхностно, близ соединения дермы с эпидермисом, поэтому их называют *поверхностными концевыми органами*. Эти рецепторы специализированы на чувствительности к разным свойствам тактильных стимулов.

По степени адаптации к механическим раздражителям поверхностные концевые органы подразделяют на *статические* или *медленно адаптирующиеся* (например, диски и клетки Меркеля, реагирующие на статические изменения прикосновения и давления), а также *динамические, быстро адаптирующиеся* (например, тельца Мейснера, волосяные фолликулы, способные реагировать на легкое прикосновение и осуществлять пространственное и временное тактильное различие). *Очень быстро адаптирующимся рецептором* являются *тельца Пачини*, которые можно рассматривать как *обобщенную модель механочувствительного органа*. Типичные тельца Пачини и многочисленные их разновидности относятся к числу наиболее распространенных в организме специализированных тканевых рецепторов.

Тельца Пачини представляют собой наиболее крупные (у человека их размер может достигать 0,4—0,7 мм в длину) и наиболее дифференцированные рецепторные образования в тканях. Они локализируются в нижних слоях и подкожной жировой клетчатке, а более мелкие пачиниподобные тельца чаще всего встречаются во внутренних органах, в местах мышечно-сухожильных соединений и в тканях суставов.

Под микроскопом тельце Пачини напоминает луковицу (рис. 4.10). Оно состоит из многослойной наружной капсулы, внутренней колбы и заключенной в нее части афферентного нервного волокна, лишенного миелина. Пространство между пластинами заполнено ликвором. Наружная капсула телец Пачини образована 30—40 концентрически организованными пластинами, расстояния между которыми уменьшаются по мере приближения к внутренней колбе. На поверхности тельца несколько тесно связанных друг с другом пластин образуют единую наружную оболочку всей капсулы рецептора. Внутренняя колба также состоит из тесно прилегающих друг к другу пластин (их около 60), которые разделены узкой щелью на две равные симметричные части. В центре пластинчатые структуры вплотную примыкают к нервному волокну.

Тельца Пачини иннервируются толстыми мягкотными волокнами диаметром от 3 до 13 мкм. К каждому тельцу подходит одно афферентное волокно, которое обычно в месте вхождения во внутреннюю колбу теряет миелин, сужается, а затем вновь увеличивается в размере и заканчивается утолщением. По ходу терминали имеются пальцеобразные выросты длиной 0,3—3,0 мкм. Внутри наружной капсулы на изогнутом отрезке миелинизированное нервное волокно имеет первый перехват Ранвье, тогда как второй перехват Ранвье располагается уже вне ее. Рецептор возбуждается при кратковременном смещении на 0,5 мкм (в течение 0,1 мс).

В ответ на механический стимул в тельце Пачини возникает РП, который распространяется вдоль нервного волокна с декрементом, из-за чего на расстоянии далее чем 3—5 мм от рецептора он не регистрируется. При раздражении тельца Пачини коротким толчком умеренной силы деполяризационный РП имеет довольно типичный вид (рис. 4.10). Он возникает после небольшого скрытого периода, плавно нарастает, а затем плавно падает до нуля. Считают, что восприятие механического стимула в тельцах Пачини осуществляется пальцевидными отростками. Ранее же на основании электрофизиологических опытов предполагали, что вся поверхность немиелинизированной части нервного волокна является механочувствительной.

Во всяком случае, механический стимул, действующий на тельце Пачини, трансформируется элементами капсулы, после чего эта модифицированная механическая сила деформирует мембрану нервного окончания. Мембрана или пальцевидные отростки нервного окончания являются местом преобразования механической деформации в электрическую энергию РП. Тельце Пачини — фазный, быстро адаптирующийся рецептор. Его РП падает до нуля примерно через 6 мс после стимуляции. Однако если убрать вспомогательный

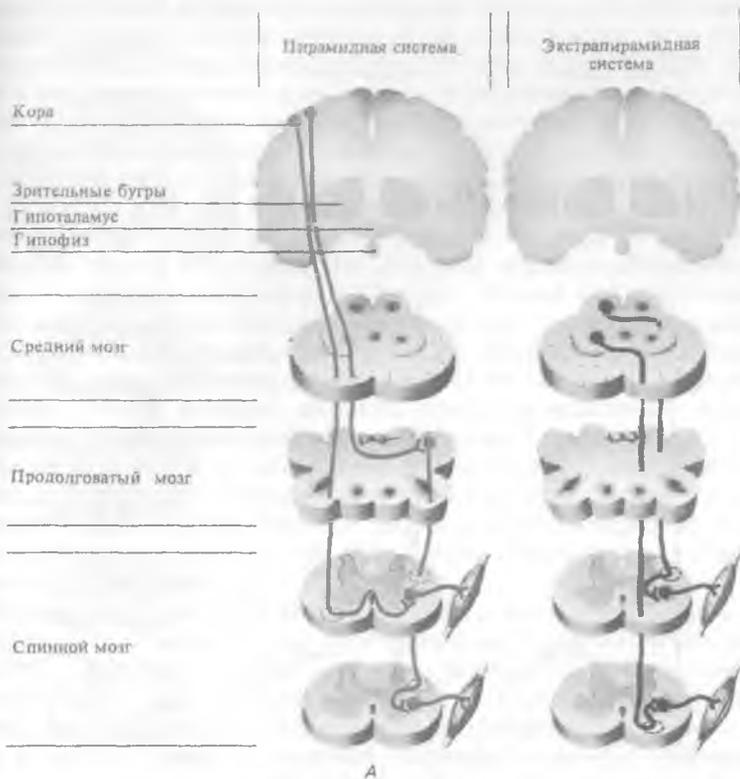


Рис. 4.11. Важнейшие проводящие пути спинного мозга. А — нисходящие; Б — восходящие

аппарат рецептора, то РП обнаженного нервного окончания может длиться до 70 мс от начала непрерывной стимуляции. Следовательно, адаптация в большей степени зависит от строения вспомогательного аппарата, чем от свойства нервного окончания. После достижения рецепторным потенциалом некоторого критического значения в рецепторе начинают возникать ПД.

По мнению одних исследователей, местом возникновения ПД в тельцах Пачини служит область первого перехвата Ранье. Другие авторы считают, что регенеративные структуры локализованы и на мембране немиелинизированной части нервного окончания, где находится сужение осевого цилиндра и где плотность генераторного тока на единицу поверхностной мембраны должна быть наибольшей.

Таким образом, тельце Пачини специализировано для сигнализации о быстрых изменениях прикосновения — давления. Максимальная чувствительность этого органа на вибрационный стимул лежит в пределах 200—300 Гц.

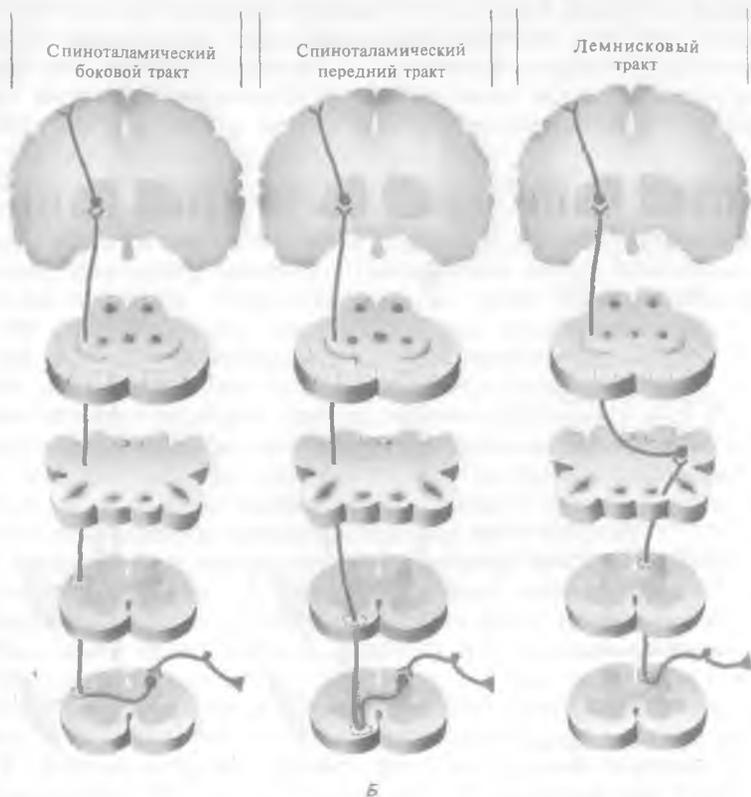


Рис. 4.11. Продолжение

Восходящие пути. *Информация от рецепторов кожи* передается в головной мозг двумя основными путями: спиналаламическим и лемнисковым (рис. 4.11).

Спиналаламический путь считают филогенетически наиболее древним. Он состоит из безмиелиновых волокон, которые заканчиваются на нейронах различных ядер серого вещества спинного мозга. Основная часть волокон этой группы после синаптического перерыва идет от клеток задних рогов, пересекает среднюю линию и образует тракт в переднебоковой части белого вещества спинного мозга. Эти волокна идут по всему спинному мозгу и стволу головного мозга и оканчиваются в таламусе, поэтому их и называют спиналаламическим трактом. Они проводят главным образом болевые и температурные сигналы, но также и некоторую часть тактильных сигналов. Эта полимодальная информация передается по спиналаламическому пути со сравнительно небольшой скоростью — порядка 30 м/с.

Лемнисковый путь (лемнисковая система) филогенетически более

новый. Он состоит из быстропроводящих афферентных волокон, которые вступают в задние рога спинного мозга и, не перекрываясь, восходят в составе задних столбов до нежного и клиновидного ядер продолговатого мозга. Начинаясь от этих ядер волокна полностью перекрещиваются на уровне олив, образуя медиальный лемниск (петлю), и, поднимаясь дальше, заканчиваются в вентробазальном комплексе таламуса. Лемнисковая система проводит точную и сложную информацию о прикосновении — давлении со скоростью до 80 м/с. В филогенезе эта система впервые выделяется как часть соматосенсорного пути у рептилий.

Описан также и третий путь передачи соматосенсорной информации — *латеральный тракт Морина*. Первый нейрон его расположен в задних рогах спинного мозга, второй — в боковом шейном ядре продолговатого мозга. Аксоны второго нейрона после перекреста сливаются с медиальным лемниском. Этот тракт, состоящий из наиболее толстых волокон, является быстропроводящим и передает информацию о сильных деформациях кожи.

Восходящие пути оканчиваются в таламусе и образуют там синапсы с релейными клетками, которые посылают волокна в кору большого мозга. Таким образом, таламус служит воротами в кору и выполняет эту функцию для всех путей, восходящих от спинного мозга и ствола мозга.

Лемнисковая система обладает определенной избирательностью и модальной специфичностью по отношению к различным сенсорным потокам. Для всех частей системы (задних столбов, нежного и клиновидного ядер, таламических ядер и корковых областей) выявлена топографическая организация проекции кожи.

В вентробазальном комплексе таламуса человека, обезьяны и других млекопитающих наблюдается строгое соматотопическое представление поверхности тела. Каждый участок кожи контралатеральной части тела занимает определенную зону, площадь зависит от функционального развития этой части тела у данного вида животного; зона представительства головы и конечностей обычно оказывается наибольшей по сравнению с остальной кожной поверхностью. Зоны представительства отдельных участков кожи могут перекрываться. Так как таламические проекции в отличие от корковых организованы в трех измерениях, чувствительность ростральных участков тела (голова, лицо) находится в заднемедиальной части ядра, а чувствительность средних и каудальных участков тела (передние конечности, туловище, задние конечности) представлена в переднелатеральной части.

В то же время в спиноталамической системе на уровне таламических ядер правильная соматотопическая организация представительства поверхности тела отсутствует.

В коре выделяют классическую *первичную соматосенсорную область*, на клетках которой оканчиваются аксоны нейронов вентробазального комплекса таламуса. Она, собственно, и составляет ядро кожной системы и отличается от других областей коры очень высокой степенью топографической организации.

При раздражении поверхности кожи короткими точечными прикосновениями первичный ответ в соматосенсорной коре локализуется в строго ограниченном участке. Методом сравнения точек раздражения на поверхности кожи с точками коры, дающими ответ, удалось обнаружить проекции различных областей тела на соматосенсорную кору «точка в точку». Такое расположение называют *соматотопией* или *топографическим представительством*; оно создает хорошо известное изображение «гомункулуса» (см. рис. 3.41) с особенно обширными участками для губ, лица и кистей рук, что, по-видимому, отражает высокую чувствительность и тонкое различение для этих частей тела. Показано также, что размеры представительства периферических частей тела у разных животных связаны не с величиной поверхности их тела, а зависят от видимой специфичности, биологической значимости информации, воспринимаемой тем или иным участком кожи животного или человека.

У человека и приматов кожная сенсорная система занимает в коре *постцентральную извилину* (поля 3, 2, 1), у собаки — *венечную извилину*, у кошки — *посткруциатную извилину*. Организация рецептивных полей нейронов соматосенсорной области коры оказывается во многом схожей с характеристиками клеток таламического уровня лемнисковой системы. Большинство нейронов постцентральной области коры отвечает на раздражение определенного ограниченного участка кожи, при этом раздражение другого участка не активирует данный нейрон.

Размеры и расположение рецептивных полей нейронов, обнаруженных при каждой проходке в коре различных животных, оказываются сходными и в большей или меньшей степени накладываются друг на друга. Нейроны, расположенные вертикально относительно поперечника коры, получают в большинстве случаев импульсы одной модальности с одного рецептивного поля. Вертикально организованные колонки клеток образуют своеобразные *функциональные единицы* (блоки) коры. Это происходит за счет возрастающей дивергенции системы передачи от кожи к коре (отдельная точка на периферии может активировать множество корковых клеток).

Аксоны нейронов задней группы ядер таламуса проецируются главным образом во *вторую соматосенсорную зону* коры. Установлено, что эта область получает импульсы как от конечностей противоположной стороны, так и от конечностей «своей» стороны.

Вторая соматосенсорная область близко примыкает к слуховой зоне, и здесь нередко наблюдается перекрытие соматических полей слуховыми проекциями. Эта область содержит точное и детальное представительство поверхности тела, как и первая соматическая зона, с тем различием, что проекции обеих половин тела во второй соматической зоне полностью перекрываются. Считают также, что вторая соматосенсорная зона может осуществлять контроль над афферентной передачей сигналов в таламических ядрах.

4.3. Скелетно-мышечная, или проприоцептивная, сенсорная система

Скелетно-мышечный аппарат является исполнительной системой организма, а его рецепторы — *проприоцепторы* — играют особую важную роль среди других чувствительных образований.

Проприоцепторами называют механорецепторы, посылающие в ЦНС информацию о положении, деформации и смещениях различных частей тела. Их функционирование обеспечивает координацию всех подвижных органов и тканей животного в состоянии покоя и во время любых двигательных актов. При экспериментальном выключении проприоцепторов животные теряют способность поддерживать естественные позы, двигаться и целесообразно реагировать на внешние воздействия.

Проприоцепция¹ не предполагает обязательно осознаваемого восприятия, и поэтому этот термин применим в равной степени к беспозвоночным и позвоночным животным любого уровня.

4.3.1. Скелетно-мышечная сенсорная система беспозвоночных

Проприоцепторы имеются у многих беспозвоночных, но особенно важную роль они играют у членистоногих. Различают две группы проприоцепторов: наружные, которые расположены у поверхности кутикулы и реагируют на ее смещения, растяжения, сжатия или перемещения различных склеритов друг относительно друга, и внутренние, представленные рецепторами растяжения, которые по своему происхождению и топографии связаны не с покровами, а с соединительной тканью и мышцами. Рассмотрим обе эти группы более подробно.

Наружные, или кутикулярные, проприоцепторы. Функции наружных, или кутикулярных, проприоцепторов выполняют чувствительные элементы трихонидных, кампаниформных и хордотональных сенсилл.

Трихонидные сенсиллы, группируясь вдоль границ двух сегментов, члеников ноги, антенны и т. д., образуют своеобразный проприоцептор, называемый *волосковой пластинкой* (рис. 4.12 А). Волоски проприоцептора ориентированы так, что смещение одного членика или сегмента относительно другого действует подобно тактильному раздражителю. Пограничный участок кутикулы надавливает на кончики волосков и вызывает возбуждение чувствительных нервных клеток. Электрические реакции отдельной сенсиллы, входящей в состав волосковой пластинки, не зависят от возбуждения соседних сенсилл и носят фазотонический характер. Импульсы от этих во-

¹ Проприоцепция — термин, введенный Ч. Шеррингтоном для обозначения всех сенсорных сигналов от скелетно-мышечной системы.

лосков поступают в нервный центр, создавая представление о положении головы, груди, брюшка, придатков тела и отдельных сегментов.

Кампаниформные, или колоколовидные, сенсиллы рассеяны по всей поверхности тела, но, как правило, они концентрируются на тех участках кутикулы, которые испытывают более или менее значительную деформацию в сочленениях. Эти сенсиллы реагируют на изгибы, сжатия и растяжения покровов (рис. 4.12, Б).

По своему происхождению кампаниформные сенсиллы являются несомненным дериватом трихоидной сенсиллы, утратившей волосок. Воспринимающая поверхность рецептора имеет форму низкого купола (колпачка) диаметром от 8 до 25 мкм. Часто купол погружен в специальную ямку. Когда купол испытывает деформацию, она передается на дистальный отросток единственного рецепторного нейрона.

Кампаниформные сенсиллы участвуют в регуляции различных двигательных актов. Очень важную роль они играют в регуляции полета. Поступающая от них информация влияет на работу мышц, обеспечивающих изменение подъемной силы крыльев.

Хордотональные органы возникают в результате функционального объединения своеобразных сенсилл, называемых *сколопидиями* (рис. 4.12, В). В простейшем типе проприоцептивного хордотонального органа каждый сколопидий имеет один биполярный нейрон, от дендрита которого отходит длинная ресничка. Снаружи дистальная часть дендрита и ресничка заключены в своеобразную кутикулярную трубку, образующую сколопоидное тельце, или сколопс — внутриклеточный продукт обкладочной клетки. Дистальные концы сколопса примыкают к конусовидной или колоколовидной шапочке — экстраклеточному образованию, которое как крышка закрывает эту трубку. В центральной части шапочки расположен канал, в него входит дистальная часть реснички. Концы ресничек плотно закреплены в шапочках. Поэтому колебания шапочки должны вызывать продольные смещения самой реснички.

Таким образом, ресничке рецептора отводится роль согласующего механического звена, преобразующего продольные смещения шапочки в периодическую деформацию механочувствительного субстрата.

Рецепторная клетка окружена *клетками-сателлитами*: обкладочной клеткой, фиброзной покровной клеткой, которая служит оболочкой для проксимальной части дендрита, и шванновской клеткой, которая как в капсуле заключает в себе тело и аксон рецепторного нейрона, отделяя их от других рецепторов.

Хордотональные сенсиллы, выполняющие проприоцептивную функцию, обнаружены почти во всех отделах тела насекомого и в его придатках: в ротовом аппарате, антеннах, груди, брюшке, ногах, основаниях крыльев и жужжалец. Во многих случаях они прикрепляются к стенкам трахей и воздушных мешков, входя в состав тимпанальных и джонстоновых органов, ответственных за восприятие звуковых сигналов насекомых.

Рис. 4.12. Наружные проприоцепторы членистоногих. А — одиночная волосковая пластинка, расположенная в месте приращения ноги к телу таракана;



Внутренние, или субкутикулярные, проприоцепторы. Среди субкутикулярных (мышечных) рецепторных приборов у беспозвоночных наиболее изучены *абдоминальные (брюшные) рецепторы* растяжения у ракообразных. Как известно, брюшко рака состоит из ряда абдоминальных сегментов, у которых кутикулярные пластинки подвижно соединены друг с другом. При сокращении сегментарных мышц брюшко сгибается. Мышцы состоят из волокон двух типов: из обычных мышечных волокон, приводящих в движение абдоминальные сегменты, и из видоизмененных мышечных волокон, содержащих окончания сенсорных нейронов. Эти видоизмененные мышечные волокна почти не участвуют в движении, но сигнализируют через свои сенсорные структуры в ЦНС о состоянии напряжения или удлинения обычных мышц. Во всех брюшных сегментах омаров и раков у дорсальной поверхности разгибательных мышц обнаружено по две пары этих рецепторов.

Каждый мышечный рецепторный орган включает две мышцы (PM_1 и PM_2), идущие от одного сегмента к другому. Они состоят из более тонких поперечно-полосатых волокон, чем волокна поверхностных мышц. В зоне сенсорной иннервации эти мышцы заключены в общую соединительно-тканную капсулу. Каждая из мышц иннервируется собственным сенсорным нейроном (рис. 4.13).

Тела обоих нейронов лежат в непосредственной близости к рецепторным мышцам, и их дендриты входят в свою специфическую мышцу. При этом в PM_1 дендритные стволы расходятся в противоположные стороны по продольной оси волокна, а в PM_2 ветвящиеся дистальные отростки трех или четырех дендритов собраны в одной зоне. Разница в дендритной архитектонике рецепторных мышц может быть связана с различиями в ответе этих двух нейронов. Один из них реагирует на стационарное растяжение импульсной активностью, что позволяет отнести его к тоническому, или медленно адаптирующемуся, рецептору, другой бывает активен лишь в начальный период действия раздражителя и рассматривается как быстро адаптирующийся рецептор.

Однако существует и другая точка зрения, согласно которой разная скорость адаптации нейронов, вероятно, объясняется различием в электрических свойствах их мембран.

Аксоны сенсорных нейронов входят в брюшную нервную цепочку и образуют специальный пучок — *тракт мышечного рецепторного органа*.

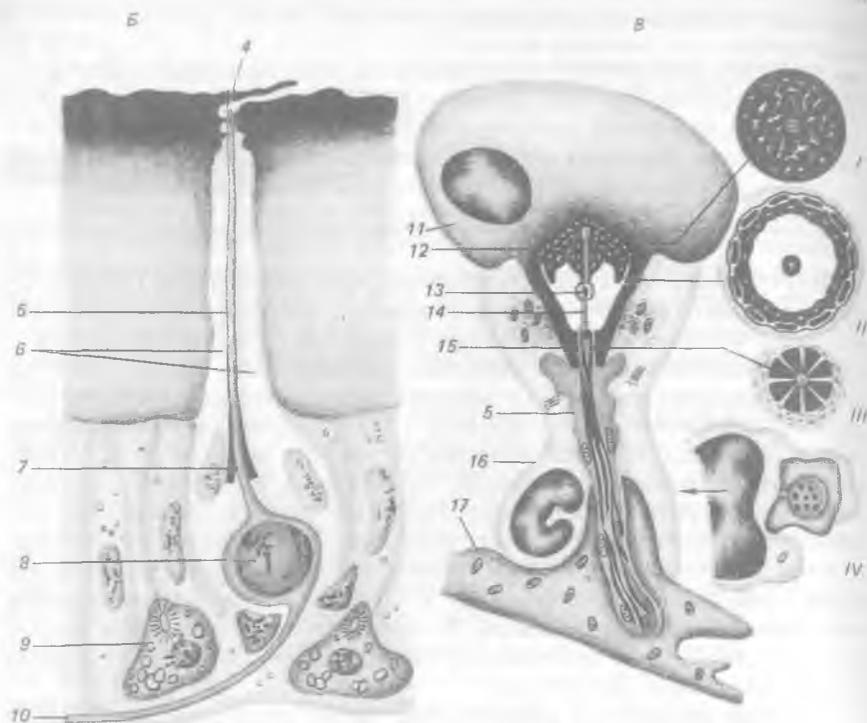


Рис. 4.12. Продолжение. Б — кампаниформная сенсилла; В — хордотональная сенсилла:

1 — плейрит туловищного сегмента, 2 — волосковая пластинка, 3 — тазик, 4 — кутикулярный купол, 5 — дистальный отросток нейрона, 6 — образующие клетки сенсиллы, 7 — сколопоидная оболочка, 8 — рецепторный нейрон, 9 — клетки, образующие оболочку нейронов и нервных отростков, 10 — проксимальный отросток кутикулы нейрона, 11 — шапочковая клетка, 12 — шапочка, 13 — утолщение реснички, 14 — ресничка, 15 — сколопс, 16 — обкладочная клетка, 17 — фиброзная клетка; I — IV — поперечные срезы

Физиологические исследования свидетельствуют о том, что абдоминальные мышечные рецепторы раздражаются при сгибании брюшка, т. е. при пассивном растяжении структур рецепторной мышцы, в которую погружены терминалы сенсорного нейрона. В этот момент разветвления дендритов испытывают максимальную деформацию, что приводит к возникновению в них РП, который в основании аксона преобразуется в ПД. Напротив, сокращение рецепторных мышц служит лишь для возвращения мышечно-рецепторного органа в исходное положение, что происходит при разгибании брюшных сегментов.

Кроме сенсорной иннервации рецепторные органы получают и моторную иннервацию в виде двигательных аксонов (возбуждающих и тормозных), идущих к главным мышечным волокнам. Когда мотонейроны посылают импульсы в свои аксоны, подавая

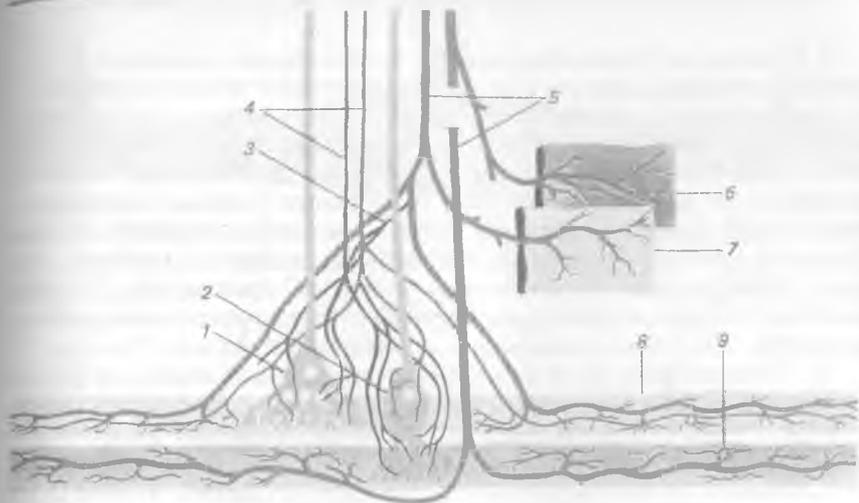


Рис. 4.13. Строение абдоминального мышечного рецепторного органа омара в средней части рецепторных мышц:

1, 2 — рецепторные клетки (сенсорные нейроны), 3 — эфферентное α -волокно, 4 — эфферентные толстые и тонкие нервные волокна, 5 — моторные нервные волокна, 6 — глубокие (быстрые) разгибатели брюшка, 7 — поверхностные (медленные) разгибатели брюшка, 8, 9 — рецепторные мышцы (PM₁, PM₂)

основным мышцам команду к сокращению, они одновременно вызывают сокращение и рецепторных мышц. Смысл этой реакции заключается, видимо, в том, что рецепторные органы таким образом приспособляются к новой длине основной мышцы и могут реагировать на любое отклонение от нее. При возбуждении аксонов сокращаются концы рецепторных мышц, что приводит к растягиванию и деформации дендритов сенсорных нейронов, расположенных в середине.

Сенсорные нейроны в рецепторах растяжения испытывают на себе также действие тормозных эфферентных аксонов, которое выражается в угнетении или прекращении импульсного разряда в рецепторе. Импульсация тормозных нейронов обычно стимулируется, когда рак при плавании производит сильные сгибательные и разгибательные движения брюшка. Это не позволяет рецепторам растяжения разряжаться при растяжении экстензоров и уменьшать тем самым силу плавательных движений.

Таким образом, рецептор растяжения ракообразных, хотя и располагается на периферии, подвергается тонкому контролю со стороны ЦНС и регулируется в широком диапазоне. Характер его импульсации зависит от возбуждающего эффекта градуального внешнего растяжения, от сокращения концов рецепторных мышц и от переменного угнетающего влияния тормозных процессов. В конечном счете импульсы от рецепторов растяжения вызывают строго определенный рефлекс благодаря центростремительной регуляции со стороны ЦНС.

4.3.2. Скелетно-мышечная сенсорная система позвоночных

В отличие от беспозвоночных у позвоночных животных отсутствуют наружные проприоцепторы и существуют только внутренние, локализованные в мышцах, сухожилиях, сухожильных влагалищах, межкостных мембранах, фасциях, тканях суставов, надкостнице и т. д. Здесь можно обнаружить рецепторные образования, встречающиеся и в других частях тела (свободные нервные окончания, инкапсулированные рецепторы, такие, как тельца Руффини, тельца Пачини), но также и специализированные сенсорные приборы, несущие информацию только данным тканевым образованиям. Такими наиболее специфическими рецепторами скелетно-мышечной системы являются *мышечные веретена* и *сухожильные органы Гольджи*.

В эволюции позвоночных специализированные мышечные рецепторы появляются довольно поздно. У рыб они практически отсутствуют, однако большое количество простейших проприоцепторов в виде свободных нервных окончаний располагается в плавниках. Эти волокна сигнализируют о растяжении и сжатии, вызываемых в соединительной ткани удлинением и сокращением мышц, которые управляют сгибанием плавников.

Мышечные веретена. Впервые в ряду позвоночных мышечные веретена появляются у амфибий. Предполагают, что они возникли для обеспечения сенсорного притока, который требуется мышцам конечностей, чтобы противостоять силе тяжести и поддерживать определенную позу. Под световым микроскопом мышечное веретено представляет собой вытянутую структуру, расширенную посередине за счет капсулы и напоминающую по форме веретено, что и обусловило ее название. У лягушки, как и у других позвоночных, в составе скелетной мышцы конечностей можно выделить две группы волокон: *экстрафузальные* и *интрафузальные*. Первые образуют основную массу мышцы и выполняют всю работу, необходимую для движения и поддержания позы, вторые — это видоизмененные мышечные волокна, которые входят в состав веретена; их функция сводится к формированию восходящей афферентной импульсации.

Основу веретена составляют пучки параллельно расположенных интрафузальных волокон, которых у амфибий насчитывается до 12. Строение их у земноводных весьма однотипно. Каждое *интрафузальное волокно* состоит из центрального сенсорного участка и полярных моторных участков по обоим его концам (рис. 4.14). В центральной зоне мышечная ткань с ее правильной поперечной исчерченностью частично замещена соединительной и ретикулярной тканью, в которой находятся сенсорные окончания. Поэтому центральная часть волокна получила название *ретикулярной зоны*, а соседние с ней участки — *переходных*, или *компактных*, зон. В ретикулярной зоне каждое интрафузальное волокно окружено индивидуальной внутренней капсулой. Наружная капсула веретена заключает в себе несколько интрафузальных волокон.

Мышечные веретена лягушки обладают всего лишь одним типом сенсорных нервных окончаний, локализованных в центральной ре-

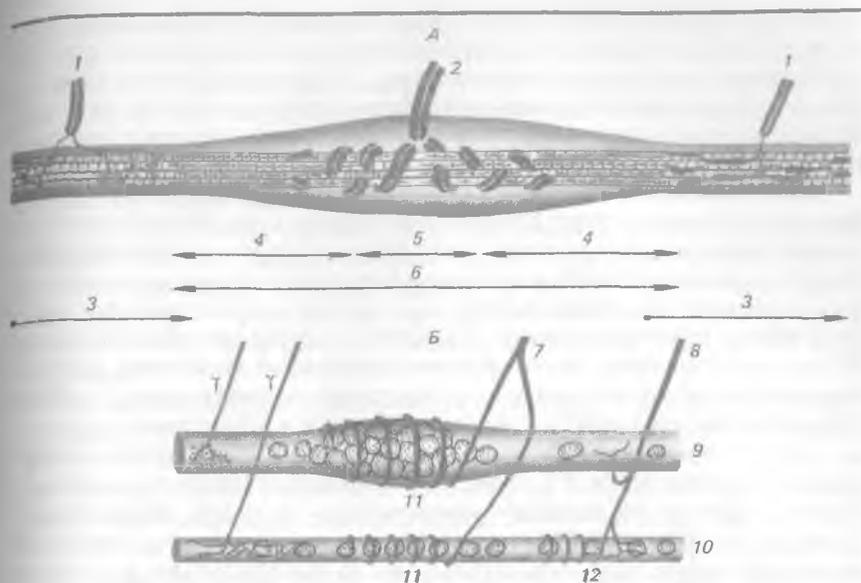


Рис. 4.14. Строение мышечного веретена лягушки (А) и средней части мышечного веретена млекопитающих (Б):

1 — моторный аксон, 2 — сенсорный аксон; 3 — моторная область, 4 — сенсорная компактная зона, 5 — сенсорная ретикулярная зона, 6 — сенсорная область, 7, 8 — афферентные волокна, 9 — волокно с ядерной сумкой, 10 — волокно с ядерной цепочкой, 11, 12 — первичные и вторичные окончания; γ — гамма-моторные волокна

тикулярной зоне. Полярные компактные зоны иннервируются веточками моторных нервов экстрафузальных мышц. Ретикулярная зона интрафузальных волокон несократима, поэтому при сокращении компактных моторных областей она и ее нервные окончания должны растягиваться, что приводит к их деполяризации.

Предполагают, что нервные окончания ретикулярной зоны связаны динамической реакцией веретена, а нервные окончания близ соединений между компактными и ретикулярной зонами обуславливают статическую часть ответа. Функцией динамических волокон является регуляция реакции веретена на скорость растяжения и, следовательно, регуляция чувствительности рефлексорной петли, связывающей веретено с экстрафузальными волокнами. Статические волокна, оказывающие возбуждающее действие на веретено, могут иметь большое значение для предотвращения «замолкания» веретена в процессе рефлексорного сокращения мышцы, что позволяет значительно расширить диапазон работы этого рецептора.

У птиц и млекопитающих в строении мышечных рецепторов наблюдается ряд прогрессивных черт. Интрафузальные волокна в мышечных веретенах представлены у них двумя типами (рис. 4.14). В одном случае в центральной части, напоминающей мешочек, лежит группа ядер, такое волокно получило название *волокна с ядерной сумкой* (ЯС-волокно). Другой тип содержит цепочку ядер и называется *волокном с*

ядерной цепочкой (ЯЦ-волокно). Эти два типа интрафузальных мышечных волокон различаются по сократимости. ЯЦ-волокна ведут себя как быстрые экстрафузальные волокна. ЯС-волокна больше напоминают медленные (тонические) экстрафузальные волокна; они реагируют лишь небольшим сокращением и укорачиваются максимально только после многократного возбуждения.

Мышечные веретена млекопитающих в отличие от амфибий имеют более сложную сенсорную иннервацию. В своей центральной части оба типа интрафузальных волокон получают спиральное окончание крупного сенсорного нервного волокна, называемое *первичным окончанием*. Оно отходит от аксона группы Ia — самого крупного из всех периферических нервных волокон. Недалеко от своей центральной части ЯЦ-волокно получает менее крупные спиральные окончания, называемые *вторичными окончаниями*. Они идут от аксона группы IIa. Одна небольшая веточка этого аксона оканчивается в ЯС-волокне.

Первичные окончания служат главным каналом передачи информации об изменяющемся растяжении мышцы и скорости ее удлинения, поэтому частота их разрядов максимальна во время динамической фазы, когда происходит растягивание мышцы. Вторичные окончания ведут себя иначе. Они относительно мало чувствительны к скорости растяжения, но реагируют на постоянное натяжение и специализированы для передачи информации о положении мышцы.

Таким образом, мышечные веретена обеспечивают ЦНС сведениями о состоянии мышц, их фактической длине и скорости ее изменения.

Моторная иннервация интрафузальных мышц осуществляется собственными гамма-волокнами. Эти волокна являются аксонами соответствующих мотонейронов спинного мозга. Одни из них заканчиваются в волокнах в виде гамма-пластинок, другие представляют собой диффузные окончания гроздевидной формы и называются гамма-кустиковидными. Все эфферентные аксоны на мышечном веретене объединяются под термином *фузимоторные волокна*.

По современным представлениям, во время активных движений гамма-мотонейроны поддерживают импульсацию веретен укорачивающейся мышцы, что дает возможность рецепторам реагировать на неравномерности движения как увеличением, так и уменьшением частоты импульсации и участвовать, таким образом, в коррекции движений.

Следовательно, одна из основных задач, выполняемых эфферентными нервами, заключается в настройке чувствительности измерительных приборов (веретен), чтобы они могли работать при самой различной длине мышцы.

Сухожильные органы Гольджи. Эти органы располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием, последовательно по отношению к мышечным волокнам. Сухожильные органы представляют собой структуру вытянутой веретенообразной или цилиндрической формы, длина которой у человека может достигать 1 мм. Рецептор иннервируется аксоном группы Ib с диаметром, лишь ненамного меньшим, чем у аксонов Ia. На спинальном уровне они активируют тормозные вставочные нейроны. Эти нейроны угнетают активность альфа-мотонейронов собственной мышцы и вызывают возбуждение мотонейро-

нов антагониста. В отличие от мышечных веретен, которые при сокращении мышц разгружаются и частота импульсации в них снижается, сухожильные рецепторы, наоборот, слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении. Интенсивность их импульсации примерно пропорциональна силе сокращения мышцы, что позволяет рассматривать сухожильные рецепторы как источник информации о силе, развиваемой мышцей.

К сухожильному органу часто примыкают другие рецепторные образования, например концевые органы Руффини, тельца Пачини, а также свободные нервные окончания тонких немиелинизированных волокон. Эта обильная иннервация особенно характерна для суставов, что указывает на участие мышечных рецепторов в кинестезии.

Восходящие пути. Информация от мышц и суставов поступает в спинной мозг, где она частично переключается на мотонейроны, а частично направляется по восходящим путям в высшие отделы головного мозга. Хорошо известны пучки Голля и Бурдаха, проходящие в дорсальных канатиках спинного мозга. Эти пучки образованы аксонами афферентных нейронов спинальных ганглиев, которые заканчиваются в одноименных ядрах продолговатого мозга. Здесь происходит переключение на нейроны второго порядка, образующие мощный бульботаламический пучок, получивший название *медиального лемниска*, который заканчивается в заднеventральных ядрах таламуса. Отсюда берут начало пути, образованные нейронами третьего порядка и оканчивающиеся в коре больших полушарий.

В течение многих лет считали, что сенсорная информация от мышечных рецепторов не доходит до коры головного мозга и что проприоцепторы принимают участие только в подкорковых и подсознательных мышечных рефлексах. Однако сравнительно недавно доказано, что мышечные афференты имеют доступ к механизмам восприятия; следовательно, должны существовать проекции афферентных путей от мышц к коре. И такие проекции были найдены в основном в соматосенсорной коре и частично в двигательной (*префронтальной*) области коры.

С функцией этих областей коры связывают осуществление специализированных команд в комбинации с общими влияниями предпускового, настроенного характера на альфа- и гамма-мотонейроны и вставочные нейроны спинного мозга. Существует также множество нервных связей между мышечными рецепторами и мозжечком, т. е. тем отделом головного мозга, который ведает тонкими движениями, координацией и равновесием.

4.4. Сенсорная система боковой линии

Круглоротые, пластиножаберные и костистые рыбы, а также некоторые водные амфибии обладают сложной системой сенсорных каналов, которые располагаются по бокам тела и часто заходят на голову животного (рис. 4. 15). Каждый канал представляет собой

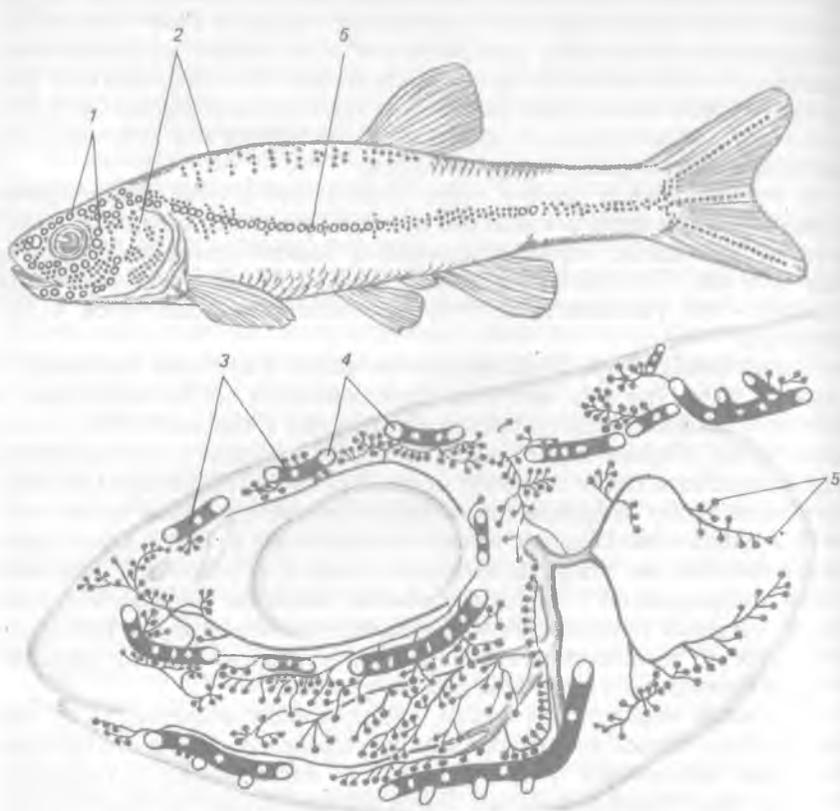


Рис. 4.15. Положение некоторых сенсорных структур на теле и голове голяна:

1 — канальные поры, 2 — свободные невромасты, 3 — чувствительные каналы, 4 — поры, 5 — боковая линия на теле рыбы

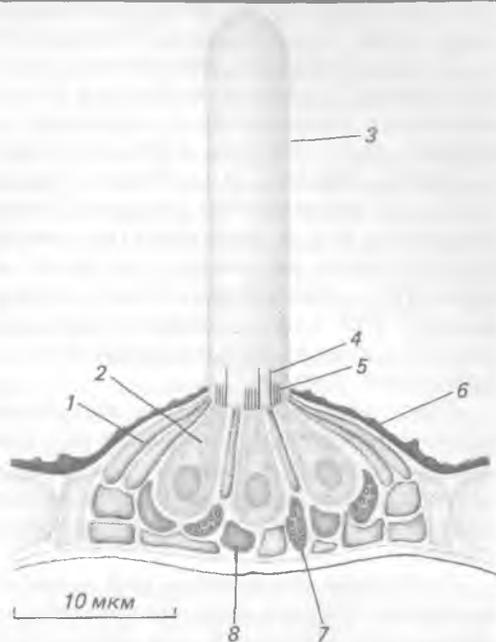
либо открытый желобок, либо закрытый по всей длине, но имеющий несколько отдельных выходов. Органы боковой линии расположены в коже и подкожных структурах, поэтому их можно отнести к кожной сенсорной системе.

Давно известно, что органы боковой линии выполняют четко выраженную механорецепторную функцию. Адекватным стимулом для этой системы являются смещения водной среды, возникающие при разного рода ее колебаниях, вибрациях и действии низкочастотных звуковых волн.

Однако в конце 50-х — начале 60-х гг. было установлено, что в составе боковой линии некоторых рыб наряду с механорецепторными структурами существуют и иные сенсорные образования, предназначенные для восприятия слабых электрических полей водной

Рис. 4.16. Свободный невромаст у личинки костистой рыбы (разрез):

1 — опорная клетка, 2 — сенсорная клетка, 3 — купула, 4 — киноцилия, 5 — стереоцилии, 6 — мантийная клетка, 7 — эфферентное нервное окончание, 8 — афферентное нервное окончание



среды. Для того чтобы различать эти два типа сенсорных приборов, механорецепторные органы стали называть *обычными* (обычная система боковой линии), а электрорецепторные образования — *специализированными* (специализированная система боковой линии). Остановимся вначале на строении и функциях обычной системы боковой линии, выполняющей механорецепцию.

4.4.1. Механорецепторные органы

Основной структурной единицей боковой линии является одиночный эпидермальный орган — *невромаст*. Невромасты могут располагаться на поверхности тела у водных амфибий и рыб (свободные) или внутри системы каналов боковой линии у большинства рыб (канальные). Каналы заполнены жидкостью или слизистым содержимым и контактируют с внешней средой через поры, закрытые у некоторых видов мембраной.

Каждый невромаст содержит группу волосковых клеток, расположенных среди опорных клеток. На апикальной поверхности волосковой клетки находится набор сенсорных волосков (*цилий*) — 30—40 стереоцилий и единичная эксцентрично расположенная киноцилия. На противоположной, базальной поверхности волосковая клетка образует синаптические контакты с нервными окончаниями, которые могут быть афферентными и эфферентными, что позволяет рассматривать эти клетки как типичные *вторичночувствующие рецепторные образования*. С поверхности волосковых клеток цилии

вдаются в купулу из желатинообразного слизистого вещества, которая лежит над сенсорной областью каждого невромаста (рис. 4.16).

Купулы свободных невроматов, например у шпорцевой лягушки, часто имеют удлинненную форму и выдаются в водную среду, купулы канальных невроматов с овальными дискообразными сенсорными полями, как у налима, часто представлены сводчатой формой.

Таким образом, у свободных невроматов вся вспомогательная структура рецепторного аппарата ограничена купулой, тогда как у канальных между внешним стимулом и рецептирующей волосковой клеткой могут находиться не только вещество купулы, но еще и структуры, образующие стенку канала, а также жидкость, заполняющая этот канал с повышенным содержанием калия. Слизистые купулы содержат сеть микрофибрилл и прикрепляются ими к цилии волосковой клетки.

Ответ волосковой клетки вызывается усилением сдвига, создаваемого движением основания купулы, где расположены цилии. Микрофибриллы, связанные с цилиями, передают этим сенсорным структурам информацию о степени смещения. В результате возникающее движение вызывает градуальный потенциал волосковой клетки.

Свободные невроматы рыб и амфибий стимулируются преимущественно струями воды, омывающими поверхность тела. Канальные невроматы в большей или меньшей степени изолированы от этих раздражений и восприимчивы к гидродинамическим полям и инфразвуковым вибрациям. Установлено, что волосковые клетки невроматов реагируют на смещение водных частиц, вызываемое близлежащими источниками колебаний. У некоторых видов они также проявляют высокую чувствительность к температуре и солёности воды.

4.4.2. Электрорецепторы

По способности воспринимать и использовать в своей жизнедеятельности электрические поля водные животные разделяются на две группы. У большинства рыб — *неэлектрочувствительные виды* — реакции на электрическое поле появляются при градиентах потенциала более 1 мВ/см. Эти реакции носят, как правило, непроизвольный характер и не связаны с наличием специфических электрорецепторов.

У *электрочувствительных* первичноводных позвоночных (пластиножаберных, ганоидных, сомообразных и других рыб, а также круглоротых и некоторых амфибий) поведенческие реакции возникают при напряженностях электрического поля 0,01—100 мкВ/см, что связано с наличием в составе органов боковой линии специализированных электрорецепторных образований.

Для чего же этим первичноводным животным потребовались электрорецепторы? Напомним, что водная среда помимо других своих особенностей (плотности, теплопроводности, способности растворять многие вещества и т. п.) обладает еще одним важным

свойством — *электропроводностью*. Это свойство обеспечивается концентрацией в воде свободных ионов, несущих электрические заряды обоих знаков, что позволяет рассматривать естественную водную среду как проводник второго рода. Поэтому трудно назвать какое-либо физическое явление, которое не сопровождалось бы возникновением в водной среде электрического поля.

Неудивительно, что у ряда водных животных в процессе эволюции возникли высокочувствительные сенсорные системы, предназначенные для восприятия электрических сигналов в водной среде. Впервые существование таких специализированных органов было предсказано в 1951 г. Г. Лиссманом. Исследуя поведение гимнарха, или нильского длиннорыла, Лиссман обнаружил, что эта рыба может ориентироваться в пространстве, не используя зрения. Кроме того, оказалось, что гимнарх непрерывно генерирует низкоамплитудные электроразряды, величина которых на расстоянии 1 м от животного составляла 30 мкВ. Такие разряды, очевидно, не могли служить для целей нападения и обороны. В дальнейших опытах выяснилось, что гимнарх способен различать объекты, одинаковые по величине, но сделанные из разных материалов — проводника или диэлектрика, только на основании электрического чувства.

Схематически процесс электровосприятия, по Лиссману, состоит в том, что в отсутствие раздражителя животное окружено электрическим полем определенной конфигурации. Оно создается непрерывно работающим электрическим органом, расположенным у основания хвоста. Это поле воспринимается электрорецепторами боковой линии. Объект, отличный по электропроводности от окружающей воды, искажает электрическое поле рыбы и изменяет активность электрорецепторов.

Дальнейшие исследования подтвердили существование у ряда первичноводных позвоночных специализированных электрорецепторов, которые по строению и функциям отличаются от обычных механорецепторов боковой линии. Электрорецепторные сенсорные клетки, также как и волосковые клетки невромастов, образуют синаптические контакты с подходящими к ним волокнами нерва боковой линии, т. е. тоже являются *вторичночувствующими*. Однако на базальной поверхности у них расположены только афферентные синапсы; эфферентной иннервации не обнаружено. Синаптические контакты имеют вид ленты, которая проникает в глубь рецепторной клетки на значительное расстояние. На одной клетке может быть несколько синапсов, а одно и то же нервное волокно способно контактировать сразу с сотнями соседних клеток.

Электрорецепторные органы подразделяются на две группы: ампулированные и бугорковые (рис. 4.17). *Ампулированные электрорецепторы* встречаются у всех морских и пресноводных электрочувствительных животных. *Бугорковые рецепторы* обнаружены только у пресноводных слабоэлектрических костистых рыб (гимнарха, клюворылых и гимнотовидных). Между ними существуют морфологические и функциональные различия.

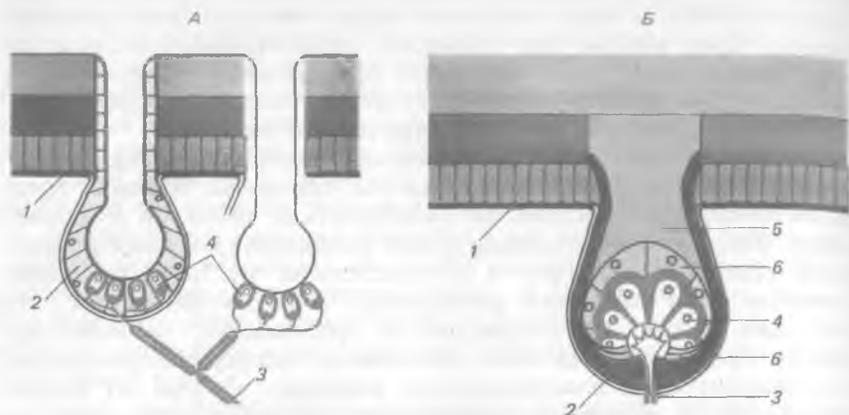


Рис. 4.17. Строение электрорецепторных органов боковой линии. А — ампулированный орган пресноводной рыбы; Б — бугорковый орган пресноводных слабоэлектрических рыб:

1 — базальная мембрана кожного эпителия, 2 — опорные клетки, 3 — нервные волокна, 4 — рецепторные клетки, 5 — запирающие клетки, 6 — клетки, выстилающие полость бугоркового органа

В ампулированных органах рецепторные клетки сообщаются с наружной средой через более или менее длинный, заполненный желеобразной массой канал. Например, ампулы Лоренцини у акул и скатов представляют собой луковичеобразные рецепторы, особенно многочисленные на голове рыб. Отдельный орган состоит из канала, идущего от поверхности кожи, и заканчивается слепым расширением — ампулой, в основании которой располагаются рецепторные клетки. Канал ампулы открывается на поверхности тела рыбы в виде поры.

В бугорковых органах таких каналов нет. Рецепторные клетки расположены в полости, которая сообщается с наружной средой не прямо, а через пространство, заполненное специализированными эпидермальными клетками, покрывающими рецепторный орган. Возможно, что такое устройство органа связано с необходимостью предотвратить контакт большой площади апикальных мембран рецепторных клеток с гипотонической окружающей средой.

Афферентные нервные волокна, контактирующие с рецепторными клетками ампулированных органов, обладают фоновой импульсной активностью, тогда как в бугорковых электрорецепторах она отсутствует. Кроме того, ампулированные рецепторы являются тоническими, а бугорковые — фазными.

Ампулированные рецепторы обладают более высокой чувствительностью к электрической стимуляции и предназначены для восприятия низкочастотных (0—10 Гц) электросигналов. Именно этот частотный диапазон характерен для слабых электрических полей, возникающих при обычной мышечной активности гидробионтов, которые служат пищей для этих рыб.

Помимо электрических свойств ампулированные органы морских и пресноводных рыб, как показали недавние эксперименты, обладают высокой чувствительностью к стимуляции магнитным полем. Реакции рецепторов на магнитное поле опосредованы через восприятие индукционных электрических полей, которые возникают в теле рыбы и окружающей среде при изменении магнитного потока через тело животного или при относительном перемещении рыбы и воды в постоянном магнитном поле по закону электромагнитной индукции. Чувствительность электрорецепторов достаточна для восприятия ряда естественных факторов внешней среды, обусловленных магнитными полями.

Например, некоторые биологически важные геофизические процессы (подводные землетрясения, штормы, ураганы) сопровождаются электромагнитным излучением от 6 до 8 Гц, которое быстро распространяется на значительные расстояния (до 500—1000 км). Считают, что рыбы, обладающие ампулированными органами, способны воспринимать ими электромагнитные предвестники штормов, что позволяет им заблаговременно покинуть опасную акваторию. Нельзя также исключать возможности геомагнитной электроориентации у пелагических рыб, обладающих электрорецепторными органами.

Бугорковые рецепторы менее чувствительны к электрическому полю и предназначены для восприятия *высокочастотных* (50—2000 Гц) разрядов собственно электрического органа. Поэтому они являются приборами активной локации, информируя организм о присутствии различных по своим электрическим свойствам предметов, а также о скорости и направлении их движения. Кроме того, полагают, что разряды электрического органа играют роль социальной связи между разными особями. Существует даже точка зрения, согласно которой главным эволюционным стимулом для развития электрических органов явился социальный фактор.

Экспериментальные исследования, выполненные на ампулированных и бугорковых органах, показали, что электрорецепторы являются типичными датчиками напряжения и воспринимают разность потенциалов между порой или кожей и базальной поверхностью рецепторного эпителия. Приложенная к рецепторному эпителию разность потенциалов воздействует на электрорецепторные клетки и, изменяя поляризацию их мембран, приводит к сдвигам секреции медиатора.

В большинстве электрорецепторов передача возбуждения на окончание афферентного нервного волокна осуществляется химическим путем. В пользу этого свидетельствуют не только структурные особенности синапсов, но и задержка между началом возбуждающего стимула и появлением импульсной реакции, которая составляет более 1 мс. Однако в некоторых бугорковых органах существует, вероятно, и электрическая передача возбуждения от рецепторной клетки на окончания афферентного волокна. Синаптическая задержка в таких синапсах не превышает 0,3 мс.

Возникновение нервных импульсов в постсинаптическом аффе-

рентном волокне предполагает наличие в нем триггерной зоны, где градуальный генераторный потенциал преобразуется в потенциал действия. Такой зоной, по-видимому, является немиелинизированная часть нервного волокна. Здесь происходит интеграция постсинаптических потенциалов, возникающих от возбуждения многих рецепторных клеток, что имеет большое значение для обеспечения высокой чувствительности электрорецепторов.

4.4.3. Восходящие пути

Механо- и электрорецепторы системы боковой линии иннервируются нервами боковой линии. Их аксоны оканчиваются в акустико-латеральной области продолговатого мозга. Нервы боковой линии (передний и задний) не имеют собственных порядковых номеров, так как передний нерв считается частью VII нерва, а задний — X. Однако в последнее время такую точку зрения пересматривают, так как ряд эмбриологических данных указывает на самостоятельное происхождение нервов боковой линии.

Передний боковой нерв иннервирует механорецепторы (невромасты) и электрорецепторы, расположенные на голове животного. У круглоротых и хрящевых рыб этот нерв снабжает афферентными волокнами все электрорецепторные органы. *Задний боковой нерв* иннервирует механорецепторные и электрорецепторные органы (у костистых рыб), расположенные на туловище.

Акустико-латеральная область занимает дорсальную часть продолговатого мозга и в ней выделяют дорсальное, медиальное и вентральное ядра. Дорсальное ядро представляет собой исключительно электрорецептивное образование. Медиальное ядро получает волокна от механорецепторов боковой линии. Вентральное ядро связано со слуховой и вестибулярной системами. Такая организация акустико-латеральной области продолговатого мозга свойственна большинству первичноводных животных.

Волокна нервов боковой линии, входящие в акустико-латеральную область, образуют моносинаптические контакты с дендритами больших мультиполярных нейронов второго порядка. Аксоны этих клеток идут в ретикулярную формацию, тогда как сложные дендритные отростки входят в гребень мозжечка, где вступают в контакт с аксонами звездчатых клеток. Важно подчеркнуть, что у многих электрочувствительных рыб наблюдается необычайно сильное развитие мозжечка, что может быть связано с электрорецепцией.

В дальнейшей обработке информации от органов боковой линии принимают участие структуры среднего мозга. Соответствующий центр имеется в покрывке среднего мозга. Он называется *латеральным ядром*. Латеральное ядро связано с акустико-латеральной областью продолговатого мозга через систему латеральной петли. Относительно связей органов боковой линии со структурами переднего мозга мнения ряда исследователей расходятся, и этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

4.5. Гравитационная сенсорная система

Все организмы, когда-либо жившие на Земле, развивались в условиях действия на них силы тяжести, или, иными словами, в *гравитационном поле Земли*. Жизнь в гравитационном поле заставляла живые организмы принимать определенное положение по отношению к линии действия силы тяжести, т. е. к вертикали. Однако необходимость сохранять определенное положение по отношению к гравитационному полю Земли в процессе эволюции у большинства организмов пришла в противоречие с необходимостью координированной двигательной активности (добывание пищи, защита от врагов), которая зачастую требует значительного отклонения положения тела от нормального. Это привело к тому, что у животных появились моторно-сенсорные системы, позволяющие им не только определять «верх», «низ» и величину отклонения положения тела от нормального, но и корректировать установку тела, поддерживать ее в необходимых физиологических пределах.

Иными словами, гравитационное поле Земли стало для животных ориентиром в окружающем их трехмерном пространстве.

Ориентация животных в гравитационном поле Земли отличается от ориентации по каким-либо физическим характеристикам среды, которые воспринимаются органами чувств. Это отличие связано с двумя особенностями гравитационного поля. Во-первых, оно практически постоянно по величине и направлению к поверхности Земли. Во-вторых, оно «всепроникающее», т. е. действует на любое тело на Земле и от его воздействия нельзя «экранироваться».

Для ориентации по отношению к гравитационному полю Земли большинство животных имеет *датчик положения тела*, т. е. специальный отолитовый орган, достигший большего или меньшего совершенства в процессе эволюции, но тем не менее построенный по одному и тому же принципу. *Орган равновесия*, или *гравирецептор*, состоит из двух частей: «пробной массы», т. е. отолита, обладающего большей или меньшей свободой перемещения в пределах органа, и системы рецепторов, воспринимающих положение или перемещение этой массы в органе. Любое отклонение в положении тела сопровождается смещением пробной массы (отолита, отоконий, отолитовой мембраны), возбуждающей соответствующую группу рецепторов органа равновесия. Сигнал этих рецепторов обрабатывается ЦНС, которая и посылает командный сигнал к мышцам, корректирующим положение тела.

Несколько иначе воспринимаются угловые ускорения. Структуры, ответственные за это, представляют собой каналы, заполненные жидкостью, в стенках которых располагаются рецепторные клетки. Когда животное перемещается в пространстве, жидкость в канале приходит в движение и отклоняет реснички клеток в направлении, которое зависит от направления ускорения. Многие виды животных имеют и гравирецептор, и рецепторы ускорения, но некоторые только один из них.

4.5.1. Гравитационная сенсорная система беспозвоночных

Одним из наиболее эффекторных и универсальных органов для восприятия гравитационного поля является *статоцист*, который имеется у многих беспозвоночных животных, за исключением насекомых. Статоцисты представляют собой, как правило, замкнутые полости, заполненные жидкостью и содержащие статолит или статоконии, которые у разных видов могут быть как биологического происхождения, т. е. секретироваться самим статоцистом или специальными клетками, так и привнесенными из окружающей среды (например, песчинки).

Полость статоциста выстлана реснитчатыми клетками, которые у одних животных расположены равномерно, у других — образуют скопления, называемые *макулами*. При изменении положения тела происходит смещение статокониев в статоцисте, которое, в свою очередь, вызывает отклонение ресничек рецепторных клеток.

Статоцисты были известны морфологам еще в прошлом веке, но первоначально им приписывали слуховые функции. В 1893 г. Крейдль в своих классических опытах показал, что статоцист у омара выполняет в основном гравитационные функции. У высших ракообразных (омаров, креветок) статоцисты располагаются у основания первых антенн и открываются наружу. В качестве статолитов в них используются песчинки, которые во время линьки животных обновляются. Крейдль заменил песок в аквариуме железными опилками и показал, что с помощью сильного магнита он может заставить омаров располагаться в разных плоскостях соответственно результирующему действию магнитного и гравитационного полей. С тех пор статоцисты и их гравирецепторная функция были обнаружены во всех классах беспозвоночных (кроме насекомых).

Впервые, по-видимому, подобие гравитационного рецептора намечается у одноклеточных. У инфузорий это мюллеровские пузырьки, заполненные круглыми минеральными конкрециями. У кишечнополостных (медузы) уже появляются все основные элементы сенсорной и моторной систем для оценки и удержания равновесия. По краю купола у них располагаются статоцисты, в которых статолит находится внутри специальной клетки — литоцита — и непосредственно связан с ее цитоплазмой. Рядом находится сенсорная клетка с ресничкой, которая в нормальном положении медузы не касается литоцита. При отклонении медузы от нормали литоцит начинает давить на ресничку, заставляя ее изгибаться. Это возбуждает мембрану сенсорной клетки и приводит к возникновению РП и импульсов, которые распространяются по нервному кольцу и вызывают соответствующие рефлексы у медузы (рис. 4.18). Рецептор гравитации достигает особого развития у моллюсков.

Статоцисты у моллюсков представлены парными периферическими пузырьками диаметром 50—500 мкм, заполненными вязкой жидкостью и содержащими один или много свободных статокониев. Полость статоциста выстлана сенсорным эпителием, состоящим из

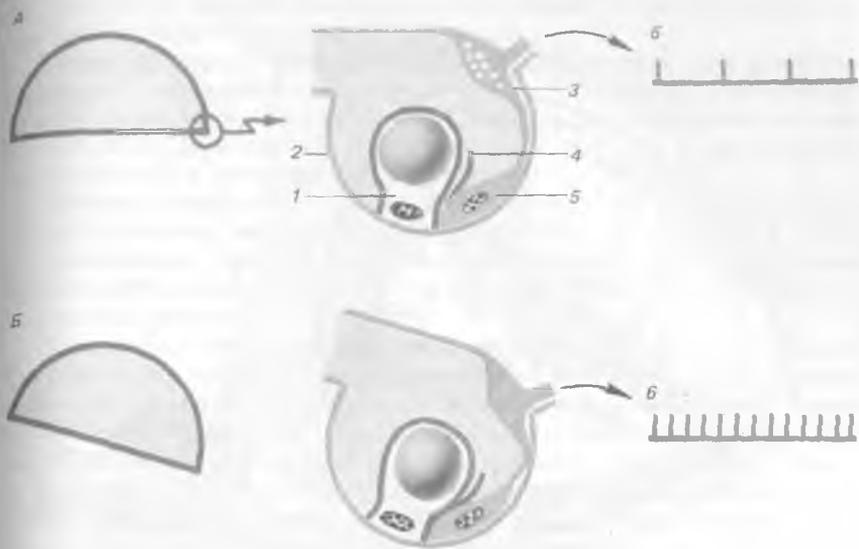


Рис. 4.18. Статоцист медузы в горизонтальном положении (А) и при наклоне (Б):
 1 — литоцит, 2 — парус, 3 — подзонтичное нервное кольцо, 4 — чувствительный волосок (ресничка), 5 — сенсорная клетка, 6 — нейрограмма подзонтичного нерва

чувствительных реснитчатых клеток, каждая из которых окружена опорными клетками. Рецепторные клетки статоциста обычно называют волосковыми, хотя в отличие от типичных волосковых клеток позвоночных они являются первичночувствующими и имеют центральные отростки. Аксоны рецепторных клеток образуют статический нерв, оканчивающийся в церебральных ганглиях.

С помощью сканирующего электронного микроскопа удалось выяснить детали строения статоциста прудовика *Lymnaea stagnalis*. При большом увеличении вскрытый статоцист представляет собой углубление в оболочке педального ганглия, покрытое изнутри ресничками, на которых свободно лежит большое количество статоконий разного размера (рис. 4.19). Все статоконии имеют преимущественно яйцевидную форму. Под их тяжестью реснички несколько изгибаются.

Установлено, что в статоцисте сформированы функционально поляризованные зоны, отличающиеся наличием или отсутствием контакта между ресничками рецепторных клеток и статокониями. Вероятно, наибольшей чувствительностью к слабым раздражениям обладают экваториально расположенные рецепторные клетки, так как они лежат на границе этих зон и их ответ зависит от контакта между возбужденными и невозбужденными клетками при воздействии на них статоконий во время перемещения животного в пространстве, толчках и колебаниях субстрата.

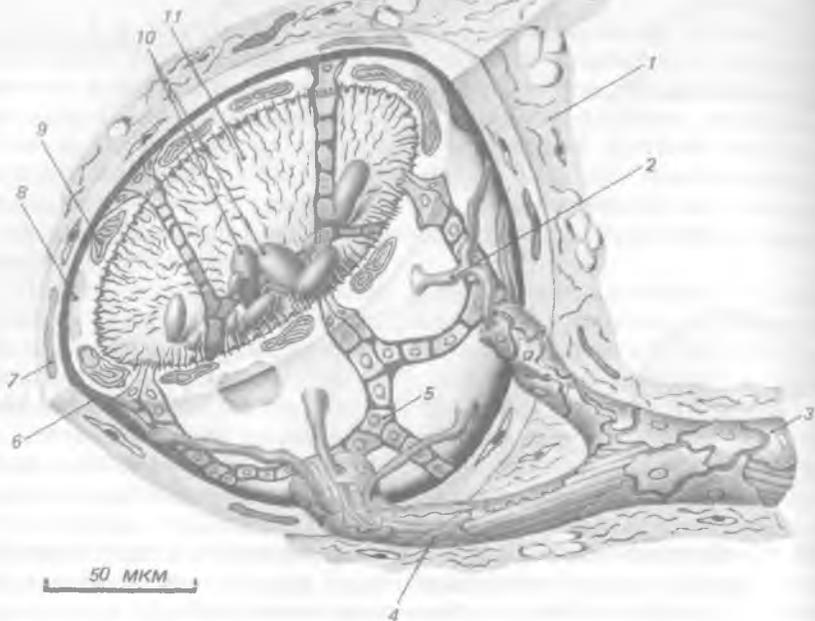


Рис. 4.19. Строение статоциста брюхоного моллюска:

1, 8 — оболочки статоциста, 2 — центральный отросток, 3 — статический нерв, 4 — глиальная клетка, 5 — опорные эпителиальные клетки, 6 — базальная мембрана, 7 — мышечный элемент, 9 — вакуоль, 10 — статоконии, 11 — чувствительная поверхность

В состоянии покоя при отведении от статического нерва регистрируется фоновая активность. Вероятно, эта активность, не будучи спонтанной, обусловлена воздействием статокониев на реснички рецепторных клеток. Рецепторная клетка не проявляет активности до тех пор, пока не окажется в нижней части органа и не подвергнется давлению статокониев.

Статоцисты головоногих моллюсков являются наиболее высокоорганизованными и по своим функциональным возможностям, видимо, не уступают лабиринту позвоночных. Вероятно, это связано с повышением двигательной активности и, в частности, с реактивным способом передвижения этих животных.

Рецепторные элементы статоцистов головоногих моллюсков впервые среди беспозвоночных сгруппированы в те же основные структуры, что и у позвоночных, и выполняют такие же функции. Это макулы, снабженные статолитами, и кристы — группы волосковых клеток, покрытые купулами. Более подробно об их строении речь пойдет ниже, при рассмотрении лабиринта позвоночных. Здесь же лишь необходимо указать, что макулы головоногих служат рецепторами гравитации, т. е. обеспечивают статическое равновесие, тогда

как кристы — рецепторы угловых ускорений — обеспечивают динамическое равновесие.

Таким образом, с развитием двигательной активности животных статоцист, возникший как орган чисто статического равновесия, превращается в орган, обладающий способностью регуляции не только поведения организма в гравитационном поле, но и координации его движений в трехмерном пространстве.

Система статоциста функционально связана с другими сенсорными системами, например зрительной, хеморецепторной, с системой рецепторов растяжения. Такие взаимодействия обеспечивают координацию двигательных актов, регуляцию мышечного тонуса и адаптивное поведение.

Наряду с гравитационной функцией система статоциста обладает способностью к *сейсмо-* и *виброрецепции*, а у некоторых высокоорганизованных форм и к *акустическому приему*. Это позволяет считать сенсорную систему статоциста ракообразных и моллюсков своего рода аналогом акустико-вестибулярных систем позвоночных животных.

У насекомых нет статоцистов. Однако чувство равновесия для насекомых чрезвычайно важно и соответствующую информацию им поставляют наружные проприоцепторы — *волосковые пластинки*. Так как отдельные волосковые сенсиллы чрезвычайно чувствительны к любому механическому смещению, то действие силы тяжести на придатки тела определяет различные типы тонических реакций всего набора волосковых пластинок в теле насекомого, формируя гравитационную систему отсчета для ориентирования мышц насекомого.

У насекомых существует также механизм для восприятия вращения, т. е. получения информации об угловых ускорениях. У двукрылых насекомых для этой цели служат *жужжальца*. Они представляют собой два гантелевидных придатка и являются модифицированными задними крыльями. Когда насекомые летят, жужжальца быстро колеблются вверх и вниз и напоминают гироскопы, предназначенные для стабилизации самолетов и подводных лодок.

4.5.2. Гравитационная сенсорная система позвоночных

Строение лабиринта. Рецепторы гравитации у всех позвоночных животных располагаются в *лабиринте*. Лабиринт представляет собой костное образование, внутри которого расположен перепончатый лабиринт. Пространство между костным и перепончатым лабиринтами заполнено жидкостью — *перилимфой*. Изнутри перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью — *эндолимфой*. На первый взгляд перепончатый лабиринт напоминает усложненный статоцист, типичный для высших первичноротых. В действительности же он имеет более сложное строение.

Лабиринт позвоночных состоит из нескольких отделов и представлен двумя (у миноги) и тремя (у всех остальных позвоночных) полукружными каналами, утрикулюсом, саккулюсом и лагеной (рис. 4.20). У высших позвоночных появляется еще один отдел — улитка, которая представляет собой вырост саккулюса, где распо-

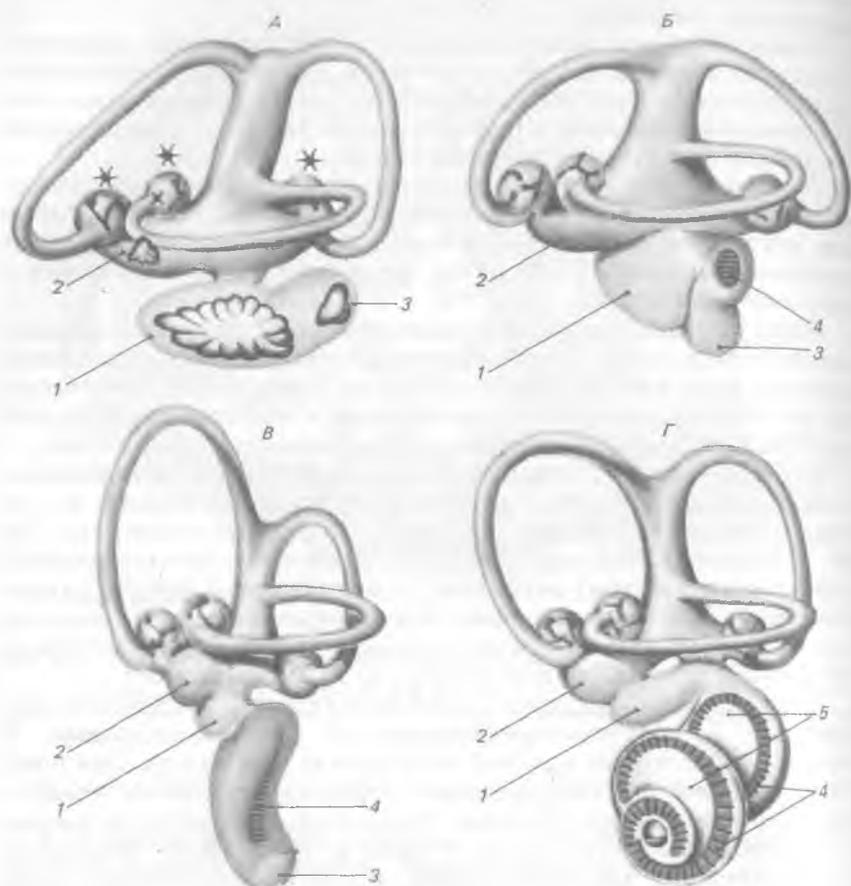


Рис. 4.20. Строение лабиринта позвоночных. А — рыбы; Б — черепахи; В — птицы; Г — млекопитающие:

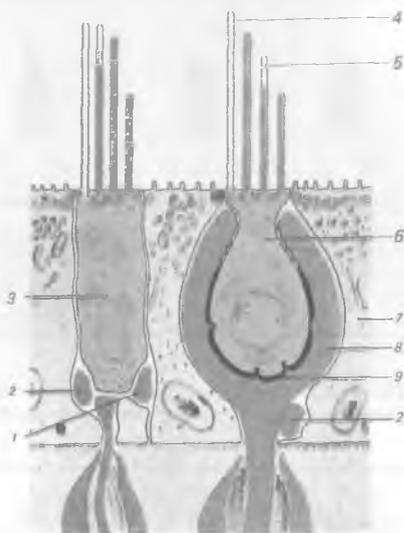
1 — саккулюс, 2 — утрикуллюс, 3 — лагена, 4 — базилярная мембрана, 5 — улитка; звездочками обозначены ампулы полукружных каналов

лагается кортиев орган. Экспериментальные исследования показали, что верхняя часть лабиринта — полукружные каналы и утрикуллюс с их сенсорными элементами — выполняют в основном гравитационные функции, а нижняя часть — саккулюс, улитка и лагена — слуховые функции. Поэтому верхнюю часть лабиринта обычно выделяют в качестве *преддверия*, или *вестибулярного аппарата*, противопоставляя его органу слуха — *улитке*.

Структура рецепторов. В основе организации рецепторных структур лабиринта лежат вторичночувствующие волосковые клетки, которые являются рецептирующими элементами, связанными через синапсы с афферентными и эфферентными нервными волокнами (рис. 4.21).

Рис. 4.21. Волосковые клетки двух типов в лабиринте млекопитающих:

1 — афферентное нервное окончание, 2 — эфферентное нервное окончание, 3 — волосковая клетка типа II, 4 — киноцилия, 5 — стереоцилия, 6 — волосковая клетка типа I, 7 — опорная клетка, 8 — чаша афферентного нервного окончания, 9 — синаптическая полоска



У рыб и амфибий это обычно небольшие (20—40 мкм в длину и 5—10 мкм в ширину) клетки цилиндрической формы, так называемые *волосковые клетки II типа*. У высших позвоночных начиная с рептилий к ним присоединяются *колбообразные клетки I типа*. Из кутикулы клеток обоих типов выступают пучки волосков, из-за наличия которых они и получили свое название.

Волоски бывают двух видов. Одни из них, тонкие и многочисленные, заполненные цитоплазмой и заключенные в трехслойную плазматическую мембрану, называются *стереоцилиями*. Полярно по отношению к ним располагается более длинная настоящая ресничка, содержащая 9 пар микротрубочек и называемая *киноцилией*. Смещение волосков в сторону киноцилии вызывает возбуждающий эффект, в противоположном направлении — тормозный (рис. 4.22).

Применение микроэлектродной техники позволило установить, что роль одиночной киноцилии сводится к регуляции степеней скольжения, давления и точности отхождения на исходные позиции отолитовой мембраны в область каждой рецепторной клетки, тогда как стереоцилии являются как раз теми структурами, которые ответственны за процесс преобразования механического стимула в электрическую активность волосковой клетки.

К клеткам I типа подходит одно чашеобразное афферентное окончание, которое включает в себе весь рецептор, за исключением его апикальной части. С ним, в свою очередь, контактируют эфферентные волокна. К клеткам II типа подходят афферентные и эфферентные нервные окончания, которые образуют синапсы с базальной мембраной цилиндрической волосковой клетки (см. рис. 4.21).

Макулы и кристы. В отолитовых частях лабиринта, т. е. в утрикулусе, саккулусе и лагене, клетки собраны в группы —

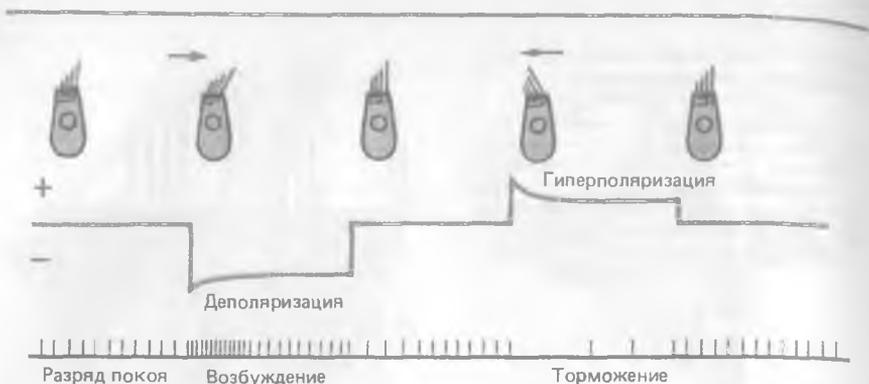


Рис. 4.22. Возбудительные и тормозные реакции, возникающие в зависимости от направления отклонения волосков рецепторной клетки

макулы, причем нередко одно отделение лабиринта может иметь несколько макул. Киноцилии волосковых клеток макулы либо прикреплены к крупному отолиту (рыбы), либо пронизывают толстую отолитовую мембрану (остальные позвоночные), содержащую кристаллы CaCO_3 (отоконии), которые склеены вместе желеобразным веществом (рис. 4.23). Дистальные концы стереоцилий волосковых клеток макулы свободно подпирают или «зачесывают» отолитовую мембрану. Смещение отолитовой мембраны при изменении положения тела в гравитационном поле сопровождается появлением режущих сил, действующих на волоски рецепторных клеток.

Волосковые клетки полукружных каналов сконцентрированы в ампулах, которые расположены у перехода канала в утрикулус. В каждой ампуле волосковые клетки сгруппированы в *кресту*, над которой расположена желеобразная купула (рис. 4.23). Волоски входят в этот желеобразный свод, который простирается от одной стороны ампулы до другой. Стимуляция волосковых клеток в кристе связана с отклонением купулы при движении эндолимфы внутри каналов примерно так же, как в невромастах боковой линии.

Подсчитано, что утрикулярная макула морских свинок, имеющая площадь $0,55 \text{ мм}^2$, содержит примерно 9000 волосковых клеток, саккулярная макула — 7500 клеток (площадь $0,50 \text{ мм}^2$), тогда как кристаллы латерального, переднего и заднего каналов — по 5500 клеток (площадь каждой около $0,40 \text{ мм}^2$).

В функциональном отношении макула утрикулуса воспринимает положение организма по отношению к гравитационному полю, т. е. служит рецептором гравитации. Макула саккулуса (кроме рыб) является вспомогательной по отношению к утрикулусу и, кроме того, хорошо реагирует на вибрацию. Кресты ампул трех полукружных каналов, расположенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, воспринимают угловые ускорения.

В клетках кресты горизонтального канала киноцилии в пучках

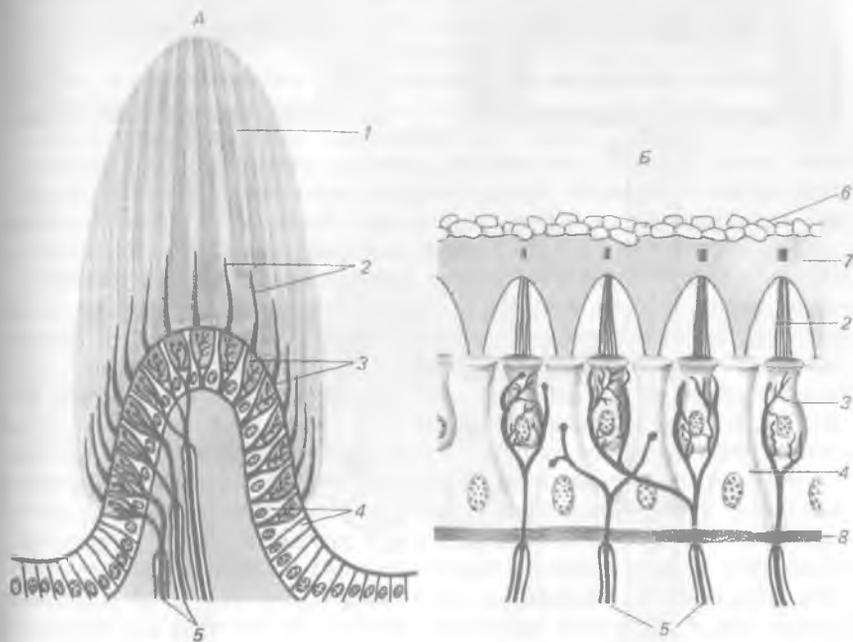


Рис. 4.23. Криста (А) и макула (Б) вестибулярного органа млекопитающего:

1 — купула, 2 — волосок, 3 — волосковая клетка, 4 — опорные клетки, 5 — нервное волокно, 6 — отоконии, 7 — желатиновый слой, 8 — базальная мембрана

стереоцилий ориентированы в сторону утрикулуса, а в клетках переднего вертикального канала — в сторону просвета канала. Такая морфологическая поляризация имеет, по-видимому, отношение к механизму направленной (дирекционной) возбуждающей реакции. Так, в горизонтальном канале ток эндолимфы вызывает возбуждающий эффект, если он направлен к утрикулусу, а в вертикальных — тормозный.

В макулах отолитовых органов ориентация киноцилий такова, что при смещении отолитовой мембраны часть клеток возбуждается, другие затормаживаются. В утрикулярной макуле, т. е. в основном рецепторе гравитации позвоночных, рецепторные клетки со сходной поляризацией собираются в группы, которые в совокупности образуют четырехплановую мозаику.

Каждой части этой мозаики или квадранта может соответствовать определенная группа мышц, принимающих участие в установке тела и регулировании функций утрикулярной макулы.

Отведение импульсной активности от волокон нервной веточки, иннервирующей утрикулярную макулу обезьяны, показало, что 70 % обследованных единиц возбуждалось при наклонах головы в

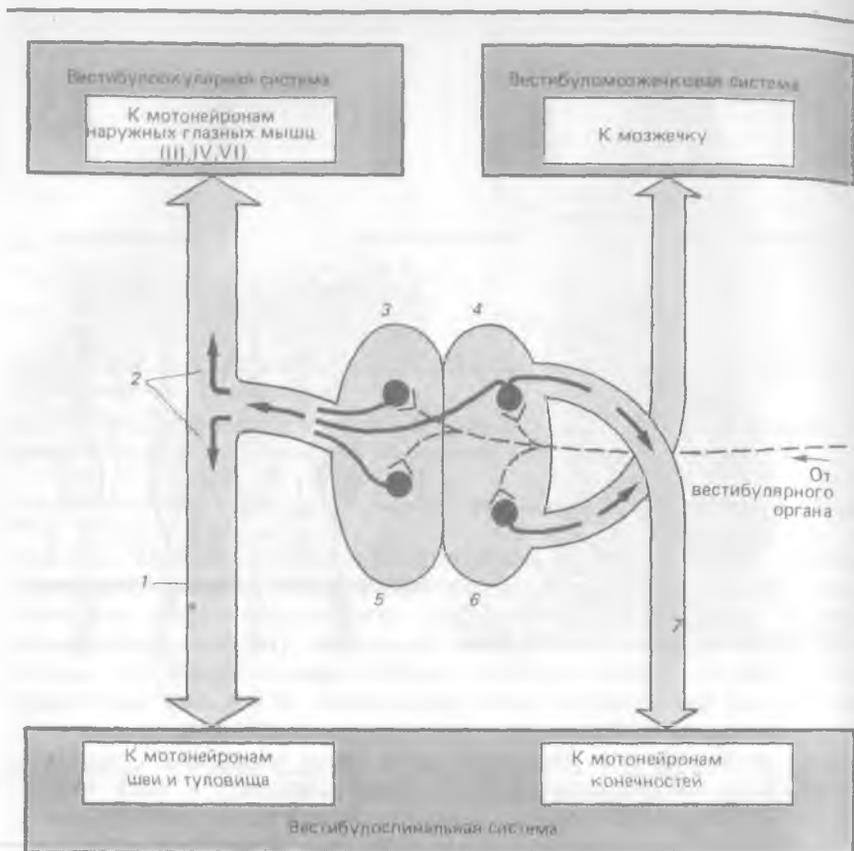


Рис. 4.24. Вестибулярные ядра и их связь с различными структурами мозга:

1 — медиальный вестибулоспинальный тракт, 2 — медиальный продольный пучок, 3—6 — вестибулярные ядра: верхнее, латеральное, медиальное и нижнее соответственно, 7 — латеральный вестибулоспинальный тракт

ипсилатеральную сторону, 30 % — при наклонах в контралатеральную. Кроме того, около 50 % единиц активировалось при наклонах «носом вверх» и примерно столько же при наклонах в противоположном направлении. Эти результаты хорошо согласуются с особенностями пространственной поляризации волосковых клеток в утрикулярной макуле.

Центральные вестибулярные пути. Аксоны, по которым потенциалы действия от волосковых клеток передаются в ЦНС, образуют вестибулярную часть VIII пары черепно-мозговых нервов. В вестибулярном нерве при полном покое животного наблюдается спонтанная электрическая активность.

Волокна вестибулярной части нерва входят в продолговатый мозг и оканчиваются в вестибулярных ядрах. Вестибулярные ядра явля-

ются первым уровнем в ЦНС, где происходит обработка информации о движении или изменении положения тела в пространстве, поступающей от рецепторов лабиринта. Совокупность этих ядер получила название *бульбарного вестибулярного комплекса*. В него входят верхнее (ядро Бехтерева), латеральное (ядро Дейтерса), медиальное (ядро Швальбе) и нижнее ядра.

Вестибулярные ядра продолговатого мозга связаны со всеми отделами ЦНС: спинным мозгом, мозжечком, ретикулярной формацией, глазодвигательными ядрами, корой головного мозга, вегетативной нервной системой. Среди этих связей можно выделить три главных проекционных системы (рис. 4.24).

Вестибулоспинальная система проецируется в спинной мозг, образуя вестибулоспинальный путь. Он делится на две ветви: медиальную и латеральную. Нисходящие волокна медиального продольного пучка оканчиваются в передних сегментах спинного мозга, где они контактируют с мотонейронами, управляющими мускулатурой шеи и туловища. В то же время волокна, связанные с мотонейронами, управляющими мышцами конечностей, берут начало в латеральных вестибулярных ядрах и спускаются по латеральной ветви. Все волокна латерального тракта являются возбуждающими, тогда как медиальный тракт содержит возбуждающие и тормозные волокна.

Вестибулоокулярная система играет важную роль в регуляции движений глаз. Это необходимо для сохранения стабильного изображения на сетчатке во время движения человека и животных. Вестибулоглазодвигательные рефлексы (*глазной нистагм*) состоят в ритмическом движении глаз в противоположную сторону, сменяющемся скачком глаз обратно. Возникновение и характеристика вращательного глазного нистагма являются важными показателями состояния вестибулярной системы, их широко используют в авиационной, морской и космической медицине, а также в экспериментах и клинике.

Вестибуломозжечковая система отражает тесное взаимодействие между вестибулярной системой и мозжечком в тонкой координации и регуляции движений.

Помимо названных проекционных систем существуют тесные связи между вестибулярной и автономной (вегетативной) нервной системами, которые выражаются в вестибуловегетативных реакциях сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Эти связи обеспечивают вегетативные компоненты вестибулярных реакций в пределах физиологической нормы.

Вестибулярные импульсы, как и импульсы других модальностей, поступают в кору мозга через таламические нейроны. Полагают, что существует два пути: прямой через дорсомедиальную часть вентрального постлатерального ядра и непрямой вестибулоцеребелло-таламический путь через медиальную часть вентролатерального ядра.

Вестибулярные проекционные зоны в коре мозга, видимо, различаются у разных представителей млекопитающих. У кошки электрические стимулы, наносимые на вестибулярный нерв или вести-

булярные ядра, сопровождаются генерацией потенциалов в передних участках супрасильвиевой и эктосильвиевой извилин височной коры обоих полушарий. Наряду с основной проекционной зоной в передней части височной коры обнаружена вторая вестибулярная зона, расположенная каудальнее.

У приматов основная вестибулярная зона в коре локализована в задней части постцентральной извилины между первой и второй соматосенсорными зонами. Вторая вестибулярная зона локализуется в моторной коре впереди от нижнего участка центральной борозды. Локализация вестибулярной зоны у человека окончательно не выяснена.

4.5.3. Чувствительность вестибулярной системы и ориентация в пространстве

У человека чувствительность вестибулярной системы очень высока. Отолитовый аппарат позволяет воспринимать линейные ускорения, равные всего 2 см/с^2 . Порог различения наклона головы в сторону составляет около 1° , а вперед и назад — $1,5\text{--}2^\circ$. Кристы полукружных каналов позволяют человеку замечать ускорения вращения в $2\text{--}3 \text{ см/с}^2$.

Вопрос о значении вестибулярной системы в пространственной ориентировке животных и человека обсуждается в течение длительного времени в связи с гипотезой Циона (1879) о вестибулярном аппарате как анализаторе пространства.

В настоящее время существует несколько точек зрения о механизмах ориентации в пространстве, общей чертой которых является представление о *комплексном участии ряда сенсорных систем* в осуществлении этой функции. Согласно одним представлениям, вышшие млекопитающие и человек ориентируются в пространстве в основном с помощью зрения и лабиринтов. По мнению других, пространственный анализ представляет собой комплексную функцию динамического ансамбля многих анализаторов, деятельность которых интегрируется двигательным анализатором. Третьи рассматривают ориентацию организма в пространстве как процесс автоматического управления. Задача рецепторов лабиринта в этом процессе заключается в слежении за изменениями в пространстве положения анатомо-физиологического центра черепа, а не всего тела в целом. Информация об изменениях в пространстве положения этого центра, поступающая от вестибулярного аппарата, обогащается информацией других модальностей — зрительной, слуховой, а также информацией о рефлексах положения.

Таким образом, все теории сходятся в комплексном участии сенсорных систем при ориентации в пространстве с неизменным участием вестибулярного аппарата как необходимого условия для формирования адекватного поведения человека и животных в окружающей среде.

Развитие космонавтики сделало возможным длительное пребывание человека в космосе, когда невесомость ставит отолитовую

систему в совершенно необычные условия. Поэтому изучение реакций отолитовых рецепторов в невесомости представляет перво-степенный теоретический и прикладной интерес. По свидетельству космонавтов, к невесомости они привыкают быстро, в течение всего нескольких дней. Такая способность к адаптации свидетельствует о необыкновенной пластичности всей нервной системы, если учесть, что вестибулярная система эволюционировала в течение миллионов лет, никогда не попадая в подобные условия.

4.6. Слуховая сенсорная система

Слух представляет собой функцию организма, которая неразрывно связана по своему происхождению со *звуком*. Как физическое явление звук есть колебательное движение частиц упругой среды, распространяющееся в виде волн в газах, жидкостях и твердых телах.

Звуковые волны, не будучи носителем значительной мощности или давления, возникают, однако, во множестве случаев одновременно с другими механическими явлениями, обладающими громадной энергией, способной нарушить или полностью разрушить целостность живого организма. Свойство звуковых волн определило в процессе эволюции животного мира появление специальных органов, способных реагировать на механические колебания. Развитие и совершенствование этих органов привело к возникновению специализированного приемника звуковых волн — *органа слуха*. Именно благодаря расширению возможностей восприятия колебательных процессов, сигнализирующих об опасности, существенно увеличилось шансы на выживание. Постепенно звуки стали оцениваться не только как сигналы об опасности, но и как сигналы общения между особями одного и разных биологических видов.

4.6.1. Физические характеристики звуковых сигналов

В акустике все колебания подразделяются на три категории: 1) *дозвуковые колебания*, или *инфразвуки* с частотами меньше 20 Гц; 2) *звуковые*, или *собственно звуки* с частотами от 20 до 20000 Гц (20кГц); 3) *сверхзвуковые*, или *ультразвуки* с частотами выше 20 кГц. Указанное подразделение колебательных процессов связано только с физиологическими особенностями человеческого органа слуха воспринимать колебания именно звуковых частот. С точки зрения физики, колебания, например, в 5 Гц или в 50 кГц ничем специфическим не отличаются от колебаний в 20 Гц или 20 кГц.

Скорость распространения звука зависит от упругих свойств среды, в которой распространяется звуковая волна, и в меньшей степени от температуры и некоторых других факторов. Например, скорость звука в воздухе при температуре 18 °С равна примерно

340 м/с, а в морской воде при 0 °С — 1550 м/с. Таким образом, в воде акустическое сопротивление гораздо больше, чем в воздухе, и скорость звука также значительно выше.

Интенсивность, или сила, звука представляет собой энергию, переносимую звуковой волной через единицу площади в единицу времени. Однако прямое измерение интенсивности связано с определенными трудностями, и при решении практических задач в качестве измеряемого параметра звукового поля обычно выбирают звуковое давление. Звуковое давление характеризует силу, действующую на площадь, расположенную перпендикулярно движению частиц.

Минимальное давление звука, которое способно воспринимать человеческое ухо, составляет $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м². Уровень звука при разговоре составляет примерно 0,1 Н/м², а звук, вызывающий болевое ощущение, соответствует давлению 30 Н/м².

Вместо абсолютных значений звукового давления часто используют понятие *уровня звукового давления (L)*. Его выражают в децибелах (дБ) следующим образом: $L = 20 \lg(P/P_0)$, где P — среднее квадратичное значение звукового давления; P_0 — порог слышимости человека $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м² (относительный нуль).

Децибелы — логарифмические единицы, их применение делает возможным сравнение двух уровней звукового давления без знания абсолютных значений каждого из них. Изменение интенсивности в 10, 100, 1000, 10000 раз составляет соответственно 10, 20, 30, 40 дБ.

Звуки, содержащие только одну частоту или чистые тона, которые графически можно представить в виде синусоидальных или гармонических колебаний, в природе встречаются довольно редко. Подавляющее большинство звуков, которые мы слышим, являются сложными, т. е. состоят из нескольких или многих частот, придающих звуку его характерную окраску или тембр. Любой сложный звук может быть представлен в виде набора различных по частоте и амплитуде тонов. Это достигается путем проведения спектрального анализа звука. Графическое изображение результата анализа сложного звука по составляющим его компонентам называют амплитудно-частотным спектром.

4.6.2. Слуховая сенсорная система беспозвоночных

На первых этапах развития слуховой рецепции у ряда морских беспозвоночных роль приемника акустических колебаний берут на себя полифункциональные органы —статоцисты, о которых более подробно рассказано в разд. 4.5. Так, например, медузы воспринимают инфразвуковые волны, которые являются ранними предвестниками бури, и уплывают в безопасные места литоральной зоны за 10—15 ч до наступления шторма. Диапазон восприятия ихстатоцистов охватывает самые низкие инфразвуковые частоты — 8—13 Гц. У морских и пресноводных моллюсков область восприятия расширяется и составляет от нескольких герц до 2 кГц. Однако система звукоизлучения у них отсутствует и поэтому нельзя предполагать какую-либо внутривидовую звуковую коммуникацию.

Более или менее развитая звуковая сигнализация обнаружена только у членистоногих и, в частности, у насекомых. Эти животные издают звуковые сигналы с помощью ряда механизмов: трением подвижно сочлененных склеритов (фрикционный или стридуляционный механизм), вибрацией специализированных мембран (тимпальный механизм), вибрацией крыльев, пропусканием воздуха через отверстия (пневматический механизм), ударением различными частями тела по субстрату (ударный механизм).

Акустическая сигнализация играет в жизнедеятельности многих насекомых очень важную роль. Достаточно сказать, что с ее помощью осуществляется встреча особей противоположного пола, поддерживается репродуктивная изоляция у близких видов и регулируется размещение насекомых в биотопе. Кроме того, у общественных насекомых акустическая сигнализация используется в момент опасности (сигналы тревоги, угрозы, бедствия), при добывании пищи, а также при роениях (у пчел) и переселении в новые жилища.

Слуховые органы насекомых. Насекомые воспринимают звуковые колебания с помощью волосковых сенсилл, джонстоновых органов и тимпанальных органов. Две последние группы весьма сходны с хордотональными органами, подробно описанными в разд. 4.3.1, так как и в том и в другом случае их функциональной единицей является хордотональная сенсилла.

Волосковые сенсиллы играют роль фонорецепторов в воздушной среде у общественных насекомых. У термитов они располагаются на церках, у муравьев — на антеннах, у пчел — между фасеточными глазами и затылочным швом. Эти волоски дугообразно изогнуты и имеют волнистую форму. Поверхность волосков покрыта шиповидными выростами. Отклонение волосков от положения равновесия возрастает с увеличением интенсивности звука и зависит от его частоты. Высокочастотная граница звуковых колебаний интенсивностью до 80 дБ, отклоняющих волосок на 1° , находится между 200 и 400 Гц. Резонансный максимум самых низкочастотных волосков находится ниже 100 Гц.

Звуковые поля, вызывающие вибрацию волоска, порождают в сенсилле незатухающие электрические колебания, которые повторяют форму звуковой волны (микрофонный эффект). Чувствительный элемент рецептора — биполярный нейрон — отвечает генерацией импульсов на низкочастотные колебания волоска, отклоняющие его от положения равновесия не менее чем на 1° .

Специфической функциональной особенностью фонорецепторов пчел является то, что они отвечают генерацией импульсов только в период движения волоска: отклонения его от положения равновесия или возвращения в исходное положение. Это существенно отличает фонорецепторы пчелы от ветрочувствительных волосков саранчи, генерирующих импульсы, в течение длительного времени после их отгибания. Интересно также и то, что отогнутые волосковые сенсиллы пчел не отвечают на звуковую стимуляцию.

Джонстоновы органы у большинства насекомых расположены во втором членике антенн и выполняют механорецепторные функ-

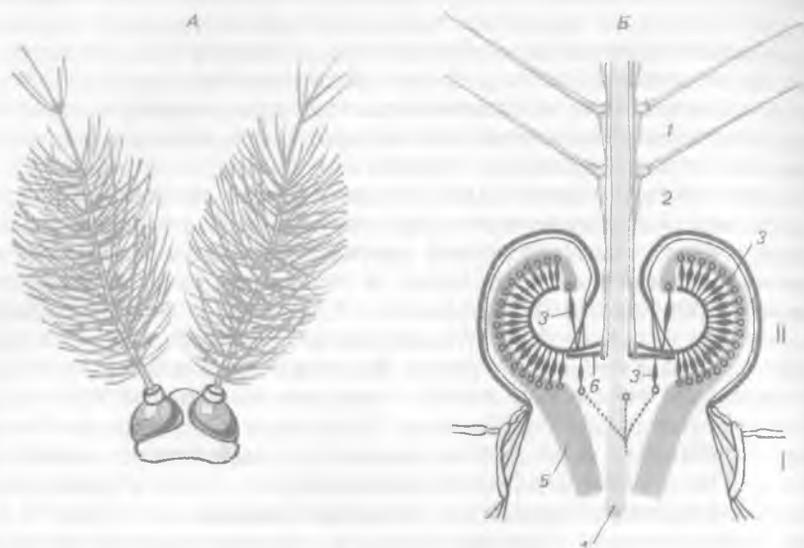


Рис. 4.25. Джонстонов орган комара. А — общий вид антенн самца комара; Б — организация джонстонова органа комаров семейства Culicidae:

1 — жгутик, 2 — волосок жгутика, 3 — хордотональная сенсилла, 4 — антеннальный нерв, 5 — нерв джонстонова органа, 6 — базальная пластинка (отросток III членика антенны); I, II — первый и второй членики антенны

ции. Однако у комаров наблюдаются гипертрофия второго членика антенн и значительное увеличение числа хордотональных сенсилл до 30 000 (рис. 4.25). В середине нашего столетия было экспериментально доказано, что комары воспринимают звуки с помощью антенн.

Жгутики антенн у самцов несут многочисленные жесткие волоски, торчащие в разные стороны. У самок антенны «голые» и волосков почти нет. Антенны самцов являются резонансными структурами, остро настроенными на основную частоту звука полета самки того же вида. Вибрация жгутика антенны воспринимается хордотональными сенсиллами или сколопидиями, радиально расположенными во втором членике. Расположение рецепторов характеризуется полной радиальной симметрией, так что при отклонении жгутика в любую сторону возбуждаются равные количества рецепторов.

Тимпанальные органы у насекомых разных отрядов возникли независимо из проприоцептивных или виброчувствительных хордотональных органов путем установления связи хордотональных сенсилл со специализированным тонким участком кутикулы, тимпанальной мембраной, способной колебаться под действием звуковых волн. Тимпанальная мембрана тесно связана с трахеальной системой, не только предохраняющей ее от демпфирования внутренними ор-

ганами, но и выполняющей в ряде случаев важную роль в функциональной настройке слухового органа.

У насекомых тимпанальные органы обычно парные (по одному с каждой стороны тела) и расположены на самых разнообразных участках тела: на первых брюшных сегментах, на заднегруди, среднегруди, крыльях и передних ногах. Такая локализация несомненно отражает их происхождение от посегментно расположенных множественных проприоцептивных органов, которые еще сохранились у низших членистоногих. Детали строения тимпанальных органов сильно варьируют в пределах не только отрядов, но и семейств, поэтому здесь будут рассмотрены наиболее типичные примеры.

У сверчков и кузнечиков тимпанальные органы расположены в голених передних ног (рис. 4.26, А). На внутренней и внешней сторонах голени находятся две тимпанальные мембраны, резко различающиеся по размерам. Большая трахея, поделенная на две ветви, проходит через ногу в области органа слуха. В проксимальной части голени расположены два хордотональных органа: подколенный и промежуточный (рис. 4.26). Они не контактируют непосредственно ни с одной из тимпанальных мембран. Подколенный орган состоит из множества длинных сенсилл, расположенных веерообразно; их шапочковые клетки сходятся в одной точке и прикрепляются к стенке голени. Промежуточный орган образован немногими сенсиллами, натянутыми между кутикулой и трахеей. Дистальнее промежуточного органа находится непосредственно тимпанальный орган, или слуховой гребень, который состоит из хордотональных сенсилл, шапочковые клетки которых не прикреплены к кутикуле.

У кузнечиков подколенный орган настроен на восприятие низкочастотных звуков до 1 кГц, промежуточный — от 1 до 15 кГц (оптимум 5—7 кГц), а слуховой гребень — от 2 до 100 кГц (оптимум 12—30 кГц). Аналогичные результаты получены при изучении функциональной организации тимпанальных органов сверчка.

Таким образом, у сверчков и кузнечиков в тимпанальных органах еще не произошло полного разделения функций, так как они реагируют на звуковые компоненты и на вибрацию субстрата тех же частот.

Тимпанальные органы саранчовых, цикад и бабочек окончательно утратили проприоцептивную и вибрационную чувствительность и превратились в специализированные приемники звукового компонента излучения. Тимпанальные органы, например, у бабочек-совок располагаются в месте соединения третьего грудного и первого брюшного сегментов. Они представляют собой тимпанальный воздушный мешок, являющийся увеличенной частью трахеальной системы (рис. 4.26, Б). Тимпанальный воздушный мешок ограничен двумя перепонками: тимпанальной и контртимпанальной. Тимпанальная перепонка разделяет тимпанальный воздушный мешок и открывающуюся наружу тимпанальную полость. Сколопариум тимпанального органа прикреплен к внутренней поверхности барабанной перепонки, идет вперед наискось и поперек тимпанальной полости. Он свободно подвешен в тимпанальной полости за счет прикрепления к барабанной перепонке, а также за

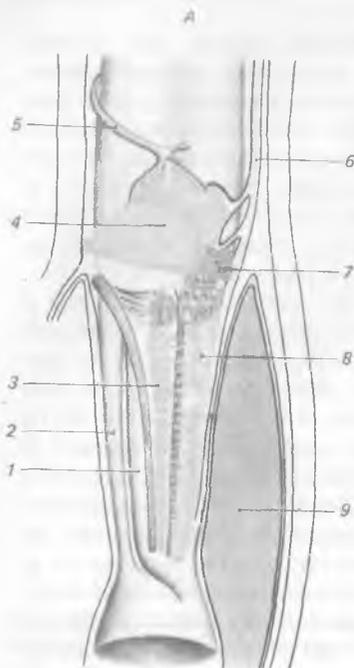


Рис. 4.26. Строение тимпанных органов кузнечика (А) и ночной бабочки (В):

А: 1 — передняя трахея, 2 — задняя трахея, 3 — хордо-тональная сенсилла, 4 — подколенный орган, 5 — нерв подколенного органа, 6 — тимпанный нерв, 7 — про-6 межсегментный орган, 8 — слуховой гребень, 9 — тимпанальная впадина;

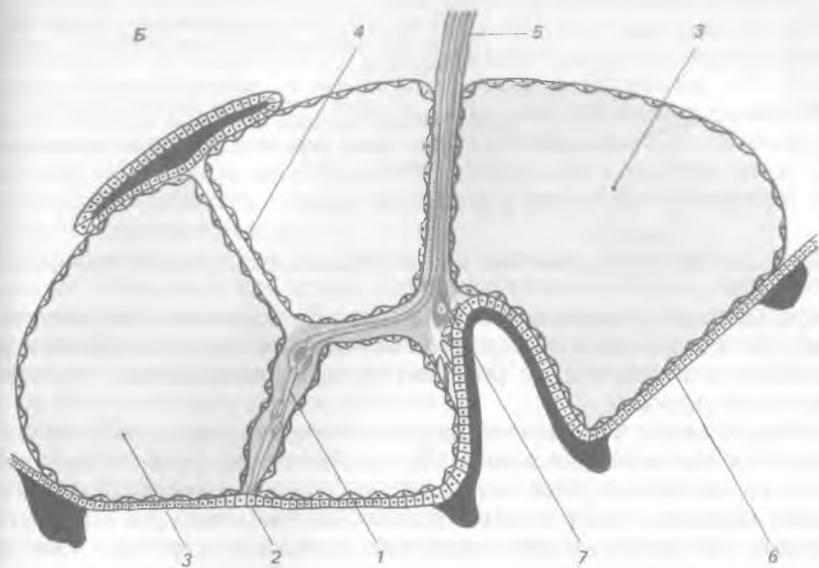
счет отходящих от него лигамента и тимпанального нерва. Сколопаримум содержит две рецепторные клетки (А-клетки). Шапочка каждой из двух сколопидиевых рецепторных клеток плотно прикрепляется к тимпанальной перепонке.

Тимпанальный нерв, состоящий из двух аксонов А-клеток, идет от сколопаримума к кутикулярной складке, где к нему присоединяется аксон большой звездчатой или грушевидной клетки — В-клетки, которая находится в трахеальном эпителии, выстилающем складку.

Электрофизиологические исследования показали, что две А-клетки разряжаются самопроизвольно со скоростью 20—40 спайков/с. Обе они реагируют на ультразвук и наиболее чувствительны в диапазоне от 25 до 60 кГц, т. е. воспринимают ультразвуки охотящихся за насекомыми летучих мышей.

Быстрая адаптация А-клеток к действию непрерывного тона и продолжение разрядов импульсов в течение некоторого времени после прекращения щелчка или кратковременного звука позволяют предполагать, что тимпанальный орган специально приспособлен к восприятию пульсирующих звуков. В-клетка производит регулярные самопроизвольные разряды импульсов большой амплитуды, но ее роль в поведении ночных бабочек неизвестна.

Высокая чувствительность и широкий динамический диапазон слуха насекомых, обладающих тимпанальными органами, обеспечивают возможность внутривидовой акустической коммуникации или избегания хищников на относительно больших расстояниях.



Б: 1 — хордотональная сенсилла (А-клетка), 2 — тимпанальная мембрана, 3 — воздушные мешки, 4 — лигамент, 5 — нерв, 6 — контртимпанальная мембрана, 7 — В-клетка

Восприятие широкого диапазона частот обеспечивается благодаря дифференцировке рецепторов по частотным свойствам. Большая часть рецепторов тимпанального органа, например, сверчка обычно остро настроена на главную частоту спектра конспецифичных призывных сигналов около 5 кГц (рис. 4.27). Высокочастотные рецепторы, напротив, являются широкополосными и могут воспринимать самые разнообразные высокочастотные звуки, в том числе звуки летучих мышей, на которые насекомые реагируют избеганием.

Восходящие пути. Аксоны рецепторов тимпанального органа оканчиваются в переднегрудном ганглии и хорошо обособленной медиолатеральной области чувствительного нейропиля. Эту зону в современной физиологической литературе обычно называют *акустическим* или *слуховым нейропилем*. Здесь аксоны конвергируют в определенных комбинациях на группу специализированных интернейронов, осуществляющих первичную обработку передаваемой рецепторами информации на уровне брюшной нервной цепочки.

В слуховой системе сверчков выделяют *две подсистемы*, или *два канала*, принципы организации и функционирования которых резко отличаются. Один из них связан с остро настроенными на основную частоту призывного сигнала рецепторами тимпанальных органов. Восходящие элементы этого канала отличаются локальностью дендритных полей и центральных проекций аксонов (в слуховом нейропиле), узкой частотной настройкой на 5 кГц и точностью описанных всех временных параметров призывного сигнала. Судьба

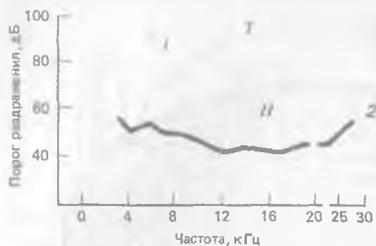


Рис. 4.27. Частотно-пороговые характеристики рецепторов в тимпанальном органе сверчка:

I — острая настройка на среднюю частоту, II — широкая настройка на высокую частоту; 1 — низкочастотные рецепторы, 2 — высокочастотные рецепторы

информации, поставляемой этим каналом в головной мозг, неизвестна, так как нейроны, которые могли бы обеспечить специфическую и достаточно пластичную реакцию на призывный сигнал, пока не идентифицированы.

Второй канал является широкополосным, связан со всеми рецепторами тимпанального органа. Его нейроны на уровне брюшной цепочки не имеют узкой частотной настройки, а отвечают на широкий диапазон частот, плохо описывают ритмическую структуру сигнала, но подчеркивают внезапное появление коротких ультразвуковых импульсов типа локационных сигналов летучих мышей и щелчков копулятивного сигнала.

Они характеризуются широко распределенными рецептивными полями (входы не только в акустическом нейропиле, но и в ассоциативном нейропиле, а иногда и в моторных центрах ганглия). Благодаря этому их реакция на звук может быть опосредована внешней ситуацией и текущей деятельностью различных эффекторных систем. Выходы этих нейронов также широко распределены по всей ЦНС и локализуются как в ассоциативных и моторных центрах сегментарных ганглиев, так и в различных зонах надглоточного ганглия. Благодаря этому они могут быстро оказывать влияние на различные моторные и сенсорные центры, формирующие реакцию избегания.

4.6.3. Слуховая сенсорная система позвоночных

У всех позвоночных животных рецепция звуковых колебаний осуществляется специальными структурами, расположенными во внутреннем ухе, или лабиринте. Возникновение лабиринта как замкнутой системы, расположенной глубоко под кожей головы, рассматривают как значительный прогресс в эволюции органов слуха. У самых примитивных водных позвоночных — круглоротых — уже имеется хорошо развитый лабиринт. У первичноводных позвоночных, так же как и у некоторых животных, ведущих смешанный образ жизни (земноводных), кроме лабиринта в восприятии звуковых колебаний участвуют еще и органы боковой линии (см. разд. 4.4). Рецепторные структуры органов боковой линии и внутреннего уха осуществляют различные функции при обнаружении и опознавании акустических сигналов.

Воспринимающие звуковые волны волосковые клетки лабиринта сгруппированы в виде *макул*, прикрытых желатиновидной отолитовой мембраной с одним крупным отолитом или многими мелкими отокониями и *папиллами*, с односторонне прикрепленными кроющими образованиями — *текториальными мембранами*.

В разных группах позвоночных слуховые функции выполняют различные макулы и папиллы. У рыб это *саккулярная* и *лагенарная* макулы. *Амфибиальная* и *базиллярная* папиллы выполняют слуховые функции у амфибий, *новая базиллярная папилла* — у рептилий, птиц и млекопитающих.

При этом у последних базиллярная папилла обособляется в виде *улитки* — прямой или спирально закрученной, образуя специализированный орган слуха. Рецепторные клетки, заключенные в улитку, функционируют как приемники давления и нуждаются в дополнительных системах, предварительно обрабатывающих сигналы и оптимизирующих их восприятие.

Такие системы становятся совершенно необходимыми в связи с выходом позвоночных на сушу и существованием в воздушной среде, в которой их тела становятся непроницаемыми для звука.

Этим объясняется появление в слуховом аппарате наземных позвоночных звукопоглощающих, звукопередающих, а позднее и звукоорганизующих структур, представленных в среднем и наружном ухе.

Эволюция слуховой системы позвоночных. Возникновение у животных специфического приемника звука неразрывно связано с водной средой, в которой на протяжении многих геологических эпох развивалась жизнь, предшествующая появлению разнообразных биологических форм на суше.

У *рыб* орган слуха представлен лишь внутренним ухом, которое размещается частично в боковых стенках черепа и большей частью на его внутренней поверхности. Уже в 30-х г. нашего века Г. Фриш доказал, что слуховую функцию несет нижняя часть лабиринта — *саккулус*, тогда как *утрикулус* и полукружные каналы участвуют в поддержании равновесия.

Волны звукового давления ближнего поля, распространяющиеся в водной среде, легко передаются через ткани и жидкости в теле рыбы и, таким образом, создают колебательные движения макулы, покоящейся на твердом субстрате. В результате реснички волосковых клеток, концы которых тесно прикреплены к отолиту с помощью текториальных тяжей, начинают двигаться одни относительно других. Силы, действующие на реснички, заставляют их сгибаться, что приводит к стимуляции волосковых клеток. Что касается волн давления, определяющих изменения дальнего поля, то, несмотря на их высокую амплитуду в определенных условиях, они непосредственно не возбуждают лабиринт, так как находятся вне предела чувствительности его сенсорных структур. Для их восприятия необходимо иметь прибор, который бы усиливал эти волны и переводил их, таким образом, в зону чувствительности лабиринтных структур. В качестве такого усиливающего воспринимающего прибора рассматривают плавательный пузырь.

Плавательный пузырь имеет определенный резонанс в пределах 100—1000 Гц. Руководствуясь резонансными свойствами плавательного пузыря, можно считать, что рыбы чувствительны к волнам дальнего поля в диапазоне колебаний 0,1—1,0 кГц. В процессе эволюции у наиболее высокоорганизованных водных позвоночных развивались специальные образования, усиливающие колебания дальнего поля при передаче их к структурам лабиринта. К подобным образованиям относятся прежде всего *веберов аппарат* и другие функционально гомологичные приспособления. Соединение плавательного пузыря с внутренним ухом осуществляется с помощью веберова аппарата — четырех пар подвижно сочлененных косточек, являющихся аналогом системы косточек среднего уха млекопитающих, тогда как плавательный пузырь считают функциональным аналогом барабанной перепонки.

При колебаниях плавательного пузыря движения его стенок через систему косточек передаются к непарному синусу, а затем к поперечному каналу и саккулусу. Перемещение эндолимфы к сенсорному эпителию макулы осуществляется непосредственно за счет движения жидкости в поперечном канале. В этом случае отолит качается по своей длинной оси и возбуждает волосковые клетки макулы.

Важнейшим этапом в эволюции слуховой системы позвоночных явился переход от водного к наземному образу жизни. Это потребовало развития у животных специализированных структур, согласующих сопротивление проводимых по воздуху звуков с сопротивлением жидкостей внутреннего уха.

Впервые по сравнению с рыбами в пределах класса *амфибий* уже у древних стегоцефал появляется *барабанная полость*, образованная из щели между челюстной и гиоидными дугами. Несомненно существовала и барабанная перепонка, которая хорошо развита у современных бесхвостых амфибий. За исключением борнеосской лягушки, бесхвостые амфибии не имеют наружного слухового прохода и их барабанная перепонка располагается открыто по бокам головы.

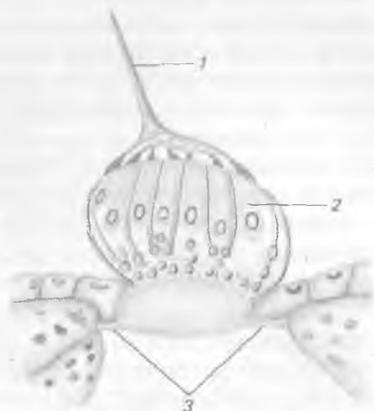
Аппарат среднего уха у них примитивен и представлен одним слуховым столбиком, который одним концом через хрящ соединен с барабанной перепонкой, а другим упирается в овальное окно, контактирующее с перилимфатической цистерной внутреннего уха.

Перепончатый лабиринт внутреннего уха амфибий находится во взвешенном состоянии внутри костной слуховой капсулы. В целом перепончатый лабиринт вместе с заключенными в нем амфибиальной и базилярной папиллами является эндолимфатической системой, а окружающее его пространство заполнено перилимфатической жидкостью. Предполагают, что *базилярная папилла* имеет преимущественное значение при восприятии высокочастотных звуковых колебаний в воздухе, а *амфибиальная папилла* — низкочастотных в воздухе и воде. Эффективный диапазон частот, вызывающий изменение частоты дыхания у лягушек, находится в пределах 30—15000 Гц.

Слуховой аппарат *рептилий* устроен значительно сложнее амфибий и имеет ряд прогрессивных черт. Так, у гекконов, сцинков,

Рис. 4.28. Новая базилярная папилла у рептилий:

1 — текториальная мембрана, 2 — волосковые клетки, 3 — базилярная мембрана



ящериц и крокодилов появляется *наружный слуховой проход*, обладающий особыми кольцевыми мышцами, которые могут перекрывать или сильно суживать наружное слуховое отверстие. Тимпанальная полость среднего уха заполнена воздухом и широко открывается в гортань. В тимпанальную полость открывается отверстие, аналогичное круглому окну млекопитающих. Такая система проводит и усиливает звуковые воздушные колебания.

Своеобразные изменения наблюдаются и в строении *внутреннего уха*. *Базилярная папилла* рептилий представляет собой совершенно новую структуру, лишенную непосредственного сходства с базилярной папиллой амфибий. Она располагается в улитковом канале, являясь выростом саккулюса, и примыкает к лагенарной макуле. Существенная отличительная черта базилярной папиллы рептилий — расположение волосковых клеток на структурно дифференцированной *базилярной мембране* (рис. 4.28), что создает возможность для гармонического анализа звуков уже на уровне рецептора.

Поверхность папиллы покрывает текториальная мембрана. Благодаря такой организации стимуляция волосковых клеток происходит не за счет отклонения их ресничек (как у рыб и амфибий), а за счет движения тел самих клеток в результате изгибания базилярной мембраны под влиянием колебаний эндолимфы. Диапазон частот, воспринимаемых разными видами рептилий, составляет 50— 10000 Гц, причем максимальная чувствительность обнаруживается, как правило, в области частот ниже 1 кГц.

У *птиц* наружный слуховой проход обычно короткий, большого объема, очень сложный по рельефу складок. Длительное время считали, что наружное ухо птиц является исключительно защитным образованием, однако в последнее время показано, что оно несет совершенно определенную акустическую нагрузку и влияет на частотные характеристики слуха. Среднее ухо птиц представлено обширной тимпанальной полостью. Звукотрансмитирующий аппарат сред-

него уха состоит из хрящевой экстраколумеллы с тремя отростками на барабанной перепонке. На них фиксируется единственная мышца среднего уха — тимпанальная, которая берет начало от боковой затылочной кости вблизи мышцелка. Единственная слуховая косточка птиц представляет собой пластинку, оканчивающуюся диском, который упирается в овальное окно.

Внутреннее ухо представлено короткой, слабо изогнутой трубкой. На базилярной мембране располагается вытянутый в длину кортиев орган, который состоит из опорных и рецепторных клеток, покрытых с поверхности текториальной мембраной. Дистальную часть улитки занимает лагена, тогда как в проксимальной части расположен собственно акустический рецептор — базилярная папилла.

Диапазон частот, воспринимаемый птицами, довольно широк и простирается от 30 Гц до 30 кГц. Отмечается высокая степень частотного различия. Например, дифференциальный порог по частоте у волнистых попугайчиков в диапазоне 0,3—1,0 кГц составляет всего 0,3—0,7 %, т. е. близок к возможностям человеческого слуха.

Из всех позвоночных животных *млекопитающие* обладают наиболее развитым периферическим слуховым аппаратом. В каждом отделе наружного, среднего и внутреннего уха произошли существенные изменения по сравнению с рассмотренными классами, поэтому представляется целесообразным рассмотреть строение и функции периферических отделов слуховой системы млекопитающих более подробно.

Слуховая система млекопитающих. *Наружное ухо* млекопитающих включает *ушную раковину* и *наружный слуховой проход*. По своей форме наружное ухо несколько напоминает воронку с усложненной внутренней поверхностью ушной раковины за счет развития системы дополнительных клапанов и увеличения ее размеров. Воронкообразная форма наружного уха обеспечивает свойство направленности — улучшенное восприятие звуков, идущих с определенного направления, по сравнению со звуками, идущими с других направлений. Ушные раковины отсутствуют только у китообразных и многих ластоногих, что является специальным приспособлением к водному образу жизни.

Среднее ухо впервые представляет трехкосточковую звукопередающую систему, включая *молоточек*, *наковальню* и *стремечко*, связанные с одной стороны с *барабанной перепонкой*, а с другой — с *овальным окном внутреннего уха*. Полость среднего уха, включая и водных животных, заполнена воздухом. Слуховые косточки выполняют двоякую роль.

Их первая функция состоит в том, что они образуют систему рычагов, с помощью которых улучшается передача энергии колебаний из воздушной среды слухового прохода к перилимфе внутреннего уха. Благодаря тому что площадь основания стремечка, укрепленного в овальном окне улитки, значительно меньше площади барабанной перепонки, а также благодаря специальному способу сочленения косточек, действующих наподобие рычагов, давление на

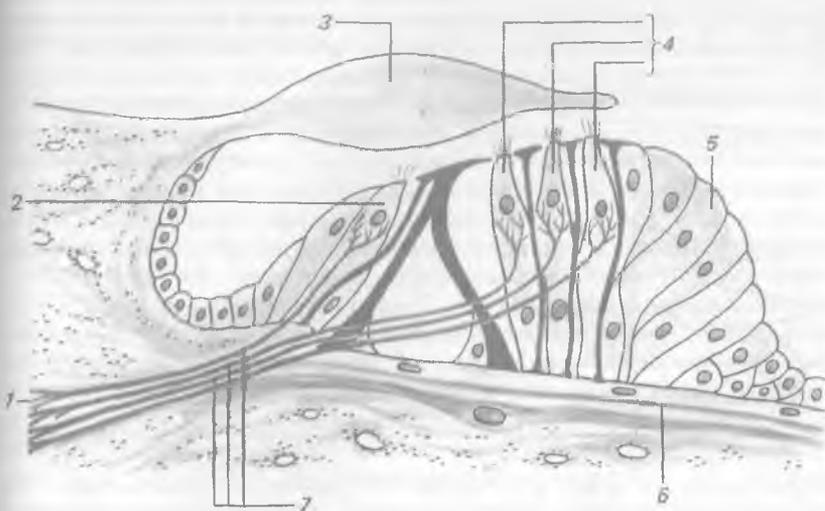


Рис. 4.29. Кортиев орган:

1 — спиральный ганглий, 2 — внутренние чувствительные клетки, 3 — текториальная мембрана, 4 — наружные чувствительные клетки, 5 — опорные клетки, 6 — базилярная мембрана, 7 — нервные волокна

мембране овального окна оказывается примерно в 20 раз большим, чем на барабанной перепонке. Этот механизм увеличения давления является чрезвычайно целесообразным приспособлением, направленным на обеспечение эффективной передачи акустической энергии из воздушной среды в жидкую.

Вторая функция заключается в способности системы косточек изменять характер движения при больших интенсивностях звука. Когда звуковое давление приближается к величинам порядка 120 дБ (над порогом слышимости), человек начинает ощущать покалывание в ушах. При таких интенсивностях стимула существенно меняется характер движения косточек, что резко снижает коэффициент среднего уха.

В среднем ухе есть также специальный механизм, предохраняющий слуховой рецепторный аппарат от длительных звуковых перегрузок. Достигается это сокращением мышц среднего уха, которых у млекопитающих уже две: *тимпанальная* и *мышца стремянки*. Рефлекторное сокращение этих мышц при действии звука большой интенсивности приводит к уменьшению амплитуды колебания барабанной перепонки, косточек среднего уха и соответственно к уменьшению звукового давления, передаваемого улитке.

Внутреннее ухо (улитка) млекопитающего представляет собой спирально закрученный костный канал, приподнятый в области вершины. У человека улитка имеет 2,5 витка, у кошки — 3, а у

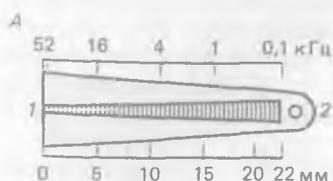
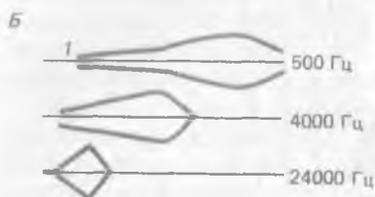


Рис. 4.30. Улиточный ход базилярной мембраны (А) и бегущие волны (внешние огибающие), вызываемые звуками разной частоты (Б).

1 — базальный конец, 2 — апикальный конец



однопроходных — всего 0,25 витка. В улитке млекопитающих (за исключением однопроходных) отсутствует лагенарная макула и весь рецептор представлен *базилярной папиллой*, видоизмененной в *кортиева орган*.

Внутри костной капсулы две мембраны (базилярная и рейснерова) разделяют улитку на три лестницы: тимпанальную, среднюю (улиточный канал) и вестибулярную. Тимпанальная и вестибулярная лестницы заполнены перилимфой, средняя — эндолимфой. На базилярной мембране располагается кортиев орган (рис. 4.29), который включает два типа рецепторных клеток: один ряд внутренних и три-четыре ряда наружных волосковых клеток. Такое подразделение основано на их отношении к кортиеву туннелю.

Каждая рецепторная клетка увенчана пучком стереоцилий и в отличие от рептилий и птиц не имеет киноцилии (вместо нее располагается базальное тельце или центриоль). Стереоцилии прикрепляются к нижней поверхности текториальной мембраны. Волосковые клетки, так же как и у птиц, располагаются на опорных клетках, которые у млекопитающих подразделяются на клетки-столбы, клетки Хензена, Клаудиса и Дейтерса.

Базилярная мембрана не одинакова по ширине: у человека вблизи овального окна ее ширина составляет 0,04 мм, а затем по направлению к вершине улитки, постепенно расширяясь, она достигает в конце 0,5 мм. Следовательно, базилярная мембрана расширяется там, где улитка сужается (рис. 4.30).

В базальной части кортиева органа располагаются рецепторные клетки, воспринимающие более высокие частоты, а в апикальной части (на вершине улитки) — клетки, воспринимающие только низкие частоты. Такой пространственный способ анализа частоты получил название *принципа места*. Однако представления о механизме, на котором основан такой способ кодирования, за последние сто лет претерпел существенные изменения.

Еще в 1863 г. А. Гельмгольц сформулировал *резонансную теорию слуха*, согласно которой разные частоты кодируются своим точным положением вдоль базилярной мембраны. Базилярная мембрана может действовать как набор поперечно натянутых эластичных резонирующих полос, подобных струнам рояля. Самые короткие из них в узкой части близ основания улитки резонируют в ответ на высокие частоты, а те, что лежат ближе к вершине, в расширенной части базилярной мембраны, — на самые низкие частоты. Эта теория основывалась на том, что базилярная мембрана натянута по ширине и что механическая связь по ее длине отсутствует, т. е. колебание одной части мембраны не должно передаваться соседним участкам.

Однако эти исходные предпосылки были опровергнуты в 50 — 60-е гг. нашего столетия Г. Бекеши. Им прежде всего было доказано, что базилярная мембрана не натянута в поперечном направлении и что она имеет механическую связь по всей длине. Поэтому он предложил свою новую теорию, которую обычно называют *теорией бегущей волны*. Г. Бекеши было установлено, что базилярная мембрана жестче всего у основания улитки, т. е. там, где она уже. По направлению к вершине ее жесткость постепенно уменьшается. При колебаниях мембраны волны «бегут» от ее основания к вершине. Градиент жесткости мембраны всегда заставляет волны двигаться от овального окна и никогда в обратном направлении. Высокочастотные колебания продвигаются по базилярной мембране лишь на короткое расстояние, а длинные низкочастотные волны распространяются довольно далеко. Первая, самая жесткая часть базилярной мембраны служит высокочастотным фильтром.

Таким образом, энергия коротковолновых колебаний рассеивается, шунтируется, так что они затухают недалеко от основания, тогда как длинные волны проходят весь путь до вершины.

Как показано на рис. 4.30, бегущая волна имеет наибольшую амплитуду на строго определенном участке мембраны в зависимости от частоты. И хотя сама волна движется, ее огибающая для данной частоты стационарна. Смещения пиков для высоких частот направлены к основанию, а для низких частот — к вершине улитки.

Электрические явления в улитке, регистрируемые в ее средах при отсутствии звукового раздражения и возникающие при действии звукового стимула, можно подразделить на две группы. В первую входит *постоянный эндолимфатический потенциал*. Хотя он регистрируется при отсутствии звука, обнаружены его существенные изменения при колебаниях базилярной мембраны. Наличие эндолимфатического потенциала обеспечивает высокую поляризованность структур улитки, что приводит к высокой чувствительности механизма преобразования механической энергии в процесс возбуждения рецепторов.

Вторую группу электрических явлений, возникающих в улитке при действии звука, составляют микрофонный и суммационный потенциалы. *Микрофонные потенциалы* впервые были обнаружены в кортиевоом органе кошки, а затем в органах слуха других млеко-

питающих. Они повторяют в ряде случаев форму звуковой волны. Амплитуда микрофонного потенциала наиболее велика в тех участках улитки, которым соответствует максимум колебаний базилярной мембраны при данной частоте тона. В последнее время с помощью внутриклеточного отведения была зарегистрирована активность одиночной волосковой клетки, которая показала ее довольно острую настройку на характеристическую частоту.

В отличие от микрофонного потенциала *суммационный потенциал* воспроизводит не форму звуковой волны, а ее огибающую. Различают положительный и отрицательный суммационные потенциалы. Считают, что отрицательный суммационный потенциал связан с внутренними, а положительный и микрофонный — с наружными волосковыми клетками.

Заключительный этап деятельности улитки характеризуется возникновением *импульсации в волокнах слухового нерва*, иннервирующих рецепторные волосковые клетки. Характер этой иннервации достаточно сложен. 95 % сенсорных слуховых волокон связаны только с внутренними волосковыми клетками, которые у млекопитающих составляют лишь около 20 % всех волосковых клеток (у человека их всего 3500). Напротив, более многочисленные наружные волосковые клетки (у человека их более 20 000) связаны только с немногочисленными сенсорными волокнами.

Таким образом, внутренние волосковые клетки обладают множественной иннервацией, которая, вероятно, обеспечивает большую надежность передачи в отличие от разветвляющейся иннервации многих наружных клеток от одного волокна, которая связывает активацию волокна одной волосковой клетки с одновременной активностью соседних.

Полагают, что основной поток слуховых ответов идет через внутренние волосковые клетки, причем наружные клетки вносят определенный вклад в свойства сигналов.

Кроме афферентных волокон, несущих сенсорную информацию, к волосковым клеткам подходят также и эфферентные волокна. Они идут от клеток ядра верхней оливы в стволе мозга и образуют синаптические связи с волосковыми клетками. Стимуляция этих волокон вызывает угнетение ответов волосковых клеток. Возможно, эти волокна каким-то образом защищают волосковые клетки от перераздражения, но в остальном их функции остаются неизвестными.

Диапазон воспринимаемых частот в пределах класса млекопитающих весьма различен, но основной тенденцией является хорошо выраженная *чувствительность к высоким частотам*. Расширение полосы высокочастотных сигналов является результатом эволюции цепи слуховых косточек в среднем ухе млекопитающих по сравнению с представителями других классов, обладающих всего одной слуховой косточкой.

Предельные возможности слуха млекопитающих находятся в диапазоне от 20—30 Гц до 150—200 кГц, т. е. простираются далеко в область ультразвуковых частот. Дифференциальные пороги по

частоте значительно различаются у разных животных, отражая в большей мере адаптационные особенности слуховой системы в зависимости от конкретных условий среды обитания, чем эволюцию частотного различения.

Слуховые центры позвоночных. Необходимость восприятия малых акустических уровней, развиваемых звуковой волной, определила возникновение в филогенезе позвоночных не только специализированных приемников, но и прогрессивное развитие мозговых слуховых центров.

В связи с тем что волосковые клетки позвоночных, будучи вторичночувствующими рецепторами, лишены аксона, слуховые сигналы передаются в ЦНС нейроном второго порядка. Это биполярная клетка, тело которой находится в улитке. Периферическое волокно этой клетки образует синапсы с волосковыми клетками, тогда как ее центральный отросток входит в состав слухового нерва. Аксоны нейронов слухового нерва заканчиваются на телах и дендритах нервных клеток продолговатого мозга.

У круглоротых и хрящевых рыб первое центральное переключение слуховой импульсации находится в трех группах ядер продолговатого мозга: дорсальном, медиальном и вентральном. Считают, что вентральное ядро преимущественно связано с VIII парой черепно-мозговых нервов, а дорсальное и медиальное — с системой органов боковой линии. Часть волокон идет также к обеим половинам мозжечка и к крупным двигательным клеткам ствола мозга.

У костистых рыб распределение волокон акустико-латеральной системы отличается от строения этой системы у круглоротых и хрящевых рыб. Основными акустическими ядрами у них считают тангенциальное ядро и ядро Дейтерса. Часть волокон VIII нерва, в особенности саккулярные волокна, заканчиваются на дендритах *маутнеровских клеток*. Известно, что аксоны маутнеровских клеток иннервируют мускулатуру туловища рыбы.

Аксоны клеток ядер продолговатого мозга идут в средний мозг и заканчиваются в высшем слуховом и оптическом центре, а также в ядре устья покрышки среднего мозга. Клетки центров среднего мозга имеют друг с другом двусторонние связи и являются высшими интегративными центрами звукового, зрительного и тактильного чувств. От этих центров берут начало пути, обеспечивающие сложные двигательные реакции животных.

Переход от водной к воздушной среде обитания привел не только к появлению специализированных рецепторных структур, но и к выделению чисто слуховых волокон, проходящих в составе VIII нерва. Четко идентифицированные слуховые волокна определяют только у лягушек, большую часть жизни проводящих на суше, тогда как водные амфибии имеют лишь незначительную слуховую часть VIII нерва.

Все слуховые волокна от амфибиальной и базилярной папиллы заканчиваются в дорсальном ядре продолговатого мозга, которое можно считать *гомологом кохлеарного ядра млекопитающих*. Волокна от этих ядер идут к верхней оливе в составе пучка, пред-

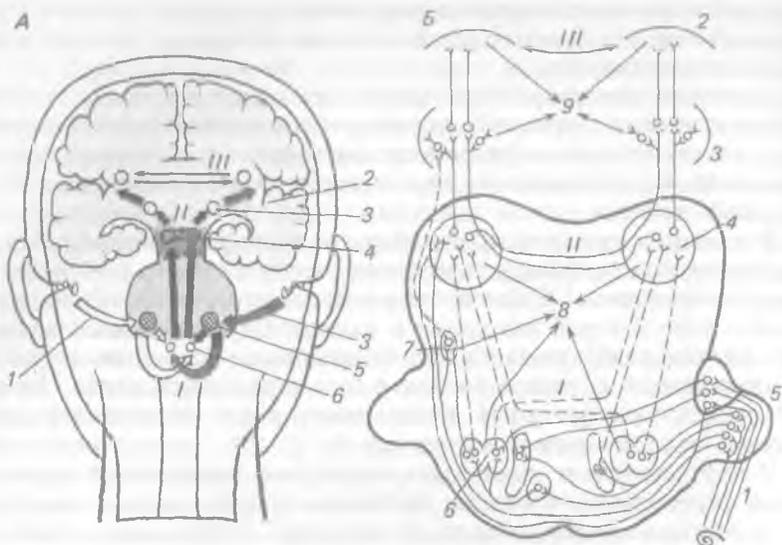


Рис. 4.31. Проводящие слуховые пути в мозгу человека (А) и восходящие связи улитки и слухового нерва правой стороны (Б):

I, II, III — первый стволовой, второй среднемозговой и третий корковый перекресты слуховых волокон соответственно; 1 — слуховой нерв, 2 — слуховая зона коры больших полушарий мозга, 3 — медиальное колленчатое тело, 4 — нижний холм, 5 — кохлеарные ядра, 6 — верхняя олива, 7 — ядра боковой петли, 8 — ретикулярная формация, 9 — ядра таламуса и базальные ганглии; на рис. Б штриховыми линиями обозначены аксоны нейронов с двусторонней иннервацией

ставляющего собой зачаток трапецевидного тела, а от верхней оливы к среднему мозгу — в виде пучка, который в ходе эволюционного развития превращается в мощную систему латеральной петли. Четких ядерных групп в латеральной петле не обнаруживается. Слуховые пути, идущие от слуховых центров среднего мозга в передние отделы мозга, немногочисленны.

Таким образом, кохлеарное ядро, трапецевидное тело, верхняя олива, латеральная петля являются самыми древними центральными образованиями в эволюции слуховой системы у наземных позвоночных. В дальнейшем происходит увеличение объема и дифференциация этих древних отделов, а также проникновение слуховых волокон в передний мозг (таламус, телэнцефалон, корковые формации).

После возникновения таламической и корковой проекции развитие идет по пути усложнения структурно-функциональной организации всех отделов слуховой системы.

Рассмотрим это положение на примере млекопитающих. Схема восходящих слуховых путей у человека представлена на рис. 4.31.

Существует пять основных уровней переключения восходящих слуховых волокон: кохлеарные ядра, верхнеоливарный комплекс,

задние холмы, медиальное коленчатое тело и слуховая зона коры больших полушарий. Кроме того, по ходу слухового пути расположено большое количество небольших ядер, в которых осуществляется частичное переключение восходящих слуховых волокон.

У млекопитающих происходит разделение кохлеарного ядра на три основные части: передний и задний отделы вентрального кохлеарного ядра и дорсальное кохлеарное ядро, резко различающиеся по клеточному составу и системе связей. Каждое слуховое нервное волокно, войдя в ствол мозга и достигнув кохлеарных ядер, делится на множество концевых ветвей. В ядре эти ветви распределены строго упорядоченным образом. Кроме того, вся тонотопическая последовательность рецепторов базилярной мембраны проецируется через слуховые волокна на различные участки кохлеарного ядра.

Таким образом, одна улитка имеет в кохлеарных ядрах множество представительство. Такой же процесс дифференцировки и распределения на несколько ядер касается верхней оливы, которая у современных высокоорганизованных млекопитающих состоит из группы ядер, входящих в состав верхнеоливарного комплекса.

Иннервация верхнеоливарного комплекса также тонотопическая. Ламинарная организация важнейших слуховых центров — заднего двуххолмия и медиального коленчатого тела — тоже предполагает тонотопическую организацию этих ядер, показанную в ряде электрофизиологических исследований. Это является одним из выражений принципа пространственного анализа звуков и одним из оснований тонкого частотного различения.

Главным таламическим релейным ядром для слуховой информации является *медиальное коленчатое тело*. У высокоорганизованных млекопитающих область проекции релейных клеток медиального коленчатого тела на кору соответствует первичной слуховой коре. Традиционно считали, что в коре существует только одна первичная слуховая зона, однако новые работы выявили множественные области и в таламическом ядре, и в коре, а также соединяющие их параллельные пути. У многих млекопитающих в первичной коре находится область с крупной и подробной картой частот, называемая *A1*, что свидетельствует о тонотопическом принципе организации и коры больших полушарий.

Чрезвычайно важным свойством слуховой системы является *билатеральная иннервация структур на каждом уровне*, впервые появляющаяся на уровне верхней оливы и дублирующаяся на каждом последующем уровне. Это можно рассматривать как одно из необходимых условий оценки места расположения источника звука не только при бинауральной, но и при моноуральной стимуляции. Следует также подчеркнуть, что мощная система эфферентных связей обеспечивает широкие возможности регуляции и настройки функций различных уровней слуховой системы.

Многочисленными исследованиями показано существование в слуховой сенсорной системе *нисходящих путей* от височной коры к медиальному коленчатому телу, заднему двуххолмию, ядрам латеральной петли, верхней оливы, ядрам трапецевидного тела (рис. 4.32). Они

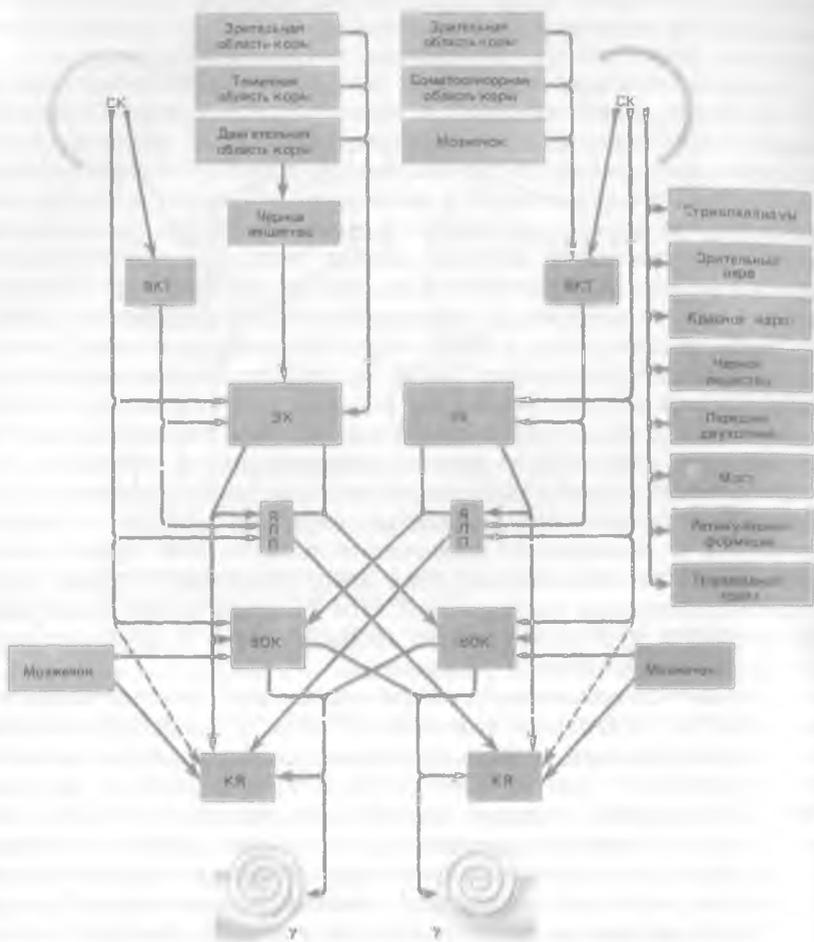


Рис. 4.32. Организация центрифугальных связей в слуховой системе:

ВКТ — внутреннее колеччатое тело, ВОК — верхнеоливарный комплекс; ЗХ — заднее двуххолмие, КЯ — кохлеарные ядра, СК — слуховая кора; У — улитка, ЯЛП — ядра латеральной петли

начинаются в основном от первичного слухового поля коры *AI* и идут вместе с восходящими. Окончания кортикофугальных волокон от височной области коры были обнаружены и в других неспецифических слуховых образованиях головного мозга. Выявлены нисходящие волокна от височной области к стриопаллидарному комплексу и оградке, передним холмам четверохолмия, красному ядру, черной субстанции, некоторым ядрам таламуса, ядрам оснований моста, ретикулярной формации ствола мозга и пирамидного пути.

Кроме кортикофугальных путей к заднему двуххолмию и ядрам

латеральной петли идут нисходящие связи и от медиального коленчатого тела. Заднее двухолмие само дает начало центрифугальным волокнам, которые проходят в составе латерального и медиального пучков. Нисходящие пути обнаружены от ядер латеральной петли и верхнеоливарного комплекса к кохлеарным ядрам и улитке.

К различным уровням слуховой системы подходят пути от *других неслуховых отделов* головного мозга. Так, к медиальному коленчатому телу идут пути из зрительной области коры, из переходной зоны между второй соматосенсорной и вторичной слуховой областями коры и из ядра шатра мозжечка. Существуют данные о нисходящих путях к заднему двухолмию из зрительной, теменной и моторных областей коры. К верхнеоливарному комплексу и кохлеарным ядрам идут пути из мозжечка, а в различные образования слуховой системы вступают волокна из ретикулярной формации. Следовательно, специфический канал слуховой системы имеет большое количество входов из других отделов нервной системы.

Таким образом, эволюционные преобразования центральных слуховых структур характеризуются следующими показателями. Параллельно развитию и совершенствованию периферического приемника звука возникают специализированные центры, обеспечивающие переключение слуховых раздражителей на двигательные центры. В филогенетическом ряду позвоночных отмечаются увеличение объема и дифференциация клеточных структур разных древних отделов мозга, а также проникновение слуховых волокон в передний мозг. Происходит развитие слуховых корковых проекций и увеличение количества связей с различными отделами, возрастает точность топографического представительства периферического рецепторного прибора в слуховых центрах мозга, расширяется и усложняется система эфферентной регуляции слуховой системы.

4.6.4. Эхолокация

Одной из важных характеристик деятельности слуховой системы человека и животных является *пространственный слух*, т. е. ориентация в пространстве благодаря восприятию звуковых сигналов. В процессе эволюции были выработаны определенные виды пространственного слуха, с большой точностью используемые животными и человеком при акустической ориентации в пространстве. Подавляющему большинству видов животных, в том числе и человеку, обладающих достаточно развитой слуховой системой, свойственна пространственная акустическая ориентация с помощью *пассивной локации*. Этот вид пространственного слуха характеризуется локацией источников звука, излучаемых внешними объектами. Благодаря пассивной локации биологическим объектам удается локализовать положение звучащего объекта в вертикальной и горизонтальной плоскостях и его удаленность от организма. Однако наряду с этим наиболее распространенным типом локации существует и другой, очень своеобразный тип пространственного слуха, присущий лишь некоторым видам животных, — *эхолокация*.

Эхолокация состоит в определении пространственного положения какого-либо объекта благодаря отражению этим объектом звуковых сигналов, излучаемых самим животным-наблюдателем. Данные, полученные в последние годы, свидетельствуют о том, что животные, обладающие эхолокационным механизмом, способны не только определять пространственное положение объекта, но и опознавать с помощью эхолокации размеры, форму и материал объектов, от которых отражается издаваемый самим животным звуковой сигнал. Следовательно, эхолоцирующий механизм помимо чисто пространственных характеристик объекта предоставляет животному сведения о других его свойствах, весьма существенных при ориентировке во внешнем мире.

В настоящее время достоверно известно, что эхолокацией среди животных пользуются все летучие мыши, представители одного рода крыланов, несколько видов стрижей-саланган из Юго-Восточной Азии, один вид козодоевых — гуахаро из Венесуэлы, по-видимому, все представители зубатых китов и один вид из отряда ластоногих — калифорнийский морской лев. Из этого перечисления следует, что эхолокация как способ дистантной ориентации развилась независимо у разных представителей позвоночных животных, столь далеких друг от друга в филогенетическом и экологическом отношении, что любое сопоставление на первый взгляд может показаться искусственным и неправомерным. И тем не менее только при таком сопоставлении можно лучше понять причины возникновения этого особого акустического способа контактирования со средой.

Прежде всего следует обратить внимание на то, что все указанные представители по крайней мере часть своей активной жизни проводят в таких условиях, где функции зрительного анализатора ограничены или полностью исключаются.

Стрижи-саланганы — дневные насекомоядные птицы, но гнездятся на высоких скалах подземных гротов, куда дневной свет практически не проникает. Гуахаро и крыланы — фруктоядные животные, дневку проводят также в глубоких подземельях и вылетают на кормежку с наступлением сумерек. Для большинства видов летучих мышей пещеры являются «родным» домом, где они отдыхают в светлое время суток, размножаются и переживают неблагоприятные погодные условия, впадая в спячку.

Таким образом, жизненная необходимость обитания в глубоких подземельях с постоянным режимом температуры и влажности в течение всех сезонов года, представляющих, кроме того, надежное укрытие от многочисленных хищников, послужила тем решающим обстоятельством, которое заставило сухопутных животных искать новые средства дистантной ориентации в условиях подземного мира.

Животные заняли новую экологическую нишу, и если не принять это положение, то мы встаем в тупик перед вопросом: почему другие ночные животные, например ближайшие родственники летучих мышей из подотряда крыланов, проводящие дневку открыто на деревьях, другие представители отряда козодоевых, кроме гуахаро, или,

наконец, совы не приняли участия в эксперименте Природы при развитии столь прогрессивного и несомненно удачного способа ориентации в темноте, а ограничились лишь совершенствованием зрения к ночному видению и некоторыми дополнительными приспособлениями к пассивной слуховой локации? По-видимому, для ночных полетов в условиях естественной освещенности этого вполне достаточно, но явно не хватает для беспрепятственного передвижения в абсолютной темноте извилистых подземелий.

Относительно причин появления эхолокации у некоторых водных млекопитающих (зубатых китов и одного вида ластоногих), которые охотятся за рыбой в основном в дневное время суток, следует иметь в виду три обстоятельства. Во-первых, при прохождении в водную среду дневной свет подвергается рассеиванию и даже в самой прозрачной воде видимость ограничивается лишь несколькими десятками метров, тогда как вблизи побережья морей, особенно в местах впадения рек, видимость сокращается до нескольких сантиметров. Во-вторых, боковое расположение глаз на голове китов и некоторых ластоногих препятствует хорошему обзору непосредственно впереди у плывущего животного. В-третьих, быстрое распространение звука в воде и на более далекие расстояния, чем свет, создает благоприятные условия для более эффективного использования поиска косяков рыбы и своевременного обнаружения подводных препятствий.

Таким образом, возникновение эхолокации у животных можно оценить как способ замещения в определенных условиях зрительной функции.

Следующий важный вывод, вытекающий из сопоставления современных жизненных форм эхолоцирующих животных, заключается в том, что использование активной акустической локации стало возможным и более эффективным только тогда, когда животные оторвались от земли и освоили воздушное пространство или перешли в водную среду. Быстрое передвижение в свободном трехмерном пространстве создало благоприятные условия для распространения акустических колебаний и получения отчетливых эхо от встречаемых на пути предметов.

Процесс совершенствования эхолокации как функции дистантной ориентации в биологических системах включает в себя несколько последовательных этапов (рис. 4.33).

У истоков ее возникновения может быть поставлено так называемое *чувство препятствия*, или *непроизвольная эхолокация*, обнаруживаемая у слепых людей. Она основана на том, что у слепого человека очень обострен слух. Поэтому он подсознательно воспринимает звуки, отражающиеся от предметов, которые сопутствуют его движению. При закрытых ушах или при наличии постороннего шума эта способность у слепых пропадает. Аналогичные результаты были получены на ослепленных белых крысах, которые после длительной тренировки могли обнаруживать препятствия акустическими средствами.

Следующий этап естественным образом вытекал из предыдущего — требовалось уже преднамеренно издать какой-либо акустический сигнал, чтобы он вернулся как эхо от объекта. Этот этап уже сознательного (человек) или рефлекторного (животное) озвучивания

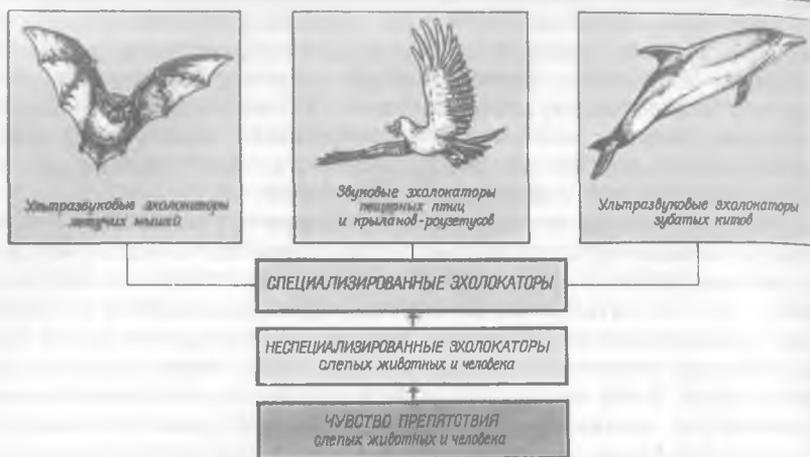


Рис. 4.33. Функциональная эволюция сонарных систем у позвоночных

пространства, который основан на использовании первоначально коммуникационных сигналов, характеризует начало освоения оптически неблагоприятных условий для обитания. Такие эхолокационные системы можно назвать *неспециализированными*.

В дальнейшем функциональная эволюция шла в направлении создания уже *специализированных сонаров* с отбором образцов специальных сигналов, определенных частотных, временных и амплитудных характеристик, предназначенных для сугубо локационных целей и соответствующих перестроек в слуховой системе.

Среди существующих специализированных *биосонаров* самыми примитивными являются звуковые сонары пещерных птиц, крыланов-роузетусов и ушастых тюленей, которые могут служить примером конвергентного развития одной и той же функции одними и теми же средствами у совершенно различных представителей разных отрядов и даже классов позвоночных животных.

Все они используют в качестве локационных сигналов широкополосные щелчки, основная энергия которых у птиц сосредоточена в слышимом диапазоне частот 4—6 кГц, у морского льва 3—13 кГц, у роузетусов захватывает и низкие ультразвуки. Щелчки эти издаются наиболее простым механическим способом — прищелкивание клювом или языком. Звуковое частотное заполнение сигналов обуславливает низкую разрешающую способность их сонаров, которые, по-видимому, выполняют единственную функцию — обнаружение препятствия и оценку расстояния до него. В комплексе дистантных анализаторов эхолокация у этих животных играет лишь соподчиненную роль при хорошо развитой зрительной рецепции.

Наибольшего совершенства эхолокационная функция достигла у представителей подотряда летучих мышей и зубатых китообразных. Качественное отличие их эхолокации от эхолокации птиц и крыланов заключается в использовании ультразвукового диапазона частот. Ма-

длая длина волны ультразвуковых колебаний создает благоприятные условия для получения четких отражений даже от небольших предметов, которые волны слышимого диапазона огибают. Кроме того, ультразвук можно излучать узким, почти параллельным пучком, что позволяет концентрировать энергию в нужном направлении.

В формировании локационных сигналов летучих мышей и зубатых китов участвуют специализированные гортанные механизмы и система носовых мешков, а в качестве каналов для излучения ультразвука используются ротовая и носовая полости, а также специализированный лобный выступ — мелон.

Таким образом, возникновение эхолокации стало возможным лишь после освоения животными трехмерного пространства (воздушной или водной сред) в таких экологических условиях, где оптическими средствами было невозможно получить какую-либо информацию о наличии препятствий (пещеры — для наземных позвоночных, подводный мир — для китообразных и ластоногих).

В своем развитии биологические сонары прошли, по-видимому, длительный путь от произвольной эхолокации с использованием различных коммуникационных сигналов до совершенных ультразвуковых систем с образцами импульсов, предназначенных специально для зондирования пространства.

4.7. Хеморецепторные сенсорные системы

Одним из древнейших видов чувствительности является *хеморецепция* — восприятие химических стимулов из окружающей среды. Любая среда обитания характеризуется конкретными химическими свойствами, которые в значительной мере определяют видовой состав населяющих ее организмов. В процессе эволюции адекватные реакции на изменения химизма среды во многом определяли выживаемость видов. Первые организмы, возникшие в первичном океане, должны были поддерживать свой собственный обмен веществ, а это требовало наличия у них способности чувствовать присутствие питательных веществ в окружающей среде. Начиная с простых реакций одноклеточных животных — *хемотаксисов* — на привлекающие (*аттрактанты*) и отпугивающие (*репелленты*) вещества в процессе эволюции выработались сложные связи, в значительной степени обеспечивающие целесообразность поведения животного в различных ситуациях.

Химическую чувствительность можно разделить на три основные категории: общую химическую чувствительность, вкус и обоняние. Хеморецепторы, обладающие очень высокой чувствительностью и специфичностью, способные к возбуждению при контакте даже с несколькими молекулами вещества, являются *дистантными* или *обонятельными* хеморецепторами. Рецепторы средней чувствительности, возбуждаемые относительно малыми количествами растворенных веществ, называются *контактными* или *вкусовыми* хеморецепторами. Наконец, есть малочувствительные и малоспецифичные рецепторные окончания, раздражение которых

вызывает защитные реакции, т. е. рецепторы *общего химического чувства*.

Хеморецепция играет важную роль при поиске пищи, избегании хищников и вредных факторов, нахождении особей другого пола или узнавании представителей своего вида, определении мест для яйцекладок, нерестилищ, гнездовых и т. п. Особое значение хеморецепция имеет в процессах обмена информацией между особями одного вида: передача сигналов тревоги, мечение территории, феромонные коммуникации.

Несомненно важную роль хеморецепция играет и в жизни человека, предоставляя ему жизненно необходимую информацию о качестве окружающей среды, пищи, наличии токсических веществ. Обонятельные стимулы могут определенным образом влиять на эмоциональное состояние человека и модифицировать его поведение.

4.7.1. Хеморецепторные сенсорные системы беспозвоночных

Чувствительность к химическим веществам и избирательное реагирование на некоторые из них свойственны организмам, не обладающим нервной системой. В исследованиях на бактериях, в частности на кишечной палочке, было обнаружено, что хеморецептивные зоны клеточных мембран специфически реагируют на различные аминокислоты и сахара. При связывании субстрата (галактозы) с рецепторной молекулой образуется комплекс субстрат — рецептор, который активирует молекулы особого сигнального белка, находящегося в толще клеточной мембраны. В свою очередь, конформационное изменение в белке запускает цепь внутриклеточных реакций, которые приводят к соответствующему управлению движением жгутиков, обеспечивающих приближение бактерии к питательному субстрату.

Процессы хеморецепции играют важную роль в жизнедеятельности *одноклеточных* животных. Существующие в литературе данные свидетельствуют о дифференциальной чувствительности простейших к химическим воздействиям. У амёб, например, обнаружен хемотаксис различного знака на разные химические вещества. При действии щелочных веществ наблюдается положительный хемотаксис, при действии кислот — отрицательный. У инфузорий описаны реакции на неорганические химические вещества (соли, кислоты, щелочи) и на органические соединения, пригодные для питания (аминокислоты, сахара). Наиболее высокой чувствительностью обладает клеточная поверхность в районе перистомы, где происходит оценка веществ на пригодность для питания.

Таким образом, уже у организмов донервного уровня наблюдаются дифференцированные реакции на химические раздражители общего типа.

У *червей* хеморецепция играет важную роль в приспособительном поведении. У низших червей, в частности паразитических форм, личинки, ориентируясь по химическим сигналам, осуществляют активный поиск хозяина. У турбеллярий, ведущих свободный образ жизни,

хемотрецепторы расположены по всему телу, но некоторая их концентрация наблюдается в головном отделе. По бокам головы расположены так называемые ресничные ямки, которые, по мнению ряда авторов, выполняют обонятельную функцию. Вкусовые рецепторы у червей чаще всего находятся около ротового отверстия, где происходит оценка веществ на токсичность и пригодность в пищу.

Хемотрецепция является ведущей среди других видов сенсорного восприятия у моллюсков. Большое количество хемотрецепторов у двустворчатых моллюсков расположено в мантии и сифоне. Такое расположение чувствительных клеток связано с тем, что двустворчатые моллюски по типу питания являются фильтраторами и прокачивают через свою мантийную полость большую объем воды. Хемотрецепторные клетки мантии реагируют на неорганические соли, щелочи, кислоты, сахара и изменения осмотического давления водной среды. Информация от хемотрецепторов, расположенных в мантии, жабрах, области рта и специализированном хемотрецепторном органе — осфрадии, поступает в ЦНС через висцеропариетальный ганглий, который представляет собой первое центральное звено хемосенсорной системы двустворчатых моллюсков. Далее афферентный поток направляется к другим ганглиям по нескольким коннективам, причем по этим же путям осуществляется эфферентная регуляция деятельности хемотрецепторных структур.

У брюхоногих моллюсков хемотрецепторные клетки расположены по всей поверхности тела. В области головы наблюдается их наибольшая концентрация, особенно на поверхности щупалец и около ротового отверстия. Они представляют собой биполярные первичночувствующие клетки, отличающиеся строением периферических отростков. Одни клетки несут на своей апикальной поверхности микровиллы, другие имеют реснички. Центральные отростки этих клеток передают информацию непосредственно в ЦНС.

У водных брюхоногих моллюсков существует специализированный хемотрецепторный орган — осфрадий. Удаление осфрадия, так же как и щупалец, нарушает поиск пищи у моллюсков. Наиболее хорошо осфрадий изучен у пресноводного легочного моллюска прудовика. Это грушевидное образование, лежащее в стенке тела и включающее в себя U-образный канал. Поверхность канала выстлана эпителиальными клетками, между которыми расположены периферические отростки рецепторных клеток (рис. 4.34). В разветвленной части канала находятся секреторные клетки, выделяющие слизь, которая близка по составу к слизи обонятельной выстилки позвоночных и играет важную роль в процессах хемотрецепции.

Тела рецепторных клеток располагаются непосредственно под базальной мембраной. Чувствительные окончания этих клеток представлены двумя типами: отростки с 1—5 киноцилиями и микровиллами и окончания с колбовидными расширениями, имеющими до 5 киноцилий, а также микровиллы. Аксоны первичночувствующих клеток, лежащих за стенкой осфрадиального канала, образуют в осфрадии нейропил или периферический осфрадиальный ганглий, где происходит начальный этап переработки хемосенсорной информации.

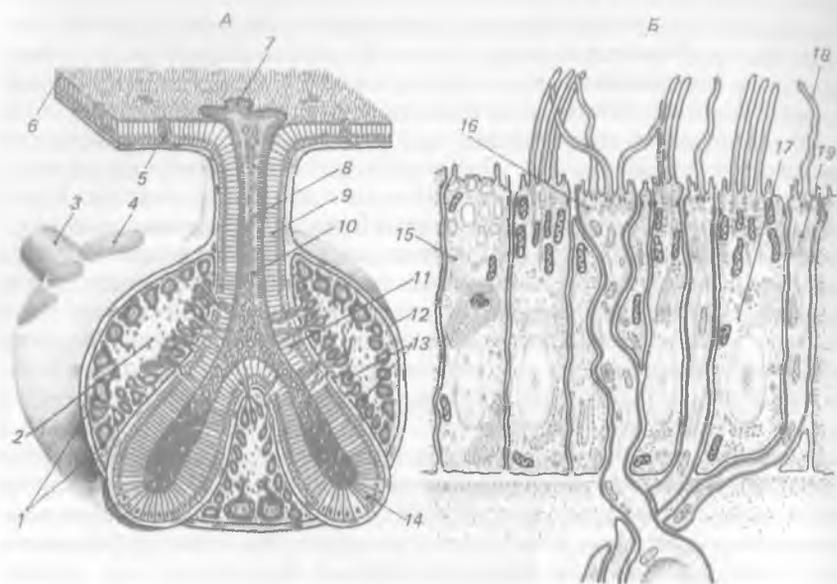


Рис. 4.34. Осфрадий легочного моллюска. А — общее строение; Б — рецепторный эпителий:

1 — нейроны наружного слоя осфрадиального ганглия, 2 — нейропилль, 3 — осфрадиальный нерв, 4 — нейросекреторная клетка, 5 — слизистые клетки, 6 — эпителий стенки, 7 — осфрадиальное отверстие, 8 — просвет канала, 9 — эпителий цилиарной зоны, 10 — секрет, 11 — рецепторный эпителий, 12 — соединительнотканная оболочка, 13 — рецепторные клетки, 14 — секреторная зона, 15 — секреторная клетка, 16, 19 — рецепторные окончания II и I типов, 17 — эпителиальная клетка, 18 — чувствительные реснички

В ЦНС выявлены нейроны, избирательно реагирующие на солевой и осмотический компоненты омывающего осфрадий раствора. Очевидно, что характер реакций того или иного нейрона, относящегося к осфрадиальной сенсорной системе, формируется в результате особой организации межнейронных связей, которая обеспечивает выделение информации о качестве и количестве действующего раздражителя.

Наибольшего развития среди беспозвоночных хеморецепция достигает у членистоногих. Хеморецепторные структуры у насекомых представлены сенсиллами, которые по своему строению весьма разнообразны. По функциональной специализации они подразделяются на контактные и дистантные. К первым относятся вкусовые сенсиллы, осуществляющие оценку пищевой ценности объектов, вторые представлены сенсиллами, выполняющими обонятельную функцию. Сенсиллы — это кутикулярные образования, имеющие форму волосков, пластинок, стерженьков, папилл. Тела рецепторных клеток лежат у основания сенсиллы, а их дистальные отростки входят в нее и заканчиваются ресничками. На кончике сенсиллы находятся поры, через которые диффундируют молекулы различных веществ и входят в контакт с чувствительными окончаниями клеток. Это

приводит к изменению проводимости мембраны рецепторной клетки и генерации рецепторного потенциала.

Контактные хемосенсорные сенсиллы обычно локализируются на челюстях, околоротовых придатках, дистальных члениках ног, реже на антеннах и яйцекладах. У многих видов насекомых существуют рецепторы, специализированные на восприятии различных органических веществ, являющихся компонентами пищи (углеводы, белки, аминокислоты). Специфические клетки могут реагировать более чем на одно вещество, однако интенсивность реакции на неспецифические соединения значительно ниже.

Хеморецепторные структуры, воспринимающие запахи, у большинства насекомых локализируются в основном на антеннах. Обонятельные сенсиллы могут сливаться, образуя обонятельные органы. Обонятельная функция свойственна сенсиллам многих видов. В основном их строение такое же, как и у вкусовой сенсиллы. Обонятельные сенсиллы отличаются своими системами поверхностных пор. В некоторых случаях количество этих пор может достигать 15 000 на сенсиллу. На дне углубления поры начинаются трубочки, пронизывающие кутикулярную стенку и сообщающиеся с пространством внутри сенсиллы, в котором располагаются чувствительные отростки рецепторных клеток. По имеющимся данным, пахучие молекулы адсорбируются на наружной кутикуле и диффундируют к поре, а оттуда через систему трубочек к периферическим отросткам клеток.

Особенно высокую чувствительность проявляют насекомые к запахам веществ, вырабатываемых специальными железами особей того же вида. Эти вещества называются *феромонами*. Они имеют сигнальное значение и играют важную роль в ориентационном и половом поведении. Наиболее хорошо изучены реакции насекомых на феромоны, выделяемые самками в период спаривания (*половые аттрактанты*). Самцы некоторых видов бабочек могут находить самок по запаху на расстоянии в несколько километров. В настоящее время идентифицированы феромоны некоторых насекомых, в частности феромон тутового шелкопряда — бомбикол. Достаточно одной молекулы этого вещества, вошедшей в контакт с хеморецептивной мембраной обонятельной клетки, чтобы вызвать ее возбуждение. Поведенческая реакция самца возникает при действии всего около 200 молекул феромона. Кроме половых аттрактантов существуют другие типы феромонов, используемых для целей коммуникации и ориентации.

Информация, закодированная в клетках рецептора, передается в антеннальную долю дейтоцеребрума мозга насекомого. Дейтоцеребрум имеет связи с высшими ассоциативными центрами протоцеребрума, в частности с различными отделами грибовидных тел, которые играют главную роль в образовании и сохранении условных рефлексов на обонятельные раздражители.

4.7.2. Хеморецепторные сенсорные системы позвоночных

Вкус. Вкусовая чувствительность позвоночных животных и человека выполняет функцию контактной хеморецепции и служит

для ориентации на близком расстоянии и оценки веществ, попадающих в ротовую полость. Вкусовые рецепторы локализованы главным образом в полости рта и в районе ротового отверстия. Они входят в состав специализированных хеморецепторных структур — *вкусовых луковиц*. Вкусовые луковицы имеют принципиальное сходство в строении у представителей всех классов позвоночных; это эпителиальные образования округлой или колбовидной формы (рис. 4.35), расположенные в толще многослойного эпителия.

Вкусовые луковицы ориентированы перпендикулярно слоям эпителия так, что апикальный отдел каждой луковицы открывается наружу, т. е. сообщается с окружающей средой. Базальная часть луковицы граничит с соединительной тканью, отделенной базальной мембраной. В состав вкусовой луковицы входит несколько типов клеток: рецепторные вторичночувствующие клетки, опорные, базальные и перигеммальные. Каждая луковица включает несколько десятков клеток. Рецепторные клетки имеют многочисленные синаптические контакты с окончаниями афферентных и эфферентных нервных волокон.

В эволюционном ряду позвоночных вкусовая рецепция уже хорошо развита у рыб. В водной среде обитания роль вкусовой системы не ограничивается пищевым поведением. Она имеет определенное значение для ориентации в ближнем поле, оценки пригодности воды для дыхания, наличия в ней вредных соединений и т. п.

Количество и локализация вкусовых луковиц коррелирует с экологическими особенностями рыб и способом питания. У придонных рыб — обитателей мутных вод, питающихся малоподвижными животными и растениями, — вкусовые луковицы помимо ротовой полости, глотки и переднего отдела пищевода располагаются на всей поверхности тела, а также на жабрах и плавниках. У хищных рыб вкусовые луковицы располагаются лишь в полости рта и переднем отделе глотки. Вкусовые луковицы у рыб включают несколько десятков рецепторных клеток, имеющих на апикальном конце ряд цитоплазматических отростков длиной до 5 мкм. Внутри отростков расположен пучок параллельно идущих фибрилл. В этой области осуществляются первичные процессы хеморецепции.

Вкусовые луковицы, расположенные в ротовой полости, в глотке и в нёбном органе, иннервируются IX и X парами черепно-мозговых нервов, а вкусовые луковицы поверхности тела и усиков — VII парой. Центральные отростки этих нервов оканчиваются в соответствующих долях продолговатого мозга. Лицевые и вагусные доли у рыб являются первичными вкусовыми центрами. В них происходят синаптические переключения на нейроны высшего порядка. Адекватное раздражение вкусовых рецепторов вызывает изменение электрической активности клеток крыши переднего и среднего мозга. Вкусовая система рыб имеет представительство в основных интегративных центрах, что обеспечивает ее участие в процессах формирования приспособительного поведения.

Выход позвоночных на сушу не вызвал принципиальных перестроек вкусовой сенсорной системы. У *земноводных* на поверхности

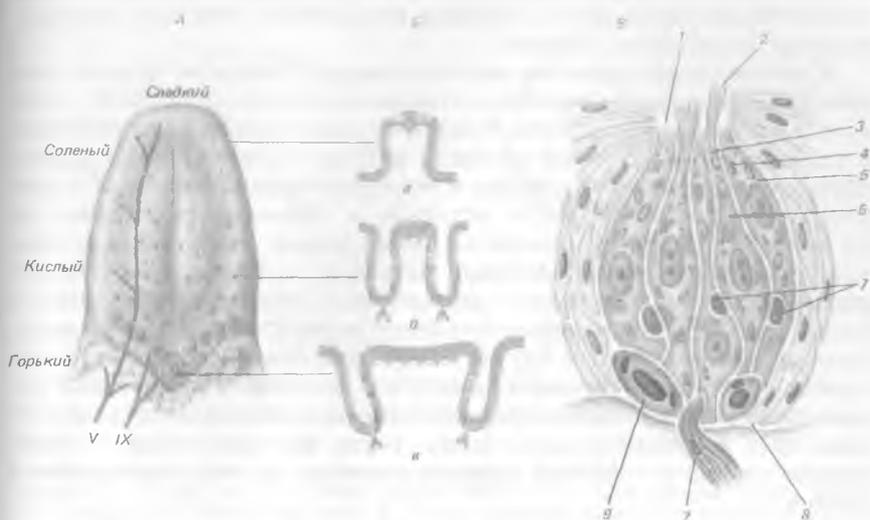


Рис. 4.35. Расположение вкусовых рецепторов на языке (А), строение вкусовых сосочков (Б) и ультраструктура вкусовой почки (В):

а — грибовидный сосочек, б — листовидный, в — желобоватый; V, IX — черепно-мозговые нервы соответственно; 1 — вкусовая ямка, 2 — микровиллярный аппарат, 3 — пигментная гранула, 4 — митохондрия, 5 — опорная клетка, 6 — рецепторная клетка, 7 — нервные окончания, 8 — базальная мембрана, 9 — базальная клетка

языка образуются грибовидные сосочки. В верхней части каждого сосочка располагается единственная вкусовая луковича, включающая несколько десятков рецепторных клеток.

Вкусовые луковичи лягушек реагируют на вещества, обладающие всеми основными вкусовыми качествами: кислым, горьким, соленым и сладким. Отдельные рецепторные клетки отвечают не только на одно вкусовое качество, а на два и более, но чувствительность к одному из раздражителей, как правило, выше, чем к другим. Отсутствие жесткой специфичности реакций вкусовых клеток свойственно всем позвоночным.

Расположение вкусовых лукович у пресмыкающихся и птиц не выявляет существенных различий по сравнению с другими позвоночными. У млекопитающих вкусовые луковичи, за редким исключением, расположены на вкусовых сосочках. Различают три вида вкусовых сосочков: грибовидные, желобовидные и листовидные (рис. 4.35, Б).

Грибовидные сосочки в большом количестве встречаются на передней трети языка. Желобовидные сосочки локализируются в поверхности задней трети языка. От окружающей ткани языка желобовидные сосочки отделяются желобком или ровиком, на дне которого открываются протоки серозных желез.

Листовые сосочки представляют собой параллельные складки слизистой оболочки языка, боковая поверхность которых содержит большое количество луковиц.

К рецепторным клеткам подходят нервные волокна, причем взаимоотношения клеток вкусовых луковиц и нервных окончаний очень сложны и не до конца ясны. Имеются тонкие волокна, вступающие в контакт только с одной клеткой, и более толстые, разветвления которых контактируют с двумя и большим числом клеток. С одной рецепторной клеткой могут вступать в синаптическую связь до 30 волокон. Нервные окончания, образующие синаптические контакты с рецепторными клетками вкусовых луковиц, являются периферическими отростками афферентных нейронов, входящих в состав четырех пар черепно-мозговых нервов: тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего. Язычный нерв (ответвление тройничного нерва) проводит импульсы не только от вкусовых рецепторов, но и от тактильных, болевых и терморепцепторов, расположенных в передней части языка. Ветвь язычного нерва — барабанная струна — состоит преимущественно из волокон вкусовых клеток.

Центральные отростки вкусовых афферентных волокон образуют центральные синапсы в продолговатом мозгу на тонкой полоске клеток, именуемой *ядром одиночного тракта*, где происходит переключение на нейроны II порядка. Аксоны этих нейронов образуют частичный перекрест в ретикулярной формации и в составе медиальной петли достигают вентромедиального комплекса ядер таламуса.

Наиболее изученными объектами являются крыса и обезьяна, сведения о них представлены на рис. 4.36. У крысы на уровне моста происходит переключение вкусового пути на раздваивающиеся связи к базальной области переднего мозга и таламокортикальные проекции. У обезьян специфический вкусовой путь идет только к таламокортикальной системе. Путь к соматосенсорной коре, вероятно, определяет «осознаваемое» восприятие вкусового качества, а пути в гипоталамус, миндалину и островок несут информацию о вкусе в лимбическую систему.

При изучении восприятия различных химических веществ и пищи у человека с помощью психофизических методов было выявлено *четыре основных ощущения*: сладкое, кислое, соленое и горькое. В естественных условиях при приеме пищи слизистая оболочка ротовой полости подвергается действию сложных стимулов, включающих несколько модальностей, так как в эпителии кроме хеморецепторов существует большое число механо- и терморепцепторов. Поэтому вкусовое ощущение является мультимодальным.

Кроме основных вкусовых категорий описаны еще щелочной (мыльный) и металлический вкус. Фактором, во многом определяющим кислый вкус, служат ионы H^+ . Остальные вкусовые ощущения обычно невозможно предсказать исходя из химической структуры веществ. Очевидно, что стимулы, действующие в обычных условиях, включают несколько качеств, поэтому большинство ощущений смешанные. Для разных вкусовых качеств пороги ощущений могут

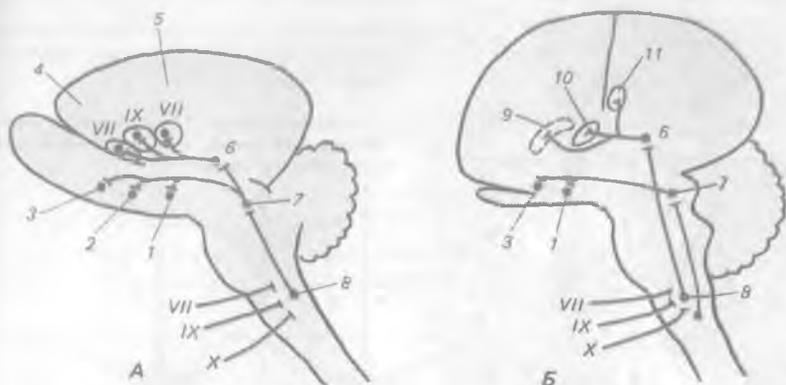


Рис. 4.36. Вкусовые пути в центральной нервной системе крысы (А) и обезьяны (Б)

Римскими цифрами обозначены черепно-мозговые нервы; 1 — латеральный гипоталамус, 2 — миндалина, 3 — ядро дна, 4 — лобная вкусовая область, 5 — соматосенсорная вкусовая область, 6 — таламус, 7 — вкусовое ядро моста, 8 — ядро одиночного тракта, 9 — островковая корковая вкусовая область (вкус, осязание, температура), 10 — соматосенсорная вкусовая область (ипсилатеральная, тактильная, температурная), 11 — соматосенсорная область языка (контралатеральная, тактильная, температурная)

различаться. Так, вещества с горьким вкусом обнаруживаются при очень низких концентрациях. Пороги обнаружения сладкого и кислого примерно одного порядка.

Интенсивность вкусового ощущения зависит от концентрации вещества. Эффект от разбавления раствора стимулирующего вещества может быть компенсирован стимуляцией большей поверхности языка, т. е. большего числа рецепторов. Это связано с широко известным явлением пространственной суммации. Определенное значение для интенсивности ощущения имеют также продолжительность действия и температура стимулирующего раствора. При продолжительном действии вкусового раздражителя наступает адаптация, т. е. снижение интенсивности ощущения.

Разные области языка человека варьируют по чувствительности к четырем основным качествам. Кончик языка особенно чувствителен к сладким веществам, средние части краев — к кислым. Горькие вещества сильнее всего действуют на рецепторы близ корня языка. Поэтому повреждение языкоглоточного нерва понижает способность к обнаружению горечи, а блокада проведения в лицевом нерве подавляет остальные типы ощущения.

Обоняние. Дистантная хеморецепция у позвоночных и человека представлена обонятельной чувствительностью, служащей для ориентации и межвидовой коммуникации, а также сигнализирующей о наличии биологически значимых химических сигналов в окружающей среде.

Периферический отдел обонятельной системы позвоночных представлен обонятельной выстилкой, расположенной у низших пред-

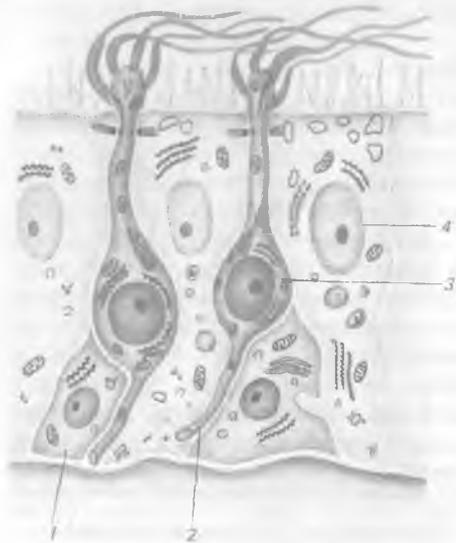


Рис. 4.37. Ультраструктурная организация обонятельного эпителия млекопитающих:

- 1 — базальная клетка, 2 — центральный отросток обонятельной клетки, 3 — рецепторная клетка, 4 — опорная клетка

ставителей в глубине носовых ямок, или мешков, а у высших — в полости носа.

Обонятельный эпителий позвоночных имеет толщину от 30 до 200 мкм. Он состоит из клеток трех типов: рецепторных, опорных и базальных (рис. 4.37). Апикальные поверхности опорных клеток у низших позвоночных, включая костистых рыб, несут либо реснички, либо микровиллы. У высших позвоночных опорные клетки не имеют ресничек и снабжены только микровиллами. Базальные клетки никогда не выходят на поверхность эпителия. Обонятельные рецепторные клетки у позвоночных являются первичночувствующими.

У большинства позвоночных в обонятельной выстилке имеются рецепторные клетки *жгутикового типа* (рис. 4.37). Первичные процессы хеморецепции, по-видимому, осуществляются на мембране жгутиков: разрушение последних исключает хеморецепторную функцию, которая восстанавливается по мере их регенерации.

Широко распространены обонятельные рецепторные клетки и *микровиллярного типа*. Вершина их периферического отростка не имеет жгутиков, а снабжена пальцевидными выростами цитоплазмы, называемыми *микровиллами*. Микровиллы короче жгутиков (3—5 мкм), не содержат фибриллярного аппарата. У круглоротых и костистых рыб микровиллярные рецепторы существуют в обонятельном эпителии наряду со жгутиковыми. У хрящевых и двоякодышащих рыб обнаружены только микровиллярные рецепторы.

Ультраструктура обонятельных клеток наземных позвоночных существенно не отличается от таковой водных позвоночных. У всех наземных позвоночных — от амфибий до млекопитающих — сохранились оба типа рецепторов с той особенностью, что в носовой

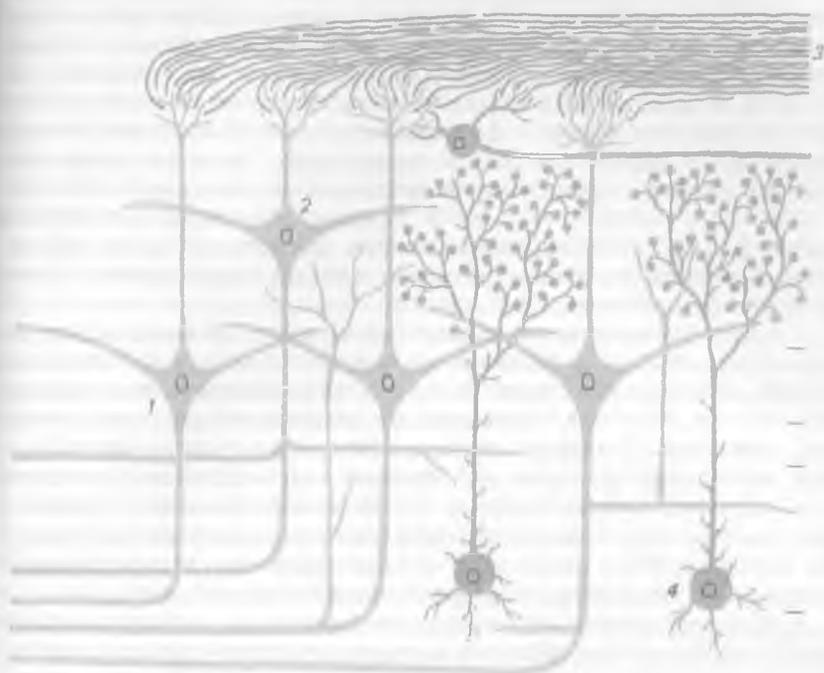


Рис. 4.38. Нейрональные отношения в обонятельной луковице кролика:

1 — митральная клетка, 2 — пучковая клетка, 3 — аксоны обонятельных клеток, 4 — клетки-зерна

обонятельной выстилке есть только жгутиковые рецепторы, тогда как микровиллярные сохранились лишь в яacobсоновом органе, который у человека редуцируется в эмбриональном периоде.

Таким образом, обонятельные рецепторы всех позвоночных независимо от филогенетического уровня развития и особенностей экологии имеют принципиально общий тип строения.

Для обонятельных рецепторов позвоночных характерны реакции на целый спектр раздражителей, но при этом одни вещества вызывают максимальную реакцию, другие — слабый ответ, а третьи — торможение. Разнообразие спектров чувствительности обонятельных рецепторов является основой для первичного анализа запаховых раздражителей в периферическом отделе обонятельного анализатора.

Обонятельные луковицы представляют собой образования округлой или овальной формы. Как правило, у позвоночных имеются две симметрично расположенные обонятельные луковицы. Внутри каждой из них расположена полость, или желудочек. Клеточное строение обонятельных луковиц всех позвоночных в общем сходно.

Различают шесть клеточных слоев, расположенных concentрически (рис. 4.38). 1 слой — фиброзный, состоит из волокон обонятельных нейронов. Окончания обонятельных волокон образуют синаптические

контакты с отростками нескольких типов клеток, основную часть которых составляют митральные клетки. Терминали обонятельных нейронов первого порядка и дендриты клеток луковички образуют сферические переплетения, названные клубочками или гломерулами (II слой). В клубочках, видимо, происходит суммация возбуждения. Тела митральных клеток образуют IV слой, по обе стороны которого расположены наружный (III) и внутренний (V) сетевидные слои. В III слое находятся многочисленные синапсы и тела пучковых клеток. V слой также представляет собой переплетение отростков нервных клеток. В VI слое, называемом зернистым, располагаются тела клеток-зерен. У разных групп позвоночных существуют особенности в цитоархитектонике обонятельных лукович.

У млекопитающих волокна непосредственно из обонятельной луковички идут в несколько образований конечного мозга: в обонятельный бугорок, переднее обонятельное ядро, препириформную и преамигдаллярную кору, а также в медиальные и кортикальные ядра миндалевидного комплекса. Названные области мозга, так же как и образования, получающие обонятельную информацию через несколько синаптических переключений (гиппокамп, пириформная кора и др.), осуществляют интеграцию ольфакторной афферентации с афферентацией других модальностей, в результате чего формируются сложные поведенческие акты, контролируемые лимбической системой мозга.

Современные представления о механизмах хеморецепции базируются на том, что в основе первичных процессов лежит *адсорбция молекул адекватных раздражителей на хеморецепторной мембране клетки*, которая обладает активными рецептивными центрами или участками, состоящими из специфических белков и способными вступать в связь с активными группировками молекул, атомами или ионами раздражителя. Поверхность хеморецепторов, как правило, покрыта слоем слизи, которая является структурированным матриксом, контролирующим доступность рецептивной поверхности для молекул раздражителя и способным изменять условия рецепции.

Теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть два вида взаимодействий: контактный перенос заряда при соударении молекул запахового вещества с рецептивным участком и образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда. Постоянным компонентом образующихся комплексов являются белковые молекулы рецепторов, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков.

4.8. Зрительная сенсорная система

Зрение для многих животных и человека является одним из основных способов дистантной ориентировки в пространстве. С его помощью живые организмы получают информацию не только о

смене дня и ночи, но и подробное изображение окружающей среды, как ближней, так и дальней. В основе фотобиологических процессов лежат специфические химические реакции, для осуществления которых нужна энергия, поставляемая светом Солнца и всей остальной Вселенной. Эта энергия поступает в виде электромагнитного излучения и дискретных частиц — *фотонов*, или *квантов*. Скорость распространения света велика и составляет 300 000 км/с, но спектр солнечного излучения неоднороден и различается по длинам волн.

Излучение с короткими волнами (короче 300 нм) обладает слишком высоким уровнем энергии (400 кДж/моль); оно способно вызвать повреждение молекулярных комплексов. Сюда относятся гамма-лучи, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, которые губительны для жизненно важных макромолекул. Все они поглощаются в верхних слоях атмосферы защитным слоем озона, который в последнее время претерпевает серьезное истощение.

Излучения с длинными волнами (выше 900 нм) имеют низкую энергию и, за редким исключением, не способны воздействовать на живые организмы. К ним относятся инфракрасные лучи, микроволны и радиоволны, которые поглощаются парами воды в атмосфере. Однако существует узкая полоса длин волн от 300 до 800 нм, называемая *видимым светом*, которая обеспечивает все физиологические реакции живых организмов, включая и информационные, где свет используется для получения сведений об окружающей среде. Поэтому у растений и животных выработались специальные механизмы для его восприятия и использования в различных физиологических процессах и поведенческих актах. У разных животных имеются свои рабочие спектральные диапазоны, например у пчелы это 300—650 нм, у человека — от 400 до 750 нм.

У обитателей водной среды воспринимаемый свет ограничен еще более узким диапазоном длин волн в сине-зеленой области спектра (500—600 нм) из-за фильтрации излучения толщей воды. На глубинах более 1000 м солнечный спектр почти полностью поглощается и зрение должно обуславливаться светом люминесценции, испускаемым глубоководными обитателями.

Простейший вид чувствительности к свету — это способность различать разные интенсивности диффузного освещения. Это фундаментальное свойство можно назвать *светочувствительностью*. Светочувствительностью обладают уже одноклеточные животные, у которых, естественно, не существуют специализированные зрительные реакции, а проявляется лишь общий тип генерализованных реакций клетки. Например, у эвглени выявлены цитоплазматические мембранные структуры, содержащие молекулы светочувствительного пигмента. Поглощение света этими пигментами приводит к изменению активности ферментативных систем, запускающих изменение двигательной активности. Такого рода реакции называются *фототаксисом* или *фототропизмом*. Суть их заключается в перемещении всего организма или его части в область, наиболее благоприятную для жизнеобеспечения.

У большинства многоклеточных организмов появляются приспособления для восприятия быстрых изменений и локальных различий в освещении. Это свойство называется *фоторецепцией* или просто зрением и осуществляется с помощью специализированных клеток — фоторецепторов.

4.8.1. Организация фоторецепторов

В настоящее время общепринято разделение фоторецепторов эпидермального происхождения на две группы: *цилиарные*, являющиеся производными клетки со жгутиком, и *рабдомерные*, у которых жгутик отсутствует, а собственно фоторецепторная часть клетки — *рабдом* — образована совокупностью микровилл.

Существует две главные линии эволюции фоторецепторов. Одна линия это — плоские черви — кольчатые черви — членистоногие. В ней для размещения зрительного пигмента и фоторецепции используются микроворсинки, собранные в рабдом. Другая линия — кишечнополостные — иглокожие — хордовые; в ней для этой цели используются модифицированные реснички. В этих линиях встречаются некоторые исключения, однако схема (рис. 4.39) дает хорошее представление о бинарной классификации фоторецепторов.

Тщательный эволюционно-морфологический анализ, проведенный в последнее время, показал, что между цилиарными и рабдомерными фоторецепторами нет резкой границы и в ряде случаев фоторецепторы могут быть отнесены к той или иной группе лишь условно.

Тем не менее не подлежит сомнению, что в ходе эволюции фоторецепторы членистоногих и позвоночных пошли разными путями. Членистоногие избрали микровиллярный (рабдомерный) принцип организации фоторецепторов, а позвоночные — цилиарный. Несмотря на такое фундаментальное морфологическое различие, процесс фоторецепции в рабдомерных и цилиарных рецепторах имеет много общего.

Прежде всего следует обратить внимание на то, что зрительный пигмент оказывается включенным в фоторецепторную мембрану, которая и в том и другом случае является производной плазматической мембраны фоторецепторной клетки. Такая организация дает возможность ориентировать молекулы пигмента по отношению к направлению распространения света и привести каждую молекулу в положение наилучшего поглощения света.

Зрительные пигменты цилиарных и рабдомерных рецепторов обладают сходной химической природой. Это позволило называть их *родопсинами* независимо от того, на какой длине волны находятся их максимумы поглощения, хотя исторически родопсином был назван зрительный пигмент палочек сетчатки позвоночных.

Одной из фундаментальных физиологических особенностей фоторецепторов членистоногих и позвоночных следует признать передачу сигнала о восприятии кванта света в ЦНС не с помощью нервных импульсов, а *электротоническим путем*, т. е. постоянным током.

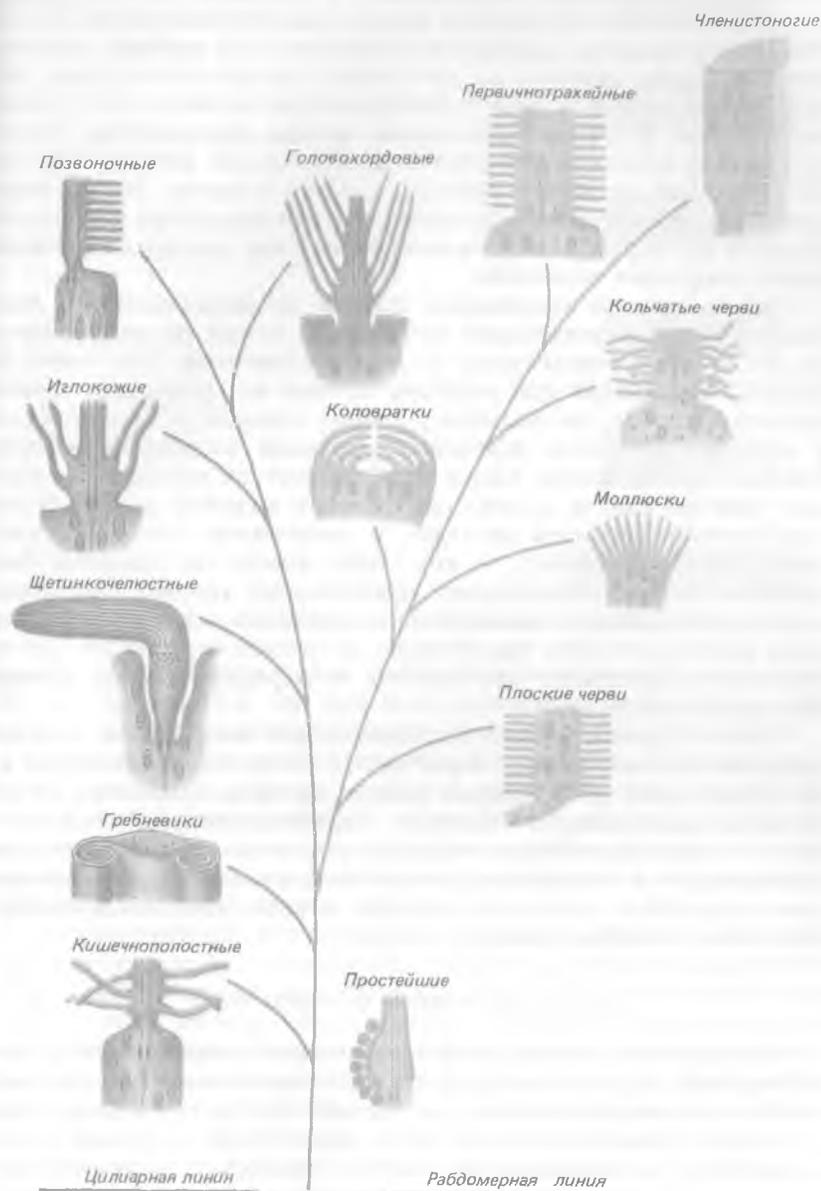


Рис. 4.39. Фоторецепторные органеллы отдельных групп цилиарной и рабдомерной линий эволюции

Почему же фоторецептор и следующий за ним интернейрон не используют импульсное кодирование, а реагируют на свет устойчивым изменением потенциала покоя, деполяризационным или гиперполяризационным, длящимся в течение всего времени действия стимула? Чтобы ответить на этот вопрос, нужно иметь в виду, что нормальным режимом работы фоторецептора является счет отдельных фотонов. В ответ на поглощение фотона фоторецептор генерирует только короткий одиночный электрический импульс. Но так как свет имеет квантовую природу, т. е., по существу, стимул носит дискретный характер, то получается, что фоторецепторы используют обычный для нервной системы импульсный код, реагируя на каждый фотон квантовым всплеском.

Однако так как поглощение фотона не сопровождается появлением ПД, то возникающий импульсный сигнал распространяется по аксону электротонически, т. е. с декрементом. Это могло бы вызвать затруднения при передаче сигнала на следующий уровень нервной системы, но поскольку длины аксонов у членистоногих и позвоночных очень невелики, затухание квантового всплеска будет незначительным. Кроме того, амплитуда всплеска не кодирует свойства кванта, а лишь сам факт его наличия, даже частично ослабленного, является сигналом о поглощении кванта. Единственно, что необходимо, — это чтобы амплитуда всплеска была достаточной для однократного срабатывания синапса. Возможно, с целью обеспечения минимального затухания всплеска слои нервных клеток сетчатки позвоночных и оптические ганглии членистоногих максимально приближены к периферическому фоторецепторному аппарату.

Таким образом, можно заключить, что импульсный принцип передачи сигнала, по всей вероятности, полностью сохраняется и в фоторецепторах, хотя природа импульсов здесь отличается от импульсов, возникающих в нейроне. Квантовая природа стимула — света — дала возможность животным отказаться от дополнительной надстройки, т. е. от потенциалов действия, и позволила ограничиться лишь квантовым всплеском, который и распространяется электротонически к синапсу фоторецептора.

4.8.2. Механизмы фоторецепции

Кванты света поглощаются в рецепторах специализированными молекулами, принадлежащими к классу так называемых каротиноидов, — *хромополипротеинами*. Однако спектр поглощения молекулы обуславливается не всей молекулой в целом, а группой атомов, называемой *хроморофом*. В качестве хроморофа, определяющего максимум и интенсивность поглощения света в зрительных пигментах, выступают альдегиды спиртов *витамина А*, или *ретинали*.

Во всех зрительных пигментах ретиналь всегда находится в 11-цисформе, у которой длинная часть цепочки изогнута и скручена в весьма нестабильную конфигурацию и называется *11-цисретиналем*. В норме 11-цисретиналь связан с бесцветным белком *опсином*,

Рис. 4.40. Превращения молекулы родопсина при выцветании



образуя зрительный пигмент *родопсин* с максимумом поглощения 500 нм. Последний в той или иной модификации служит универсальным молекулярным медиатором фоторецепции у животных.

При поглощении фотона совершается реакция *цис-транс-изомеризации* ретиналя, которая через ряд промежуточных стадий приводит к отщеплению ретиналя от опсина с выделением свободной энергии. При этом молекула теряет цвет и этот эффект называют *выцветанием* или *обесцвечиванием*. Схема превращения молекулы родопсина при выцветании представлена на рис. 4.40.

Цис-транс-превращение ретиналя — это первая ступень выцветания зрительного пурпура — родопсина, приводящая к образованию интенсивно окрашенного *прелюмиродопсина*. При дальнейших превращениях образуются *люмиродопсин* и темно-оранжевый *метародопсин I*. Последний переходит в светло-желтый *метародопсин II* в результате обратимой реакции, связанной с потерей иона водорода (протона) на месте связи между ретиналем и опсином. Превращение метародопсина *I* в метародопсин *II* происходит очень быстро при температуре тела и требует существенных изменений в конфигурации белка, которые приводят к значительному разворачиванию его молекулы.

После изомеризации трансретиналь остается связанным с опсином, во всяком случае на тех стадиях процесса выцветания родопсина, которые завершаются образованием метародопсина *II*. У позвоночных метародопсин *II* затем гидролизует, превращаясь в трансретиналь и опсин.

Процесс зрительного возбуждения запускается в период между образованием люми- и метародопсина II. Восстановление родопсина у позвоночных осуществляется путем ферментативного ресинтеза, требующего биохимической энергии.

В отличие от позвоночных метародопсин членистоногих не подвергается выцветанию, а представляет собой устойчивое соединение, обладающее собственной окраской. Это позволяет возобновлять запас родопсина за счет фотоизомеризации метародопсина обратно в родопсин. Такой способ более экономичен, чем ферментативный ресинтез у позвоночных, и объясняется тем, что членистоногие построили свою фоторецепторную мембрану так, что в ней невозможна свободная диффузия молекул родопсина. Следовательно, по сравнению с «жидкой» фоторецепторной мембраной позвоночных у членистоногих она обладает большей жесткостью.

Функция кванта света в фоторецепции является не столько энергетической, сколько *информационной*. Для ЦНС имеет значение лишь факт прибытия кванта, но не его количественные параметры (хотя для цветового зрения важна и энергия кванта). Поглощение одиночного фотона приводит к резкому изменению числа включенных ионных каналов, что, в свою очередь, вызывает изменение числа носителей заряда, т. е. ионов, проходящих через плазматическую мембрану клетки, и выражается в изменении трансмембранного тока и мембранного потенциала фоторецептора.

Таким образом, основной задачей внутриклеточного медиатора фоторецептора является преобразование одиночного сигнала о поглощении кванта света в одновременное изменение состояния большого числа ионных каналов. При этом за мембраной, включающей в себя зрительный пигмент, сохраняется только чисто фоторецепторная функция, а функция изменения ионной проницаемости передана наружной плазматической мембране клетки. Такое пространственное разделение начального и конечного звеньев фоторецепторного акта является одним из важных достижений функциональной эволюции фоторецепторов.

При освещении светом фоторецептора позвоночных регистрируется РП в виде волны гиперполяризации. Такие фоторецепторы позвоночных отличаются от всех других рецепторов, генерирующих в ответ на стимул РП в виде деполяризации. Это объясняется тем, что наружная плазматическая мембрана рецептора в темноте обладает большой проницаемостью для ионов Na^+ , а свет снижает ее и тем самым уменьшает величину мембранного тока.

Таким образом, потенциал мембраны смещается в сторону калиевого равновесного потенциала, что и регистрируется как гиперполяризация. Возникает несколько необычная ситуация — стимулом для рецептора является не свет, а темнота. В темноте у фоторецептора происходит непрерывное выделение медиатора из-за исходной деполяризации мембраны, тогда как свет, вызывая ее гиперполяризацию, прекращает выделение медиатора.

У большинства беспозвоночных при освещении рецепторная мембрана деполяризуется. Деполяризация мембраны связана с увели-

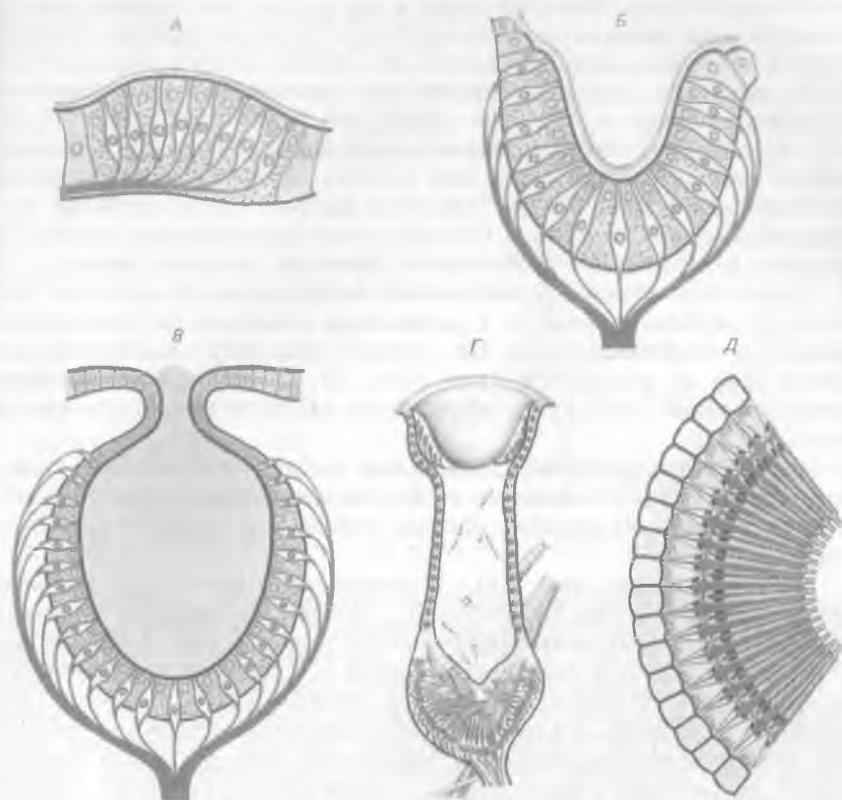


Рис. 4.41. Различные типы глаз у беспозвоночных. А — кишечнополостные (группа клеток на поверхности тела); Б — чашевидный глаз улитки; В — ямкообразный глаз моллюска-наутилуса; Г — камерный глаз головоногого моллюска; Д — сложный глаз членистоногих

чением проницаемости к ионам натрия и, возможно, к другим ионам. Однако некоторые беспозвоночные отвечают на освещение, так же как и позвоночные, т. е. гиперполяризацией рецепторной мембраны.

4.8.3. Зрительная сенсорная система беспозвоночных

Типы глаз. Для получения информации об окружающем пространстве у многоклеточных животных начинает формироваться специализированная *зрительная сенсорная система*.

Простейшим органом, специализированным для восприятия света, является *глазок кишечнополостных*, который представлен группой сенсорных клеток на поверхности тела (рис. 4.41, А). Его

главная функция заключается в определении изменения уровня освещенности тела. Простые глаза в виде чаш, выстланных светоизолирующим пигментом, встречаются у плоских червей, турбеллярий и некоторых медуз (рис. 4.41, Б). Светочувствительные клетки располагаются на дне ямки, и такой глаз уже обладает дирекционной чувствительностью и способен определять местоположение источника света. Вогнутая часть пигментного бокала обращена к поверхности тела, и свет, прежде чем попасть на светочувствительные окончания, проходит сквозь тела этих клеток. Такие сетчатки называют *инвертированными*. Однако и эти чашеобразные глазки не способны формировать изображение объектов внешнего мира.

Простейший способ формирования изображения на сетчатке основан на принципе *камеры с маленьким отверстием*, открывающимся во внешнюю среду. По такому принципу сконструирован глаз одного из моллюсков (рис. 4.41, В). Из-за малой величины отверстия такой глаз может эффективно работать только при ярком свете.

Наиболее совершенные зрительные аппараты беспозвоночных, имеющие светопреломляющие и светоизолирующие структуры, относятся к двум совершенно разным типам: камерным и сложным глазам.

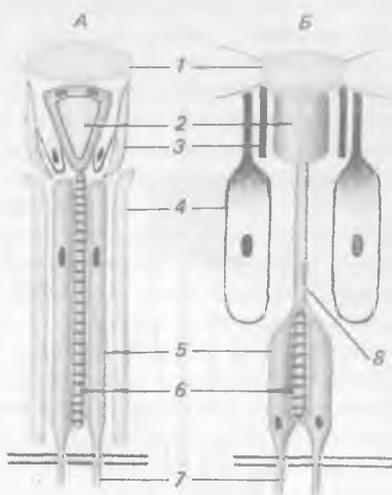
Камерные глаза (рис. 4.41, Г) головоногих моллюсков напоминают по строению глаз позвоночных. Слой фоторецепторов занимает внутреннюю поверхность сферической полости глаза. Изображение на сетчатке создается при помощи линзы — хрусталика, отделенного от рецепторов полостью внутренней камеры глаза. Спереди глаз защищен роговицей, а входной зрачок ограничен радужной оболочкой. Многочисленные мышцы поворачивают глаз в нужном направлении, регулируют размер зрачка, положение и кривизну хрусталика. Рецепторы отделены друг от друга пигментными клетками, которые препятствуют рассеиванию света в латеральном направлении. Изнутри глаз окружен хрящевой оболочкой — склерой. Глаза кальмаров достигают рекордных размеров для всего животного мира: до 40 см в диаметре. Сетчатка обыкновенного осьминога содержит 20 млн. рецепторных клеток (у человека 140 млн.). Плотность рецепторов достигает 70—100 тыс./мм² (у человека до 64 тыс.).

Глаза ракообразных, мечехвостов, многоножек и насекомых состоят из большого количества элементарных органов зрения — *омматидиев* (рис. 4.41), расположенных на выпуклой сферической поверхности головы или глазных стебельках. Таким расположением достигается экономия внутреннего объема и массы сферы, выгодная для животных маленького размера.

Сложные, или фасеточные, глаза насекомых — это парные органы зрения, расположенные по бокам головы и тесно связанные с обычно сильно развитыми зрительными долями мозга. Величина, форма и внутренняя организация их могут сильно отличаться у представителей различных таксономических и экологических групп. Как правило, более совершенные глаза и зрительные доли встречаются у подвижных, быстро летающих форм.

Рис. 4.42. Строение омматидиев аппозиционного (А) и суперпозиционного (Б) типов:

1 — хрусталик, 2 — кристаллический конус, 3 — дистальная пигментная клетка, 4 — проксимальная пигментная клетка, 5 — ретикулярная клетка, 6 — рабдом, 7 — аксон, 8 — кристаллический тракт



Поверхность глаза образует прозрачная хитиновая роговица, которая при увеличении выглядит как поверхность, состоящая из мельчайших шестиугольников — *фасеток*. Фасетка представляет собой хрусталик отдельной функциональной зрительной единицы — омматидия, совокупность которых и образует сложный глаз. Каждый глаз заключен в глазную капсулу, которая изнутри подстелена тонкой перфорированной перепонкой — базальной мембраной, сквозь которую проходят волокна зрительных клеток. Она отделяет омматидии от первой синаптической области в зрительной доле мозга. Омматидии, по крайней мере в средней части глаза, расположены так, что ось каждого из них является нормалью к поверхности роговицы. Поэтому поле зрения каждого глаза за счет его выпуклой полушаровидной формы у многих насекомых приближается к полусфере.

Сложные глаза большинства насекомых по строению омматидиев подразделяют на два морфологических типа: *аппозиционные* и *суперпозиционные*. Первые встречаются у насекомых, которые активны днем, вторые — у ночных и сумеречных видов.

Омматидий представляет собой длинную, похожую на карандаш структуру (рис. 4.42). Светопреломляющий аппарат омматидия представлен хрусталиком и вспомогательным диоптрическим приспособлением — кристаллическим конусом. Светочувствительный аппарат состоит из фоторецепторных клеток, каждая из которых имеет многочисленные микроворсинки, образующие рабдом. В нем и содержится зрительный пигмент. Рабдомеры плотно прилегают друг к другу, так что возникает вытянутое вдоль оси омматидия (на 100—500 мкм) образование, называемое *рабдомом*. В аппозиционных глазах рабдомы длинные и простираются на всю длину ретикулы

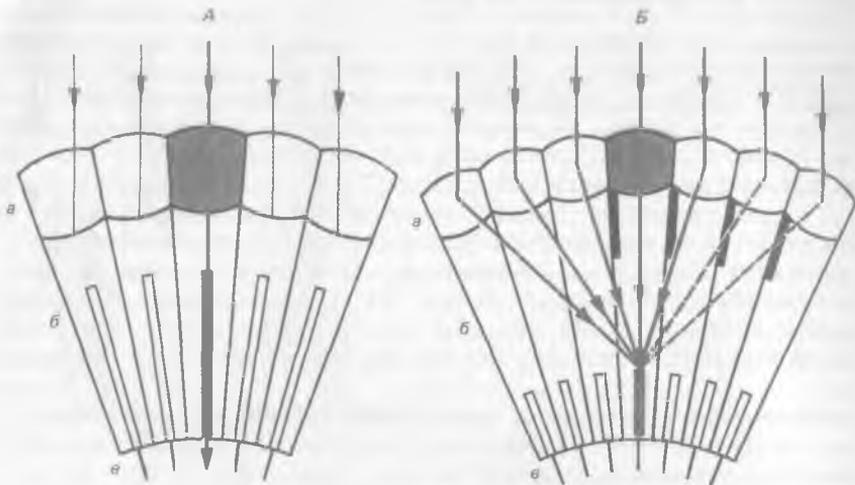


Рис. 4.43. Образование изображения в аппозиционных (А) и суперпозиционных (Б) глазах:

а — диоптрический аппарат омматидия, б — зрительные клетки, в — аксоны зрительных клеток; стрелками показан ход лучей

или маленькой сетчатки от вершины кристаллического конуса до базальной мембраны.

Суперпозиционные глаза отличаются тем, что имеют относительно короткие, толстые рабдомы, расположенные у базальных концов ретикул. Между дистальными концами рабдомов и проксимальными частями кристаллических конусов находится кристаллический тракт. Перемещение светоизолирующего пигмента из области кристаллического тракта дает свету возможность попадать на данный рабдом от нескольких омматидиев, и изображение формируется путем суперпозиции (рис. 4.43).

В аппозиционных глазах изображение формируется путем приложения друг к другу (аппозиций) узких пучков света, распростирающихся параллельно оси омматидия. Лучи света от точечного источника, расходящиеся под большими углами, попадают на соседние омматидии и на разные рабдомы, причем в рабдом входят лишь центральные лучи. Благодаря таким свойствам каждый омматидий собирает свет из узкого угла и энергия, которая достигает основания кристаллического конуса, затем направляется в рабдом (рис. 4.43). Считают, что у насекомых зрительный образ объекта складывается из стольких «точек», сколько омматидиев обращено к объекту. Поэтому такой тип формирования изображения называют *поточечным* или *мозаичным*.

У ряда беспозвоночных при освещении рецепторная мембрана деполяризуется. Рецепторный потенциал при высоких интенсивностях света имеет динамическую и статическую фазы. С понижением интенсивности динамическая фаза исчезает, а при очень слабых воздействиях на плато появляются *миниатюрные потенциалы*. Эти миниатюрные потенциалы связаны с открытием отдельных ионных каналов при поглощении фотонов. Для членистоногих и моллюсков деполяризация мембраны связана с увеличением проницаемости к ионам натрия и, возможно, к другим ионам.

Оптические центры мозга. У высших беспозвоночных оптические центры мозга морфологически обособлены в виде оптических долей. У животных с хорошим зрением оптические доли имеют относительно большой размер и, например, у стрекоз и головоногих моллюсков занимают около 60—75 % общего объема церебрального ганглия. Области мозга, в которых сплетаются отростки многочисленных нейронов и возникают синаптические контакты, называются *нейропилиями*. Нейропили могут быть четко оформлены и разделены областями, которые заняты проводящими трактами. Оптические центры у членистоногих со сложными глазами имеют наиболее четкую структурную организацию. Три нейропиля оптической доли называются *оптическими ганглиями*. Ближе к глазу насекомого лежит первый оптический ганглий — *оптическая, или ганглиозная, пластинка*. За ним следует второй — *медулярная пластинка, или медулла*, и, наконец, третий — *лобула*. Из лобулы зрительные пути идут в протоцеребрум.

В ганглиозной пластинке расположены *оптические патроны*, в которых сходятся в виде пучка аксоны разных ретикулярных клеток, контактирующие с двумя постсинаптическими монополярными нейронами.

4.8.4. Зрительная сенсорная система позвоночных

Строение глаза. У всех позвоночных глаз построен по камерному типу. Светопреломляющий аппарат образован роговицей и линзой — хрусталиком. Дно глазного бокала выстилает сетчатка, пространство между ней и хрусталиком заполнено стекловидным телом — прозрачным, оптически однородным гелем. У всех позвоночных, за исключением некоторых рыб и птиц, глазное яблоко приблизительно шаровидной формы.

Глаз достигает своего наивысшего развития у наземных позвоночных. Рыбы и амфибии, приспособленные к водному окружению, хуже видят на большие расстояния, так как вода плохо пропускает свет. Чтобы познакомиться со строением зрительной сенсорной системы, лучше всего рассмотреть глаз человека, который схематически изображен на рис. 4.44 и представляет собой типичный пример глаза позвоночных.

Снаружи глаз обтянут непрозрачной волокнистой тканью — *склерой*, которая на переднем полюсе глаза переходит в прозрачную роговицу. *Хрусталик* делит глазное яблоко на переднюю камеру,

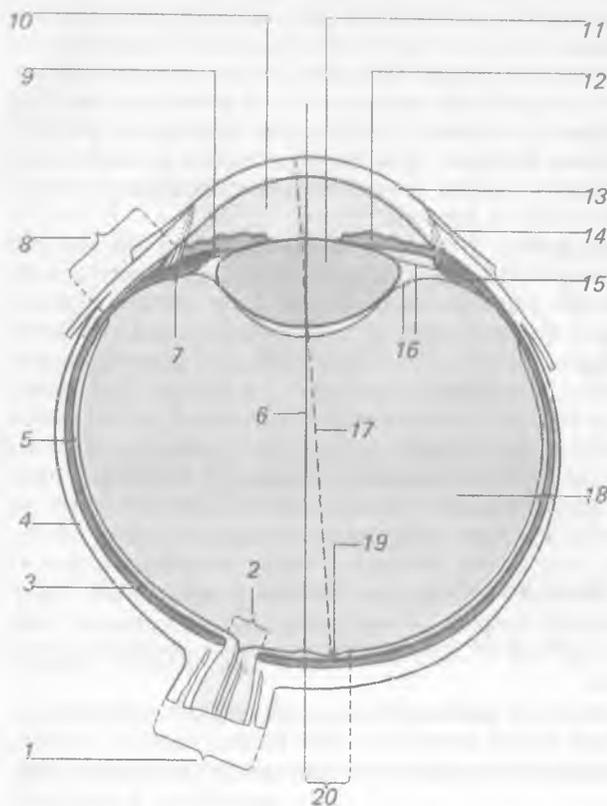


Рис. 4.44. Строение глаза человека:

- 1 — зрительный нерв, 2 — сосок зрительного нерва, 3 — сосудистая оболочка, 4 — склера, 5 — сетчатка, 6 — оптическая ось, 7 — ресничные отростки, 8 — ресничное тело, 9 — задняя камера, 10 — передняя камера, 11 — хрусталик, 12 — радужная оболочка, 13 — роговица, 14 — конъюнктивa, 15 — ресничная мышца, 16 — цинновы связки, 17 — зрительная ось, 18 — стекловидное тело, 19 — центральная ямка, 20 — желтое пятно

заполненную жидкостью, и камеру большего размера, расположенную сзади и заполненную стекловидным телом. Изнутри к склере прилегает *сосудистая оболочка*, богатая кровеносными сосудами, служащими для питания глаза. Продолжением сосудистой оболочки спереди являются *ресничное тело* и *радужка*.

Сокращение или расслабление волокон ресничного тела приводит к расслаблению или натяжению *цинновых связок*, ответственных за изменение кривизны хрусталика. Радужка, которая определяет цвет глаза, располагаясь непосредственно перед хрусталиком, играет роль диафрагмы. Отверстие в радужке образует *зрачок*. Зрачок способствует четкости изображения предметов на *сетчатке*, пропуская только центральные лучи и устраняя так называемую *сферическую абберацию*. Суть ее заключается в том, что лучи, попавшие на периферические части хрусталика, преломляются сильнее центральных лучей, и если их не устранять, на сетчатке могут получаться круги светорассеяния.

Роговица, хрусталик и зрачок являются основными элементами оптической системы глаза, обеспечивающими его светопреломляю-

щую функцию. Оптика глаза создает изображение объектов внешнего мира в виде распределения освещения на самой внутренней оболочке глаза — сетчатке.

Сетчатка представляет собой светочувствительный слой и состоит из рецепторов (палочек и колбочек) и нескольких типов нейронов. Наружные сегменты рецепторов обращены к пигментному эпителию, так что свет первоначально проходит через два слоя нервных клеток и внутренние сегменты рецепторов, прежде чем достигнет зрительного пигмента. Нервные клетки, граничащие со стекловидным телом, называются ганглиозными клетками, их аксоны по поверхности сетчатки направляются к оптическому диску или слепому пятну, где они собираются вместе, проходят через склеру и образуют *зрительный нерв*.

В месте пересечения сетчатки оптической осью глаза расположена небольшая область — *желтое пятно* диаметром около 1,5 мм. Желтая окраска обусловлена присутствием каротиноидов. В центре пятна находится углубление, называемое *центральной ямкой* — *фовеа*. Фовеа содержит только колбочки; эта область сетчатки обладает наивысшей остротой зрения. Именно на ней и проецируются объекты, на которые в данный момент направлено внимание наблюдателя.

Формирование изображения. Глаз позвоночных часто сравнивают с фотокамерой, так как система линз (роговица и хрусталик) дает перевернутое и уменьшенное изображение объекта на поверхности сетчатки. Количество проходящего через хрусталик света регулируется переменной диафрагмой, а хрусталик способен фокусировать более близкие и более удаленные объекты. Приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов называют *аккомодацией*. При аккомодации происходит изменение кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности.

Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (дптр). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила глаза человека составляет 59 дптр при рассматривании далеких предметов и 70,5 дптр при рассматривании близких. Если человек рассматривает близкий предмет, его хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи, расходящиеся от светящейся точки, сходятся на сетчатке.

Существуют *три главные аномалии преломления лучей (рефракции)* в глазу: близорукость, или миопия, дальновзоркость, или гиперметропия, и старческая дальновзоркость, или пресбиопия. Общий основной принцип всех дефектов глаза состоит в том, что преломляющая сила и длина глазного яблока не согласуются между собой, как в глазу с нормальным зрением.

При *миопии*, которая проявляется в различных формах, в большинстве случаев глазное яблоко слишком длинно, а преломляющая сила имеет нормальную величину. Поэтому лучи сходятся перед сетчаткой в стекловидном теле, а на сетчатке вместо точки возникает

круг светорассеяния. У близорукого дальняя точка ясного видения находится не в бесконечности, а на конечном, довольно близком расстоянии. Корректирование близорукости просто: необходимо уменьшить преломляющую силу глаза путем использования вогнутых линз с отрицательными диоптриями. Тогда дальняя и ближняя точки смещаются до нормального расстояния между ними.

При *гиперметропии*, т. е. при *дальнозоркости*, глазное яблоко является слишком коротким и поэтому параллельные лучи, идущие от далеких предметов, собираются сзади сетчатки, а на ней получается неясное, расплывчатое изображение предмета. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован путем аккомодационного усилия, т. е. увеличения выпуклости хрусталика. Поэтому дальзоркий человек напрягает ресничную мышцу, смотря не только вблизи, но и вдаль. Корректирование этого дефекта зрения возможно путем создания дополнительной преломляющей силы, после чего положение дальней и ближней точек нормализуется. Таким образом, корригированный дальзоркий глаз вновь имеет нормальный диапазон аккомодации. Увеличение преломляющей силы глаза возможно с помощью положительных диоптрий, т. е. выпуклых линз.

При *пресбиопии*, *старческой дальнозоркости*, длина глазного яблока по сравнению с нормой, остается неизменной. Возникающий в данном случае дефект зрения принципиально отличается от двух других случаев. С возрастом хрусталик становится менее эластичным и при ослаблении натяжения цинновых связок его выпуклость или не меняется, или увеличивается лишь незначительно. Поэтому ближняя точка отодвигается от глаза. Исправлять этот недостаток аккомодации можно с помощью двояковыпуклых линз.

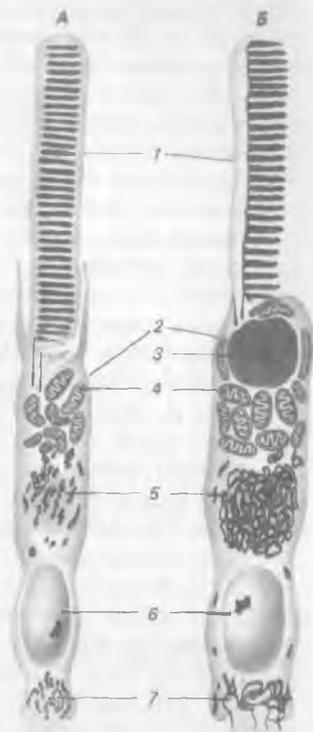
Организация сетчатки. Оптика глаза создает изображение объектов внешнего мира в виде распределения освещенности на фоторецепторах сетчатки. Сетчатка глаза появляется в процессе онтогенеза из передней стенки развивающегося мозга и выстилает внутреннюю поверхность глазного яблока. Сетчатка инвертирована, и свет, прежде чем достичь слоя фоторецепторов, проходит через всю сетчатку. Этим глаза позвоночных отличаются от сложных глаз беспозвоночных, в которых свет идет прямо к фоторецепторным мембранам, и от глаза головоногих моллюсков, хотя и работающего по рефракционному принципу, но имеющего фоторецепторы на внутренней (передней) поверхности. Предполагают, что такая особенность размещения связана с эмбриогенезом сетчатки. Именно на сетчатке и происходит первичная обработка зрительной информации.

Фоторецепторы. Фоторецепторы позвоночных поражают общим сходством своей структурной, цитохимической и функциональной организации у представителей всех классов, начиная от круглоротых и кончая приматами. Существует два типа рецепторов: *палочки* и *колбочки* (рис. 4.45).

В обоих типах наружные сегменты представляют собой модифицированные реснички, поэтому фоторецепторы позвоночных относят

Рис. 4.45. Строение палочки (А) и колбочки (Б) сетчатки позвоночных:

1,2 — наружный и внутренний сегменты, 3 — масляная капля, 4 — эллипсоид (митохондрии), 5 — параболоид, 6 — ядро, 7 — синаптическая область



к цилиарному типу. Они содержат стопки мембранных дисков, образуемых складками плазматической мембраны и содержащих молекулы светочувствительного пигмента. Пигмент палочек называется *родопсином*, а в колбочках содержится родственный ему пигмент, чувствительный к красному, зеленому и синему свету. От дистальных концов рецепторов мембранные диски постоянно отщепляются, а в проксимальной части синтезируются новые.

Наружный сегмент связан с внутренним соединительной ножкой — *цилией*, которая сохраняется от реснички. Во внутреннем сегменте имеется скопление радиально ориентированных и плотноупакованных митохондрий. При освещении сетчатки митохондрии набухают и, вероятно, при этом в них повышается активность окислительных ферментов. Расположенное проксимальнее внутреннего сегмента ядерно-цитоплазматическое тело клетки переходит в синаптическую ножку, в которую врастают окончания вторых нейронов сетчатки — биполяров и горизонтальных клеток.

Более 100 лет назад Макс Шультце разделил фоторецепторы позвоночных на два типа: палочки и колбочки. *Палочками* он назвал длинные тонкие клетки, имеющие цилиндрический наружный сегмент и равный ему по диаметру внутренний. *Колбочки* обладают

более коротким и толстым, сужающимся к вершине внутренним сегментом. Наружный сегмент колбочек по диаметру меньше внутреннего и обычно имеет коническую форму. Палочки особенно многочисленны в сетчатках ночных животных, колбочки — у дневных. Это привело Шульце к заключению, что палочки обеспечивают *скотопическое зрение*, или зрение при низком уровне освещенности, тогда как колбочки обеспечивают *фотопическое зрение* и работают при более ярком освещении. Впоследствии *теория двойственности зрения* получила физиологическое обоснование.

Ночное зрение имеет высокую чувствительность, низкую разрешающую способность (остроту) и является черно-белым (ахроматическим). Палочки очень чувствительны и могут возбуждаться в состоянии темновой адаптации при поглощении единственного фотона. Благодаря тому что с одним нервным волокном в конечном счете связано большое количество палочек, последние играют роль антенны и повышают чувствительность ганглиозных клеток. Абсолютный порог зрения соответствует одновременному поглощению шести-семи фотонов сетчаткой, содержащей около 50 палочек.

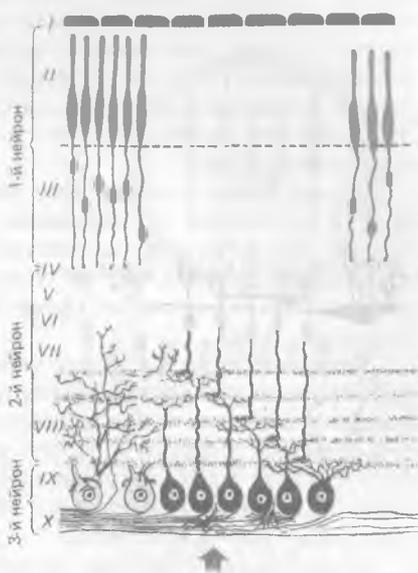
Палочковое зрение нецветное, так как все палочки содержат один зрительный пигмент — родопсин, и, следовательно, различия в длине волны воспринимаются только как различия в интенсивности. Палочковое зрение неотчетливое потому, что конвергенция большого числа палочковых клеток на одно нервное волокно делает эффективную мозаику сетчатки довольно грубой.

Дневное, или колбочковое, зрение обладает более низкой абсолютной чувствительностью, чем палочковое, в силу того что колбочки по своей природе менее чувствительны и, кроме того, к одной ганглиозной клетке их сходится меньше, чем палочек. Однако уменьшение конвергенции приводит к повышению остроты зрения. Колбочковое зрение может быть цветным при наличии нескольких типов колбочек с разными зрительными пигментами, поглощающими в различных областях спектра. Палочки и колбочки в сетчатке позвоночных, тех, у которых имеются и те и другие, распределены таким образом: в центральной области — колбочки, на периферии — палочки. Так, в сетчатке человека колбочки в фовеа достаточно тонкие, несколько похожие на палочки, к периферии они становятся толще. На определенном расстоянии от центра среди крупных колбочек начинают встречаться тонкие палочки, плотность которых к периферии быстро возрастает, а среди них подобно башням стоят крупные одиночные колбочки (рис. 4.46).

Разная форма наружного и внутреннего сегмента не всегда позволяет отличить палочку от колбочки и для этой цели было введено несколько *новых критериев*. Наиболее надежным из них является строение составляющих наружные сегменты *мембранных дисков*. В колбочке диски представляют собой складки наружной плазматической мембраны и внутридисковые пространства сообщаются с внеклеточной средой. В палочках диски — это замкнутые со всех сторон плоские мембранные мешки, отделенные от плазматической мембраны и окруженные ею.

Рис. 4.46. Строение сетчатки позвоночных:

I — пигментный слой, *II, III* — палочки и колбочки, *IV* — наружный сетчатый слой, *V* — слой горизонтальных клеток, *VI — VII* — внутренний ядерный слой, *VIII* — внутренний сетчатый слой, *IX* — слой ганглиозных клеток, *X* — аксоны ганглиозных клеток; красной стрелкой обозначено воздействие светом



Другим отличительным признаком, который характерен для рыб, амфибий, рептилий, является наличие в колбочках *масляной капли*, расположенной между внутренним и наружным сегментами. Масляные капли избирательно поглощают свет, прежде чем он дойдет до зрительного пигмента колбочек. У всех позвоночных, кроме млекопитающих, в составе сетчатки присутствуют также двойные (амфибии, рептилии, птицы) и близнецовые (костистые рыбы) колбочки.

Очевидно, что зрение возникло в условиях хорошего освещения, а первый фоторецептор имел низкую чувствительность. Вывод о филогенетической первичности колбочкового типа клетки вытекает и из эмбриогенеза наружных сегментов палочек, в котором «колбочковая» стадия предшествует палочковой. Примитивные позвоночные, такие, как круглоротые, обладают хорошо дифференцированными системами дневного и ночного зрения, но фоторецепторы у них имеют колбочковое строение. Типичные палочки встречаются только начиная с пластиножаберных и у других позвоночных.

Таким образом, предполагают существование двух непрерывных и независимых линий эволюции дневных и ночных фоторецепторов, возникающих от общего колбочкового предшественника.

Нервные сети сетчатки и типы синаптических контактов. Сетчатка позвоночных состоит из трех отчетливо разделяющихся клеточных слоев, характеризующихся скоплением клеточных ядер (рис. 4.46). *Наружный клеточный слой*, ближайший к пигментному эпителию, состоит из клеточных тел рецепторов — палочек и колбочек. Рецепторы образуют в сетчатке правильные мозаики распо-

лагаясь в строго определенном порядке. *Внутренний ядерный слой* содержит клеточные тела вставочных нейронов трех типов: биполярных клеток, оси которых вертикальны, а также горизонтальных и амакриновых клеток, которые расположены в сетчатке горизонтально. *Слой ганглиозных клеток* примыкает к стекловидному телу, и аксоны этих клеток сходятся в области оптического диска, образуя зрительный нерв.

Между тремя слоями ядер располагаются две области синаптических контактов: в наружном синаптическом слое рецепторные клетки синаптически контактируют с биполярами и дендритами горизонтальных клеток, во внутреннем синаптическом слое биполярные клетки образуют связи с дендритами амакриновых и ганглиозных клеток.

Таким образом, наиболее коротким путем прохождения сигналов через сетчатку является рецептор — биполяр — ганглиозная клетка, которые образуют *трехнейронную рецепторно-проводящую систему*. Помимо этого в сетчатке существует интегративная система, включающая в себя горизонтальные и амакриновые клетки, которые связывают элементы сетчатки по горизонтали и осуществляют латеральные взаимодействия.

Большинство синапсов между рецепторами и вставочными нейронами сетчатки имеет характерное строение, выражающееся в наличии *триад постсинаптических элементов*. К расположенному центрально окончанию биполяра с боков примыкают два дендрита горизонтальных клеток, и эти три окончания входят в углубления в основании палочки или колбочки. Рецептор содержит синаптическую ленту, окруженную везикулами в центре триады, поэтому синапс получил название *ленточного*. В сетчатке встречаются и синапсы обычного типа без синаптических лент, связывающие лишь две клетки: рецепторы и биполяры, горизонтальные клетки и биполяры, две горизонтальные клетки. Наибольшее разнообразие в организации синаптических связей наблюдается во внутреннем синаптическом слое.

Ганглиозные клетки крайне разнообразны по размерам, протяженности дендритов, характеру ветвления. Обычно чем больше клетка, тем больше ветвление. Клетки лежат очень плотно, и их дендритные поля перекрываются. На одну ганглиозную клетку конвергируют до сотни биполярных клеток и десятки тысяч рецепторов, а один рецептор может быть связан с десятками ганглиозных клеток.

Электрические реакции клеток сетчатки. Хорошо развитая интегративная сеть в сетчатке превращает ее в сложную нейрональную сеть, способную выполнять разнообразные операции. Электрические ответы клеток сетчатки одинаковы у всех животных, но их пространственные характеристики могут различаться в количественном отношении. Сравнение электрических ответов клеток при стимуляции пятном (возбуждение центра рецептивного поля) и центрированным кольцом (возбуждение фоторецепторов, лежащих по периферии пятна) приведено на рис. 4.47.

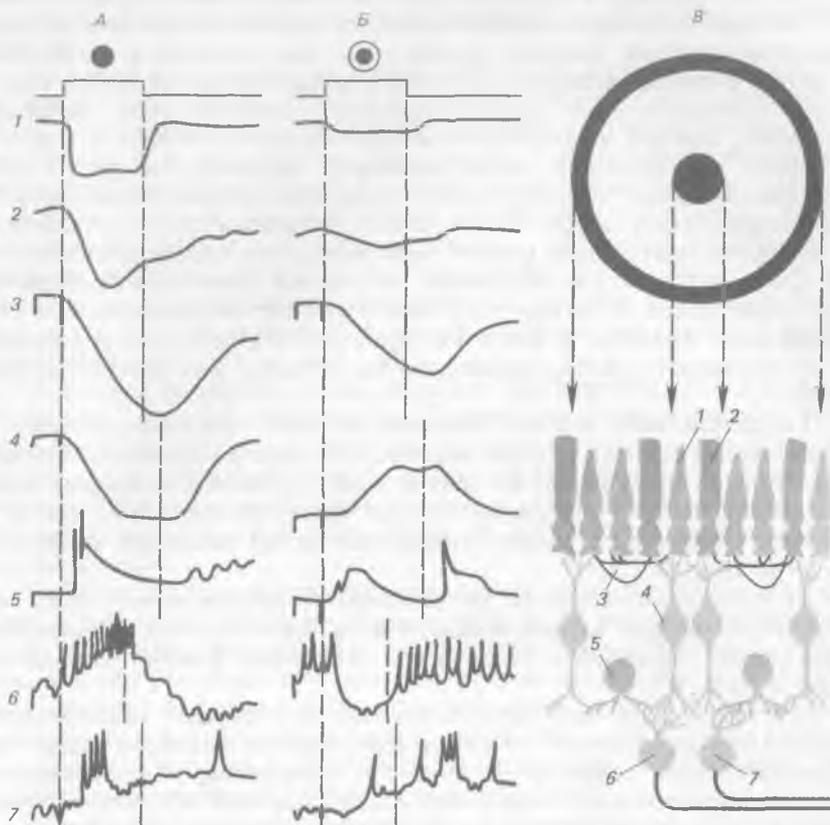


Рис. 4.47. Электрические ответы клеток сетчатки при стимуляции пятном и кольцом света. А — пятном; Б — пятном и кольцом; В — клетки сетчатки, возбуждающиеся пятном и кольцом

Пунктиром обозначена длительность стимула; цифрами — клетки и их ответы: 1 — колбочки, 2 — палочки, 3 — горизонтальные клетки, 4 — биполярные клетки, 5 — амакриновые клетки, 6, 7 — ганглиозные клетки

Сигнал фоторецептора зависит не только от числа поглощенных квантов в его собственном наружном сегменте, но и от освещенности соседних рецепторов. Обнаружено, что колбочки могут суммировать возбуждение на расстоянии до 50 мкм, а палочки — до 250 мкм, освещение одного рецептора вызывает ответ в другом. Взаимное усиление ответа наблюдается только между колбочками одного типа (красные—красные, зеленые—зеленые). Тормозные влияния передаются на гораздо большие расстояния, т. е. освещение «дальнего» окружения вызывает деполяризацию в колбочке. Это взаимодействие происходит через горизонтальные клетки и имеет, вероятно, химическую природу.

Таким образом, в ответ на свет колбочки гиперполяризуются и эти сигналы от многих колбочек сходятся на горизонтальные клетки, гиперполяризация которых приводит, в свою очередь, к деполяризации в соседних колбочках. Такая отрицательная обратная связь через горизонтальные клетки расширяет динамический диапазон колбочек, снижая десенситизацию после яркой вспышки. С другой стороны, эта обратная связь повышает цветовой контраст. Так, зеленая колбочка, которая гиперполяризуется светом 550 нм, может деполяризоваться светом 680 нм, стимулирующим красные колбочки и через горизонтальные клетки тормозящим эту зеленую колбочку.

Следовательно, уже на уровне рецепторов происходит латеральное торможение и сигнал колбочки перестает отражать число поглощенных фотонов, а несет информацию о цвете, распределении и интенсивности света, падающего на сетчатку в окрестностях рецептора.

Горизонтальные клетки отвечают на свет гиперполяризацией с ярко выраженной *пространственной суммацией*. Суммация осуществляется по всему полю: и в центре, и на периферии. Одновременное включение пятна (возбуждает только центр рецепторного поля) и кольца (возбуждает только периферию поля) вызывает сложение ответов (рис. 4.47).

Горизонтальные клетки не генерируют нервных импульсов, но мембрана обладает нелинейными свойствами, обеспечивающими безымпульсное проведение сигнала без затухания. Клетки делятся на два типа: L и С.

Клетки L-типа, или *яркостные*, всегда отвечают гиперполяризацией вне зависимости от длины волны света. Клетки С-типа, или *хроматические*, делятся на двух- и трехфазные. Хроматические клетки отвечают или гипер-, или деполяризацией в зависимости от длины волны стимулирующего света. Двухфазные клетки бывают либо красно-зеленые (деполяризуются красным светом, гиперполяризуются зеленым), либо зелено-синие (деполяризуются зеленым светом, гиперполяризуются синим). Трехфазные клетки деполяризуются зеленым светом, а синий и красный свет вызывает гиперполяризацию мембраны.

В биполярных клетках гиперполяризация возникает при стимуляции центра поля, а возбуждение периферии приводит к деполяризации мембраны клетки (рис. 4.47). У клетки другого типа мембрана деполяризуется при стимуляции пятном и гиперполяризуется при включении кольца. Сигналы от рецепторов, поступающие на входы биполярных клеток, регулируются горизонтальными клетками.

Амакриновые клетки генерируют *градуальные и импульсные потенциалы*. Эти клетки отвечают быстротекущей деполяризацией на включение и выключение света и демонстрируют слабый пространственный антагонизм между центром и периферией (рис. 4.47). Спайки появляются при включении и выключении пятна и кольца. Во внутреннем синаптическом слое биполярные клетки управляют амакриновыми клетками и за счет обратной связи через синапсы с амакриновыми на биполярные клетки медленные потенциалы (тони-

ческий характер ответа) биполярных клеток преобразуются в быстропротекающую активность (фазный характер ответа) амакриновых клеток.

Ганглиозные клетки по своим свойствам являются нейронами обычного типа. В них возникают возбуждающие (деполяризационные) и тормозные (гиперполяризационные) постсинаптические потенциалы, которые и определяют частоту импульсов, распространяющихся по аксонам клетки в мозг. Ганглиозные клетки, получающие сигналы непосредственно от биполярных (рис. 4.47), генерируют ответы тонического типа — импульсы возникают в течение действия стимула при стимуляции центра поля. При дополнительном раздражении периферии происходит торможение разряда на включение стимула, а при выключении возникает длительный *off*-ответ.

Клетки тонического типа, подобно биполярным, обеспечивают измерение уровня освещенности. Ганглиозные клетки фазного типа возбуждаются через синапсы амакриновых клеток и подобно им реагируют быстропротекающей активностью на изменение освещенности центра или периферии поля. В клетках этого типа конвергенция периферических рецепторов осуществляется через амакриновые клетки.

Рецептивные поля ганглиозных клеток подразделяются на простые и сложные. *Простые рецептивные поля* имеют концентрическую структуру, аналогичную рецептивным полям биполярных клеток. Размер рецептивного поля может превышать область дендритных ветвлений ганглиозной клетки, что, видимо, связано с наличием латеральных взаимодействий через посредство амакриновых клеток. Ганглиозные клетки с простыми рецептивными полями, если они соединены колбочками, могут кодировать цвет.

Ганглиозные клетки со *сложными рецептивными полями* обнаружены у животных с большим количеством синапсов амакриновых клеток. Эти сложные клетки дают фазные реакции на включение и выключение света, но наиболее характерной их особенностью является чувствительность к движению границ через рецептивное поле.

Рецептивные поля ганглиозных клеток могут перестраиваться при изменении уровня адаптации и параметров стимулов. В основе перестройки поля лежит *латеральное торможение*. С повышением интенсивности усиливается тормозное влияние периферии, что уменьшает размер поля, вызывая рост разрешающей способности и одновременную потерю чувствительности из-за суммации светового потока по меньшей площади. Перестройка поля позволяет ганглиозной клетке посылать сигналы в мозг о перепадах освещенности в пределах поля — происходит выделение и подчеркивание контура изображения. Это очень экономичный способ передачи информации, так как изображение кодируется не поточечно, а выделяются только существенные признаки изображения — контуры.

Цветовое зрение. Восприятие цвета обусловлено работой двух механизмов. Первичным является *фоторецепторный механизм*, по-

звolyающий оценить спектральные характеристики светового излучения. Ясно, что без существования цветопримеников, избирательно реагирующих на разные участки спектра, никакое различение по цвету невозможно. Вторичными являются *нервные механизмы*, которые используют информацию о цвете, поставляемую цветопримениками, и определенным образом ее перекодируют.

Уже примерно 100 лет назад на основании психофизиологических наблюдений возникли соображения о *достаточности трех цветых компонентов* для получения всего многообразия цветов (*теория Ломоносова — Юнга — Гельмгольца*). Это убедительно подтверждает опыт Максвелла, проведенный в 1860 г. Было показано, что при смещении в глазу наблюдателя трех цветов — красного, зеленого и синего — в зависимости от пропорции можно получить любой цвет, в том числе и белый. Трехкомпонентная теория цветоощущения предполагает, что в сетчатке позвоночных размещены три различных типа колбочек, из которых каждый обладает совершенно определенной спектральной чувствительностью. Первый тип колбочек обладает максимумом возбуждения в красно-оранжевом, второй — в зеленом, третий — в сине-фиолетовом свете.

В то же время в физиологии цветового зрения описан ряд фактов, которые не могут быть объяснены трехкомпонентной теорией зрения. Это позволило выдвинуть теорию *противоположных*, или *контрастных цветов* (теория Геринга). Феномены цветового зрения лучше всего могут объясняться разрушением и повторным возникновением двух видов пигментов: при создании (ассимиляции) соответствующего вещества в восприятие вовлекается один цвет, например красный, а при разрушении (диссимиляции), напротив, дополнительный цвет — зеленый. К восприятию красно-зеленого добавляются еще сине-желтое и черно-белое восприятия.

Одним из главных обоснований этой теории послужил *феномен нервной индукции*. В цветовом зрении это выражается в явлениях одновременного или последовательного контраста. *Феномен одновременного контраста* заключается в изменении цветового тона в зависимости от фона. Например, серое пятно на красном фоне приобретает зеленоватый оттенок. Если же достаточно долго смотреть на окрашенную в красный цвет поверхность, а затем перевести взор на белую, то последняя приобретает зеленоватый оттенок. Это *феномен последовательного контраста*.

Закономерности индукции соответствуют результатам нейрофизиологических работ последних лет, в которых исследовали перекодирование информации о цвете на нейронном уровне. Оказалось, что кодирование цвета основано на противоположных по характеру реакциях нейрона при возбуждении различных спектральных приемников.

Такой антагонизм реакции, или оппонентность, отмечали выше у биполярных и горизонтальных клеток С-типа, когда свет различного спектрального состава вызывал де- или гиперполяризацию мембраны. У ганглиозных клеток сетчатки оппонентность проявляется неоднозначно, но у всех позвоночных выявлены клетки с антагонистическими

реакциями на разные длины волн. В наружном коленчатом теле у приматов число спектральных оппонентных клеток довольно велико и составляет $\frac{2}{3}$ от общего числа исследованных нейронов. В коре описаны концентрические поля и более сложного поведения. Центр такого поля возбуждается на длинноволновый стимул и тормозится коротковолновым; напротив, периферия возбуждается коротковолновым и тормозится длинноволновым стимулом.

Таким образом, все полученные на сегодня данные позволяют считать, что процессы в колбочках более соответствуют трехкомпонентной теории цветоощущения, тогда как для нейронных сетей сетчатки и вышележащих зрительных центров больше подходит теория контрастных цветов Геринга.

Организация центров зрительной системы. В ходе эволюции зрительной системы позвоночных наблюдается усложнение ее центральных отделов при относительной неизменности периферического отдела — сетчатки. У рыб и амфибий ганглиозные клетки сетчатки посылают свои аксоны непосредственно в высшие зрительные центры — крышу среднего мозга. В тектуме лягушки насчитывается до 250 тыс. нервных клеток, тела которых образуют несколько глубинных слоев крыши среднего мозга. Несмотря на то что по ходу зрительного нерва волокна переплетаются, переходя из пучка в пучок, их окончания в нейропильной оболочке тектума отражают план расположения элементов сетчатки, т. е. образуют локальную проекцию определенных квадрантов сетчатки на средний мозг. У рептилий зрительным центром является не только крыша среднего мозга, но и корковая пластинка больших полушарий, куда конвергируют нейроны различных сенсорных систем.

У птиц ассоциативные функции связаны с развитием многочисленных ядер таламуса. Ганглиозные клетки сетчатки птиц посылают свои аксоны помимо среднего мозга в многочисленные ядра таламуса. Возникает добавочное сигнальное переключение на нейроны этих ядер с последующим адресом в стриатум.

У млекопитающих к зрительным центрам добавляются сложные системы нейронов зрительной коры. Тенденция к таламокортикальному представительству намечается уже у круглоротых, где доминирует ретинотектальный путь. В ходе эволюции происходит переход от ретинотектального к ретиноталамокортикальному представительству, вызывая прогрессивное развитие переднего мозга (рис. 4.48).

Волокна зрительных нервов, перекрещиваясь между собой, образуют *хиазм*. У низших позвоночных происходит полный перекрест, у млекопитающих сетчатка одного глаза имеет и контра-, и ипсилатеральную проекции.

Большая часть волокон поступает в промежуточный мозг — наружное коленчатое тело. Аксоны его клеток идут в 17-е поле коры. Часть волокон сетчатки направляется к крыше среднего мозга в передние бугры четверохолмия, в претектальную область и подушку в таламусе. Из подушки информация передается на область 18-го и 19-го полей коры. Претектальная область ответственна за регуляцию зрачка, а передние бугры четверохолмия связаны с гла-

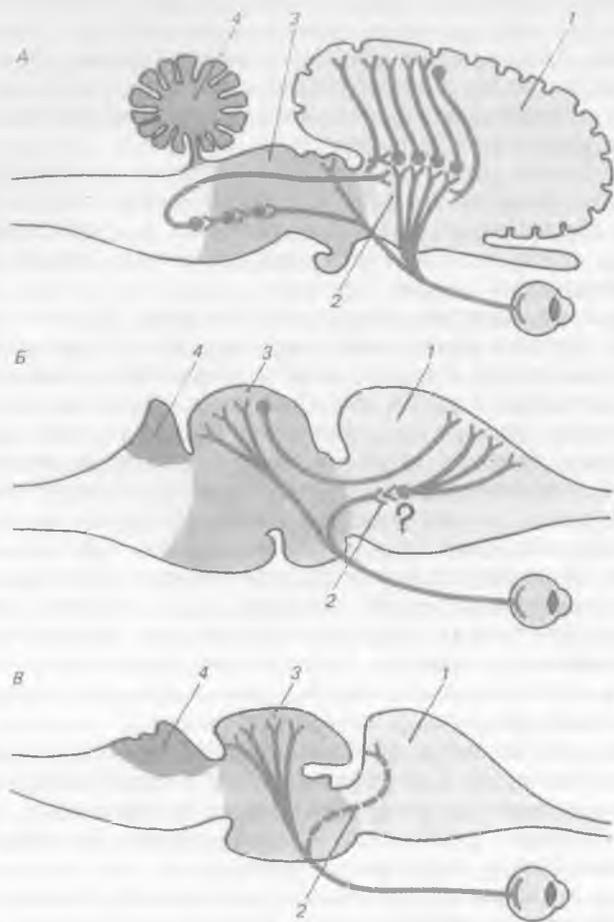


Рис. 4.48. Основные типы организации зрительной системы у позвоночных. А — млекопитающие; Б — рептилии, птицы; В — рыбы, амфибии:

1 — передний мозг, 2 — промежуточный мозг, 3 — средний мозг, 4 — мозжечок

зодвигательными центрами и высшими отделами зрительной системы. Древний ретинотектальный путь в средний мозг млекопитающих не утрачивает своего значения и обеспечивает различения света и тени, обнаружение движения объекта.

Афферентные волокна из наружного колленчатого тела оканчиваются в слое IV и в глубине слоя III 17-го поля зрительной коры (рис. 4.49). Поле 17 является *центральным полем зрительной коры*, а 18-е и 19-е поля — периферическими. Ассоциативные волокна из поля 17 направляются в 18-е и 19-е поля. Между сетчаткой и полем 17 коры существует упорядоченное топографи-

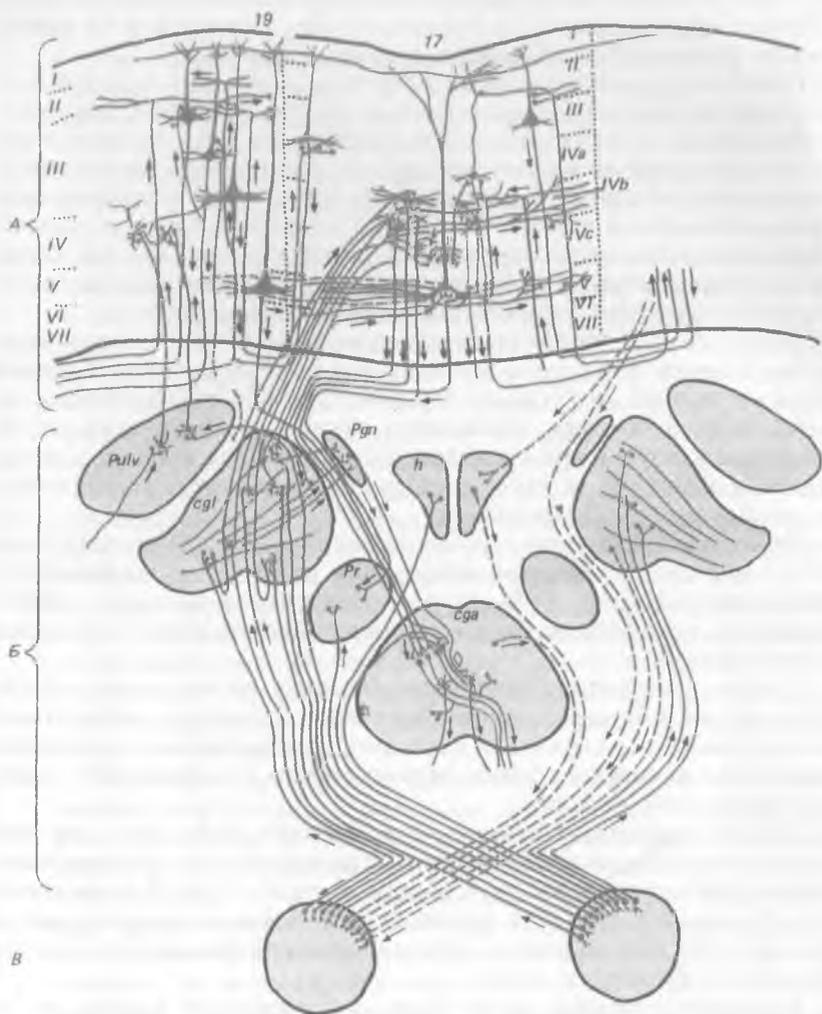


Рис. 4. 49. Строение высших отделов зрительной системы приматов. А — 17-е и 19-е поля больших полушарий; Б — подкорковые структуры; В — сетчатые глаза:

I—IV — слои коры, IVa, IVb, IVc — подслои; точками обозначены границы между полями и слоями; стрелками — центrostремительные и центробежные связи; cga — переднее двуххолмие, cgl — наружное коленчатое тело, h — гипоталамус, Pgn — прегеникулярное ядро, Pr — претектальное ядро, Pulv — подушечка зрительного бугра

ческое соответствие, благодаря чему карта сетчатки, а следовательно, и поле зрения проецируется на кору. Ямка (фовеа), где острота зрения максимальна, занимает большую часть коркового представительства, аналогично тому, как в других сенсорных корковых зонах области с наивысшей чувствительностью также доминируют на картах.

Таким образом, единственную точную ретинотопическую карту содержит только поле 17, а смежным с ним полям 18 и 19 приписывают нетопографические ассоциативные функции.

Рецептивные поля корковых нейронов представляют собой поля детекторного типа и подразделяются на три типа: простые, сложные и сверхсложные. Простейшее свойство корковых клеток заключается в реагировании только на световые полосы или границы определенной ориентации в определенном месте поля зрения. Клетки с такими свойствами называются *простыми*. Каждая из многочисленных простых клеток коры выполняет свои специфические функции, получая сигналы от определенного участка сетчатки и откликаясь максимальной активностью на определенную форму и ориентацию стимула.

Более сложной является реакция на полосу или границу определенной ориентации, но предъявляемую в любом месте поля зрения. Клетки с такими свойствами, сигнализирующие об ориентации независимо от положения, называются *сложными*. Ранее считали, что на такую сложную клетку конвергирует большое количество простых корковых нейронов, и такая модель получила название *последовательной или иерархической*.

Это представление послужило основанием считать сложные нейроны коры как бы шестым нейроном в цепочке, начинающейся с рецептора (рецептор — биполяр — ганглиозная клетка — клетка наружного колленчатого тела — простая клетка коры — сложная клетка коры).

Однако в последние годы анатомические исследования обнаружили, что аксоны из наружного колленчатого тела образуют контакты и с простыми, и со сложными клетками. Следовательно, существуют параллельные связи с обоими типами клеток, что позволяет судить о *параллельной модели*.

Обе эти концепции отнюдь не исключают друг друга, так как, видимо, переработка информации внутри корковых функциональных единиц опирается на оба типа связей. В полях 18 и 19 встречаются *сверхсложные* клетки. Их функции еще более специализированы, так как требуется не только определенная ориентация, но и длина, и ширина светящейся полосы.

Корковые нейроны могут быть разделены не только по их рецептивным полям, но и по тому, с каким глазом они больше связаны (по глазодоминантности), а также по чувствительности к движению.

Методом вертикального погружения электрода было установлено, что реакции клеток запускаются либо одним, либо другим глазом. Это позволило предположить, что клетки организованы в перемещающиеся *колонки глазодоминантности*. Кроме того, было обнаружено, что все клетки по данному ходу электрода, как правило, настроены на одну и ту же ориентацию границы или полосы. Так были выявлены *ориентационные колонки*. Клетки в колонке могут быть разного типа — простые и сложные, реагирующие на полосы и щели, но с одинаковой ориентацией поля в пространстве.

Заключение

Сенсорные системы информируют организм о всех изменениях, происходящих в окружающей среде, вызывая адекватные поведенческие реакции. Разнообразные раздражители классифицируются по модальности, т. е. по той форме энергии, которая свойственна каждому из них, и, кроме того, подразделяются на адекватные или неадекватные для той или иной сенсорной системы.

Деятельность любой сенсорной системы начинается с восприятия *рецепторами* внешней для мозга физической и химической энергии, трансформации ее в нервные импульсы и передачи их в мозг через цепи нейронов, образующих ряд уровней в ЦНС. Рецепторам принадлежит важнейшая роль в получении организмом информации о внешней и внутренней средах. Благодаря большому их разнообразию животные и человек способны воспринимать стимулы разных модальностей.

По характеру взаимодействия с раздражителями всю совокупность рецепторов подразделяют на *экстероцепторы*, воспринимающие раздражения внешних агентов, и *интероцепторы*, сигнализирующие о раздражителях внутренней среды. Исходя из различной модальности раздражителей рецепторы подразделяют на несколько групп: *механорецепторы*, *терморецепторы*, *хеморецепторы*, *фоторецепторы*, *электрорецепторы*, *болевые рецепторы*. По структурным особенностям рецепторы могут быть разделены на две группы: *первичночувствующие* и *вторичночувствующие*.

Первичночувствующие рецепторы являются основным универсальным типом, с которым связаны все виды рецепции у беспозвоночных. У позвоночных животных первичные рецепторы представлены тканевыми и проприоцепторами, а также терморецепторами и обонятельными клетками. Все остальные рецепторы позвоночных являются вторичночувствующими. Именно в рецепторах происходит преобразование внешних стимулов вначале в рецепторные потенциалы, а затем в потенциалы действия, которые передают в центральные отделы нервной системы информацию о действии раздражителя и его количественных характеристиках.

В рецепторах происходит преобразование сигналов в *нервные импульсы*, которые по соответствующим сенсорным нервам направляются в ЦНС. Одни центральные пути преимущественно передают сигналы от рецепторов одного типа и поэтому их называют специфическими сенсорными путями. Другие вследствие дивергенции их волокон и конвергенции с другими входами становятся все более мультимодальными или неспецифическими. Неспецифические структуры мозга имеют особое значение для поддержания общего уровня возбудимости мозговых аппаратов. Третьи, ассоциативные таламокортикальные пути с их проекциями в соответствующие области коры больших

полушарий, связаны с оценкой биологической значимости стимулов. Следовательно, сенсорная функция осуществляется на основе взаимосвязанной деятельности специфических, неспецифических и ассоциативных образований мозга, которые обеспечивают формирование поведенческого статуса всего организма.

Вектор эволюции периферических и центральных звеньев сенсорных систем направлен на развитие способности животных получать все большую информацию об окружающей среде, все более подробно анализировать признаки сложных раздражителей, выявляя из них такие, которые выделяют адаптивное поведение и ориентацию в пространстве.

Рекомендуемая литература

- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л., 1974.
Акоев Г. Н., Алексеев Н. П. Функциональная организация механорецепторов. Л., 1985.
Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в физиологию сенсорных систем. М., 1983.
Бронштейн А. А. Обонятельные рецепторы позвоночных. Л., 1977.
Броун Г. Р., Ильинский О. Б. Физиология электрорецепторов. Л., 1984.
Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л., 1978.
Елизаров Ю. А. Хеморецепция насекомых. М., 1978.
Еськов Е. К. Акустическая сигнализация общественных насекомых. М., 1979.
Ильинский О. Б. Физиология сенсорных систем: Физиология механорецепторов. Л., 1975. Ч. II.
Кейдель В. Л. Физиология органов чувств. М., 1975.
Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей. Л., 1985.
Эхолокационная сенсорная система подковоносов/А. И. Константинов, А. К. Макаров, Е. В. Мовчан, Б. В. Соколов, И. А. Горлинский. Л., 1988.
Константинов А. И., Соколов В. А., Быков К. А. Основы сравнительной физиологии сенсорных систем. Л., 1980.
Куффлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. М., 1979.
Окс Р. Основы нейрофизиологии. М., 1969.
Попов А. В. Акустическое поведение и слух насекомых. Л., 1985.
Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации. М., 1975.
Сравнительная физиология животных/Под ред. Л. Проссера. М., 1977. Т. II.
Тамар Г. Основы сенсорной физиологии. М., 1976.
Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых: Физиология информационных систем. Л., 1977. Ч. II.
Физиология сенсорных систем/Под ред. А. С. Батуева. Л., 1976.
Шперд Г. Нейробиология. М., 1987, Т. I.
Школьник-Яросс Е. Г., Калинина А. В. Нейроны сетчатки. М., 1986.

Предметный указатель

- Аберрация сферическая 484
Аверсии вкусовые 261
Адаптационная система 147
Аденилатциклаза 87, 139
Аденогипофиз 135, 220
Аденозинтрифосфат (АТФ) 114, 125
Адидахокинез 208
Адипсия 218
Адреналин 134, 138, 146, 150
Адренорецепторы 87
Акинезия 230
Аккомодация 485
Аксоны 33, 34*, 35, 72
Аксоплазма 39*
Аксоншиповые контакты 301, 302
Актин 109, 119, 122
Актомиозин 109
Актомиозиновые мостики 109, 110*, 112
Акустическая сигнализация 439
Акцептор результата действия 149, 152
Альдостерон 138
Альфа-мотонейроны 177
Амнезия 300
Андершуг 48
Анодоразмыкательное раздражение 55
Анэлектротон 44*, 55, 56, 57
Алтейк 89
Асинергия 208
Ассоциативная кора 235
Ассоциативные волокна 182
— поля 307
— — лобные 166
— — теменные 166
— системы, механизмы работы 307
— — мозга 314, 315
— — онтогенез 311
— — уровни эволюции 308, 309*
Астазия 208
Астенция 208
Астроциты 35
Атаксия 208
Атетоз 229
Атония 208
Аттрактанты 461, 465
Афагия 218
Афферентация обратная (санкционирующая) 149
Афферентный путь 95
Ацетилхолин 73, 84, 85*, 274, 299
Ацетилхолинэстераза 88
- Базальные ганглии 228, 229*
Бегущей волны теория 450*, 451
Белла — Мажанди закон 176
Белое вещество 174
Биогенные амины 134
Биологическая гипотеза (Анохин) 293, 361
Бихевиоризм 253
Ближнего поля эффект 394
- Близорукость 485
Бодрствование 326
Боковой линии нервы 424
Бомбикол 465
 α -Бунгаротоксин 90
Бурдаха пучок 183, 342, 417
- Вазоактивный интестинальный пептид 135
Вазомоторный центр 192
Вазопрессин 220, 302
Вебера — Фехнера закон 391
Веберов аппарат 446
Вегетативные реакции 354
Вентробазальный комплекс таламуса 407
Веретенновидные клетки 231
Вероятностное прогнозирование 272
Вестибуломозжечковая система 435
Вестибулоокулярная система 435
Вестибулоспинальная система 185, 201, 435
Вестибулярный аппарат 430
Вестибулярные ядра 434
Вещество Р 84, 135
Виброрецепция 429
Винбластин 70, 90
Висцеральные реакции 367
Вкус 461, 465
Вкусовые луковички 466, 467*
— ощущения 468
— пути в ЦНС 469*
— сосочки 467
Влечения (мотивации) 349
Вовлечения реакция 212
Возбудимость 31, 126
Возбуждение 15, 31, 51
— изменение электровозбудимости 55
— мышечное 106
— передача эфратическая 67
— проведение 59, 61*
— — бездекрементное 382
Волна ожидания 242
Волокна инфрафузальные 414, 415*
— фузимоторные 416
— экстрафузальные 414
Волосковая пластинка 409, 411*, 429
Волосковые клетки 427
Волосные мешочки 400
Воля 318*, 319
Ворота каналов 43, 51
Воротный механизм 38
Восходящие пути проприоцептивные 417
— — слуховой системы 443
— — спинного мозга 175, 182
Временные связи, межнейронные отношения 287
Всасывание обратное 89
«Все или ничего» правило 44, 49, 64, 105, 116
Вторичный ответ 241
«Второе дыхание» 115
Высшая нервная деятельность 369

Звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки или таблицы.

- — — типы 320
- — — учение 19, 21, 253
- — — формирование у ребенка 321

Габитуация 84, 101
 Галлюцинации 330
 Гамма-аминомасляная кислота 79, 84, 85*, 171, 274
 Гамма-рецепторы 87
 Ганглионизация нервных элементов 158
 Гарантийный фактор 60
 Гематоэнцефалический барьер 28, 101, 150
 Генерализация 283
 Гипергликемия алиментарная 146
 Гиперметропия 486
 Гиперполяризация следовая 178
 Гипертермия 217
 Гипертонус 230
 Гиперфагия 218
 Гипнабельность 329
 Гипноз 329
 Гипнотоксины 274
 Гипогликемия 145
 Гипотаксия 329
 Гипоталамо-гипофизарная система 135, 220
 Гипоталамус 135, 138, 147, 209, 214, 368
 — дифференциация 162
 — интеграция 216
 — регуляторные функции 218—220
 — регуляция сна 274
 — терморегуляция 217
 — формирование поведения 355
 — ядра 214, 218, 220
 Гипотимия 362
 Гипофиз 135, 147, 220
 Гистогематический барьер 28, 150
 Глаза аппозиционные 481, 482*
 — беспозвоночных, типы 479
 — движения регуляция 200
 — камерные 480
 — позвоночных, строение 483, 484*
 — суперпозиционные 481, 482*
 — фасеточные 480
 Глиальные клетки 33, 35, 69
 — — мембранный потенциал 68*
 Глутамат 84, 85*
 Глюкагон 146
 Глюкокортикоиды 146
 Говерса пучок 184
 Голода регуляция 29
 Голля пучок 183, 342, 417
 Гольдмана формула 41
 Гомеостаз 24, 143, 144, 156
 Гомойотермные животные 144
 Гормон(ы) 131, 133, 155
 — адренкортикотропный (АКТГ) 221
 — антидиуретический (АДГ) 135, 138, 155, 220
 — гонадотропные 221
 — гонадотропные 221
 — гормонов 221
 — задней доли гипофиза 221
 — ингибирующие 141
 — классификация 141
 — лютеинизирующий (ЛИГ) 221
 — меланоцитстимулирующий (МСГ) 221

— местного действия 134
 — механизм действия 138—141*
 — пептидные 136
 — передней доли гипофиза 221
 — роста 221
 — соматотропный (СТТ) 221
 — стероидные 136
 — тиреотропный (ТТТ) 221
 — тканевые 134
 — тропные 141
 — фолликулостимулирующий (ФСГ) 221
 — эффекторные 141, 221
 Гравитационного поля особенности 425
 Гуанилатциклаза 87
 Гуморальные связи в организме 130, 155

Дальнозоркость 486
 Двигательная (нейромоторная) единица (ДЕ) 104, 119, 177
 Двигательные реакции циркуляторные 229
 Движения амебoidные 124
 — жгутиковые 124—126*
 — классификация 333
 — команды 345
 — манипуляторные 343
 — ориентационные 334
 — программирование 345
 — произвольные 347
 — простые 341
 — регуляция 229
 — ресничные 124, 125*
 — системы сенсорного обеспечения 342
 — сложные 341
 — стратегия 345, 346*
 — тактика 345, 346*
 — целенаправленные быстрые, регуляция мозжечка 207
 Дейла принцип 86
 Дейтерса ядро 201, 453
 Дендриты 33, 34*
 Деполяризация 45, 48*
 Дерма 398; 399*
 Дерматом 175
 Десинхронизации реакция 195, 239
 Децеребрация 179
 Джонстоновы органы 439, 440*
 Дивергенция 91, 167*, 386, 387*
 Динамических функций орган 172
 Дивеин 125
 Диоптрия 485
 Диски Меркеля 399*, 400
 Дисметрия 208
 Доминанта 142, 151, 256, 281, 283, 303, 317, 328, 365, 366, 370
 — принцип 172
 — симптомокомплекс 305
 — формирование, поляризациино-электротоническая гипотеза 287
 Доннана равновесие 106
 Дофамин 84, 85*, 198
 Дофаминэргическая система 360
 Драйвы 349
 Дыхательный центр 191
 Желтое пятно 484*, 485

- Задние столбы спинного мозга 183
 Задний мозг 185
 Запечатление 262, 270
 Звездчатые клетки 231, 236, 249
 Звук 437
 Звуковые сигналы 437
 Зрачок 484
 Зрение 472
 — бинокулярное 234
 — двойственности теория 488
 — дневное 488
 — колбочковое 488
 — ночное 488
 — *скотопическое* 488
 — *фотолическое* 488
 — цветное 493
 — — трехкомпонентная теория 15, 494
 Зрительной системы центры 495, 497*
- Изображения формирование 485
 Имитация 270
 Импринтинг 262, 270
 Индивидуальный опыт 268, 269
 Иннервации плотность 104
 Инсайт-обучение 272
 Инстинкт(ы) 25, 251—253, 264, 318*
 Инстинктивное поведение 265
 — — иерархическая организация (Тинберген) 267
 Инсулин 136, 146
 Интегральные системы мозга 24, 247, 307
 Интегральный образ 306, 317
 Интегративная система больших полушарий
 целостная 166
 — — бульбомезэнцефальная 161
 — — диэнцефало-телэнцефальная 163
 — — мезэнцефалоцеребеллярная 162
 Интермедия 221
 Интернейроны 179
 Интероцепторы 374
 Интероцепция 29
 Интрамуральная нервная сеть 102
 Ионные токи 47
 — — трансмембранные 76
 Иррадиация возбуждения 151, 167, 303
 — торможения 92
- Кальмодулин 119
 Каналы ионные 37
 — — деактивация 46
 — — инактивация 47
 — — шумы 50
 — кальциевые 49
 — потенциалозависимые 44
 — срочной передачи информации 386
 Кардиомиоциты 116
 Катехоламинэргическая система 300
 Катехоламины 134
 Катэлектротон 44*, 54, 56
 Киноцилия 419, 431, 450
 Кислородная задолженность 115
 Клетки С-типа (хроматические) 492
 Клетки L-типа (яркостные) 492
 Ключевые стимулы 266
- Кодирование стимула временное 393
 — интенсивности стимула 391
 — качества стимула 389
 — пространственно-временное 365
 — пространственное стимула 392
 — сенсорное 389
 Кожа млекопитающих 398, 399*
 Колбочки 486, 487*
 Колонки коры 232*, 236
 Колончатой организации коры гипотеза 174
 Колхицин 70, 90
 Конвергенция 91, 167*, 168, 386, 387*
 — мультисенсорная 345
 — теория 285
 Конституция нервных центров 172, 174
 — — — динамическая 290
 Контрактура 110
 Контраста одновременного феномен 494
 — последовательного феномен 494
 Конфликт 267, 363
 Концевые колбы Краузе 400
 — органы поверхностные 403
 Координация сенсомоторная 229
 Коры больших полушарий эволюция 242
 — — — лиссэнцефальный тип 165
 — — — *слои* 231, 232*
 Кортиев орган 430, 449*, 450
 Кортизол 147
 Коэффициент передачи электрического сигнала 72
 — полезного действия мышцы 114
 Красное ядро 197*, 201
 Кривые 428, 431, 433*
 Критический градиент (наклон) 54
 — уровень деполяризации 44*, 51, 52*
 — — — аккомодация 53
 Крутизны раздражения закон 53
- Лабильность 56
 Лабиринт (внутреннее ухо) 429, 430*, 444
 Латеральный тракт Морина 407
 Лемниски медиальные 342
 Лемнисковый путь 401, 405*, 406
 Либерины 135, 141, 215, 221
 Лимбическая система 222—224
 Лимбические структуры 26
 Литогит 426, 427*
 «Ложная ярость» 356
 Локальный (подпороговый) ответ 43, 44*, 49, 52
 Локация пассивная 457
 Локомоция 339
- Макулы 426, 431, 433*, 445
 Маутнеровские клетки 453
 Медиальный лемниск 417
 Медиаторы 26, 35, 127, 131, 155
 — квантовый состав передачи 83
 — молекулярные мишени 86
 — синаптические 84
 — структура 85*
 Межполушарная асимметрия 319, 320*, 357, 370
 Мембрана аксона 37
 Места принцип (способ анализа частоты звука)
 450
 Метаболиты 132, 137
 Метамеры 175

- Метахрональные волны 126
 Методы физиологических исследований 10
 Механорецепторы 375
 — беспозвоночных 395—397*
 — боковой линии 419
 Механорецепции восходящие пути 424
 Меченой линии принцип 389
 Миелинизация нервных волокон 102
 Миелиновые оболочки аксонов 35, 36*
 Микротрубочки 70
 Миозин 109, 119, 122
 Миопия 485
 Миофибриллы 103
 Модуль (колонка) 238, 290, 344, 369
 Мозга головного онтогенез 247
 — — — основные пути саморегуляции 247
 — — — зауропсидный тип организации 163
 — — — информационно-управляющая деятельность 257
 — — — иктиопсидный тип организации 162
 — — — кортикальный тип организации 165
 — — — стриатальный тип организации 165
 Мозжечок 341
 — адаптационно-трофическая функция 207
 — висцеральных функций регуляция 207
 — зоны, классификация (Бродаль) 205
 — нарушения деятельности, симптомы 208
 — развитие 162
 — функции 206
 — ядра 202, 205—207
 Мотивация 173, 349, 350, 369
 — доминирующая 313
 Мотонейроны (γ) 178
 Мотонейронный пул 177
 Моторный выход 168
 Мотосенсорная кора 234
 Мультипликация 386, 387*
 Мышечного сокращения химизм 28
 Мышление 324
 Мышечные веретена 414, 415*
 — — иннервации типы 105
 — волокна медленные 105
 — — фазные (быстрые) 105
 Мышцы асинхронного действия 120, 121*
 — гладкие 102, 118
 — — сила сокращения 119
 — коэффициент полезного действия 114
 — поперечно-полосатые 102
 — — структура 103, 104*
 — синхронность действия 119
 — сократительные ответы 128
 — сокращение одиночное 111
 — — роль кальция 107
 — — механизмы 109
 — фибриллярные 119
 — эволюция 122

 Насосы ионные 38, 48
 — — механизм работы 42*
 — — прямой электрогенный эффект 41
 Насыщения регуляция 29
 — центр 218
 Неврозы 362
 — формы 363
 — экспериментальные 363

 Невромаст 419
 Нейробласты 102
 Нейрогипофиз 220
 Нейрогормоны 35, 134
 Нейрогуморальная регуляция 28, 131, 141
 — — механизмы 142
 Нейрон(ы) 33, 167
 — автономной нервной системы 178
 — афферентные 150
 — биполярные 34
 — вставочные 91, 150, 178
 — двигательные 91
 — динамические ансамбли 391
 — коры 231
 — мультиполярные 34
 — парасимпатические 178
 — простые 237
 — сенсорные 91
 — симпатические 178
 — сложные 237
 — тепловые 217
 — униполярные 34
 — эфферентные 150
 Нейропептиды 84, 302
 Нейропил 483
 — акустический слуховой 443
 Нейросекреторные клетки 35
 — центры 135, 155
 Нейросекретия 134, 155
 Нейрофиламенты 70
 Нексус 116, 118
 Неосознаваемые психические явления 319
 Нервизм 22
 Нервно-мышечная передача 116
 Нервные (ая, ый) волокна ассоциативные 182
 — — классификация 177
 — — комиссуральные 182
 — — проекционные 182
 — импульс 23, 35, 365
 — клетки (нейроны) 33, 167
 — функции 35
 — регуляция функций 131
 — сеть 91, 128
 — — диффузная 157
 — — интрамуральная 103
 — — метасимпатическая 103
 — система беспозвоночных 157
 — — — эволюция 158
 — — диффузный тип 33, 101
 — — лестничная 158
 — — ортогональная 157
 — — позвоночных 159
 — — разбросанно-узловой типа 159
 — — симпатическая, трофическая функция 27
 — — типы строения 33*
 — — трубчатый тип 33, 101, 159
 — — узловой тип 33, 101
 — — цепочечная 158
 — — эволюция 101
 — — этапы развития 159
 — сплетения эпидермальные 157
 — ствол, группы волокон 62, 63*
 — — суммарная электрическая активность 64
 — — электрофизиология 62
 — — центры 172

- цепи самовозбуждающиеся 94*, 95
- Нерста формула 40
- Нистагм 191, 435
- Нисходящие пути спинного мозга 175, 178, 184
- Норадреналин 84, 85*, 134, 138, 150, 204
- Норадренэргическая система 360
- Норма реакции 263
- Облегчение пространственное 92
 - феномен 82
- Обоняние 461, 469
- Обонятельные луковицы 471
- Обонятельный мозг 224
- Обратной связи система 148, 178
- Обучение 369
 - влияние эмоциональных состояний 360
 - гипотезы 286
 - классификация форм 268
 - когнитивное 271
 - оперантное 271
 - церебральное, теория (Экклс) 291*
- Общего конечного пути принцип (Шеррингтон) 24, 92, 168, 176, 284, 365, 388
- Овершут 44, 116
- Окклюзия 92, 167*, 169
- Окситоцин 135, 155, 220, 303
- Олигодендроциты 35
- Омматидий 481
- Операторского труда особенности 330
- Опистотонус 202
- Оптические центры мозга 483
- Опыт текущей ситуации 313
- Ориентация в пространстве, комплексное участие сенсорных систем 436
- off-Ответ* 381
- on-Ответ* 381
- Открывания глаз реакция 239
- Палочки 486, 487*
- Память аффективная 364
 - временная организация 296, 297*
 - гипотезы 298
 - долгосрочная (долговременная) 296, 298, 299, 313
 - классификация видов 299
 - краткосрочная (кратковременная) 296—298*, 314
 - матрицы 291*, 292
 - механизмы 296
 - — нейронные 227
 - нервная (нейрологическая) 296
 - образная 299
 - «перенос» 300, 302
 - промежуточная 296, 298
 - роль лимбической системы 226
 - словесно-логическая (семантическая) 299
 - условно-рефлекторная 299
 - чувств 364
 - эмоциональная 299, 364
 - эмоциональных состояний влияние 360
- Папеса круг 223, 224
- Парабиоз 67
- Паркинсона болезнь 198, 211, 230
- Патология экспериментальная 20
- Паттерн 390
- Пейсмекер 118, 240
- Первичный ответ 241
- Перехваты Ранвье 35, 61
- Перикарион 33, 35
- Перилимфа 429
- Пессимум 111
- Пинкуса купола 400
- Пирамидные клетки 231, 236, 241, 249
- Пирамидный тракт 184
- Пирса гипотеза 136
- Пищеварение мембранное (пристеночное) 28
- Плазмалемма 35, 38*, 104
- Пластичность нервной системы 286
- «Плюс-минус взаимодействие», принцип 148
- Пневмотаксический центр 192
- Побуждения 349
 - Поведение автоматизированное 272
 - агрессивное 219
 - врожденные формы 250
 - классификация типов 254
 - пищевое 218
 - пищедобывательное 154
 - половое 219, 261
 - приобретенные формы 250, 268
 - произвольное 272
 - регуляция гипоталамуса 218
 - сложные формы 262
 - социальный стереотип 351
 - унитарные формы 252
 - функциональная структура 312
 - целостное 370
- Поведенческие детерминанты 312
- Поведенческий акт целенаправленный 315*
 - — — формирование 361
- Подвижность функциональная 56
- Подражание 270
- Поза, субъективное ощущение 337
 - тела 335
 - управление 335, 338*
- Пойкилотермные животные 144
- Покой физиологической 32
- Полезное время 54
- Полярный закон 53
- Порог возбуждения 32
- Последствие 99*, 100
- Потенциал(ы) возбуждающий постсинаптический (ВПСП) 74, 80*, 167, 379
 - вызванные (ВП) 240*, 241
 - генераторный (ГП) 380
 - действия (ПД) 31, 43, 44*, 126, 378
 - — в соме нейрона, 49
 - мембранный 44
 - — — методика фиксации (кламп) 45, 47
 - — — механизм 44
 - — — основные свойства 381
 - — — отведения 64, 65
 - — — распространение 44, 59
 - — — сердца, ионный механизм 116
 - — — концевой пластинки (ПКП) 74, 75*
 - — — — квантовый состав 75
 - — — концентрационный 41
 - — — мембранный (МП) 40, 41*
 - — — метод печ-кламп 50*
 - — — микрофонные 451
 - — — миниаторные ВПСП (МВПСП) 75
 - — — ПКП (МПКП) 75

- — ТПСР (МТПСР) 79
- повреждения (покоя; ПП) 62
- покоя мембраны (МПП) 36, 37*, 42, 44*, 126
- — — функция 43
- реверсии ТКП 74
- рецепторный (РП) 378, 379
- — основные свойства 381
- — электротонический 378
- следовые 44*, 48
- суммационный 452
- тормозный постсинаптический (ТПСП) 79—81*
- — — унитарный 80
- электротонический (ЭП) 43
- эндолимфатический постоянный 451
- Потенциация постактивационная 100
- посттетаническая 169
- синаптическая 169
- тетаническая 169
- Потребностей человеческих классификация 319
- Потребностно-информационная теория 361
- Походка 340
- Препотенциал 118
- Пресбиопия 486
- Пресинаптическое регулирование 149, 152
- Привыкание 269, 287
- Проводящие пути спинного мозга 181, 182, 184, 405*
- — среднего мозга 199
- Программирующая деятельность мозга 310, 312
- Проекционные зоны коры 233
- Пролактин 221
- Проприоцепторы 374
- беззвоночных 409
- внутренние 411
- наружные 409
- Проприоцепция 409
- восходящие пути 417
- Простогландины 89, 134
- Пространственной синхронизации потенциалов концепция 290
- Пространственного буфера эффект 69
- Психики физиологические основы 316
- Психическая слепота 225
- Психологическая защита 319
- Рабдом 481
- Работоспособности предел 281
- Равновесия орган 425
- Радужка 484
- Раздражение нервных клеток электрическое 51
- оптимум 21
- пессимум 21
- Раздражимость (реактивность) 31, 126
- Раздражители 31, 32
- адекватные 32, 372
- классификация 372
- модальность 372
- неадекватные 32, 372
- Различение пространственное 392
- Распределенные системы мозга 172, 174, 238, 290
- Рассогласование 352
- Растормаживание 282
- Реактивность нервной системы 286
- Реверберация возбуждения 169, 285
- Резонансная теория 451
- Рекрутирующий ответ 212
- Реобазы 54
- Реполаризация 48*
- Ресничное тело 484
- Ретикулоспинальная система 194
- Ретикулоспинальный тракт 187, 192, 205
- Ретикулярная формация 187, 244, 355, 368
- — активизирующие влияния на кору головного мозга 26, 195, 196*
- — регуляция висцеральных функций 191
- Ретиналь 476
- Рефлекс(ы) 14, 95, 128, 150, 365
- безусловные 97, 198, 253
- — классификация 254
- Бейнбриджа 193
- вегетативные 181, 188
- вестибулоглазодвигательные 435
- вестибулярные 189
- висцеромоторные 181
- вращения (Магнус) 189
- врожденные (безусловные) 98, 198, 253
- выпрямления 190
- Геринга — Брейера 192, 193
- зрительные 198
- интероцептивные 96
- исследовательские (ориентировочные) 97
- латентный период 98
- Людвига — Циона 193
- местные 150
- миотатический 97
- моносинаптические 96, 98
- мышц-антагонистов 181
- оборонительные 97, 198, 281
- общие свойства 98
- ориентировочные 198, 258, 269, 280
- пищеварительные 97
- пищедобывательные 97
- подкрепляющий 285
- позные 188, 189*
- полисинаптические 96, 98
- приобретенные 97
- проприоцептивные 96
- разгибательные 202
- растяжения 180
- родительские 97
- сексуальные 97
- сила 100
- слуховые 198
- спинальные 179, 194
- спинно-мозговые 180, 194
- статокINETические 190
- сторожевой 198
- условные 22, 253, 256, 370
- — вегетативные 277
- — витальные 277
- — второго порядка 278
- — генерализация 279
- — запаздывающие 279
- — зоосоциальные 277
- — имитационные 277
- — инструментальные 271, 277
- — интероцептивные 278
- — искусственные 277
- — классификация 277
- — классические 271

- — клеточные механизмы 286
- — механизмы формирования 294
- — на время 279
- — на комплексный разномодальный раздражитель 310
- — наличные 279
- — натуральные 278
- — общие признаки 276
- — отставленные 279
- — первого порядка 278
- — раздражательные 277
- — саморазвития 277
- — следовые 279
- — совпадающие 279
- — специализация 279
- — стадия образования 279, 306
- — торможение 280
- — учение Павлова 152
- — экстероцептивные 278
- — цепные 188
- — «Что такое» 258, 280
- — шейные тонические 188
- — экстероцептивные 96
- H-рефлексы** мышцы 97
- Рефлексогенные зоны** 151
- Рефлекторная дуга** 16, 95, 96*, 150, 155
 - — гуморальное звено 150
 - — моносинаптическая 180
 - — полисинаптическая 151, 180
- теория 16
- Рефлекторное кольцо** 97
- Рефрактерность** 55
- Рецептивные поля** 24, 151, 390, 493
- Рецептор(ы)** 95, 150, 373
 - абдоминальные (брюшные) 411, 413*
 - адаптация 382
 - болевые 375
 - быстро адаптирующиеся 383
 - вторичночувствующие 376, 379, 380*, 419, 420
 - гравитации 425, 432
 - десенситизация 88
 - классификация 374
 - лабиринта 430, 431*
 - лифтные 191
 - медленно адаптирующиеся 383
 - модальность 374
 - ноцицептивные 375
 - общего химического чувства 462
 - первичночувствующие 376, 377*, 379, 380*
 - рабдомерные 375
 - спонтанная активность 382
 - тактильные 395, 397*
 - тонические 383, 384*
 - ускорения 425
 - фазно-тонические 383, 384*
 - фазные 383, 384*
 - центральные 173
 - цилиарные 375
- Рецепторного акта** этапы 377, 380
- Рецепция звуковых колебаний у позвоночных** 444
 - слуховая беспозвоночных 438
- Речи** признаки 325
 - центр моторный (центр Брока) 319, 322*
 - — сенсорный (центр Вернике) 319, 322*
- Ригидность** восковидная 230
 - десеребрационная 201, 208
 - Релизинг-гормоны 135
 - Релизинг-факторы 215, 221
 - Ритмы поведения сезонные 273
 - — циркадные 273
 - Родопсины 474, 477, 487
 - Руброспинальный тракт (Монакова) 163, 184, 199, 201, 229
 - Руффини органы 399*, 400
 - Саккады 200, 334
 - Саккулус 445
 - Самораздражения мозгового феномен 357
 - Саморегуляция физиологических функций 143, 147, 153, 156
 - Саркомер 104, 105*, 109
 - Саркоплазматический ретикулум 104, 107, 117
 - Сахара в крови регуляция 145, 146
 - Светочувствительность 473
 - Свободные нервные окончания 398, 399*
 - Сегменты спинного мозга 176
 - Сейсморецепция 429
 - Сенсбилизация 268, 287
 - Сенсиллы волосковые 439
 - — дистантные 464
 - — кампаниформные (колоколовидные) 410, 412*
 - — контактные 464
 - — трихоидные 396, 397*, 409
 - — хордотональные 410, 412*, 439, 440*
 - Сенситизация 287
 - Сенсомоторные зоны коры 234
 - Сенсорная рецепция позвоночных 398
 - — покровов беспозвоночных 394
 - Сенсорные(ая) коррекции 148
 - — пути ассоциативные 385
 - — неспецифические 385
 - — специфические 385
 - — системы(а) 29
 - — боковой линии 417
 - — восходящие пути 387
 - — гравитационная 425
 - — — беспозвоночных 426
 - — — позвоночных 429
 - — зрительная беспозвоночных 479
 - — — позвоночных 483
 - — механизмы фильтрации 388
 - — многоканальность передачи сигналов 385, 386*
 - — нисходящие пути 387
 - — принцип двойственной проекции на кору 387
 - — скелетно-мышечная беспозвоночных 409
 - — — позвоночных 414
 - — слуховая беспозвоночных 438
 - — — позвоночных 444
 - — уровни 388
 - — хеморецепторные беспозвоночных 462
 - — — позвоночных 465
 - Сердечной функции саморегуляция 117
 - Серое вещество 174
 - Серотонин 84, 85*, 274
 - Серотонинорецепторы 87
 - Серотонинэргическая система 300
 - Сетчатка 484—486*, 489*
 - — инвертированная 480

- Синтетической деятельности мозга механизмы, гипотеза 238
- Сигнализация клеточной механизм 59
- Силы — длительности кривая 54, 55*
— закон 281
- Симпатическая сосудосуживающая система 193
- Симпласт 103
- Синапс(ы) 24, 35
— блокаторы 89*
— классификация 70
— модуляторы 89
— нервно-мышечный 73
— развитие в онтогенезе 249
— тормозное действие 78, 79*
— химические 35, 73, 78
— холинэргические 123
— электрические 71, 72, 127
- Синаптическая задержка 74
— пластичность, факторы 84
- Синусный узел 116
- Синцитий 69
- Системогенеза теория (Анохин) 248, 250, 311
- Т-система 104, 108, 109*
Склера 483
- Сколупидии 410
- Следовые процессы 173
- Слова обобщающая функция 322, 323*
- Слух 437
- Слуховые(ая) восходящие пути 454
— нисходящие пути 455, 456*
— органы насекомых 439
— система млекопитающих 448
— — позвоночных, эволюция 445
— центры позвоночных 453
- Сновидения 328
- Сознание 18, 319
- Соматические реакции 367
- Соматосенсорная зона коры вторая 408
— область коры первичная 407
- Соматостатин 135
- Соматотопия 335, 336*, 408
- Сомнамбулизм 328, 329
- Сон 273
— быстрый (парадоксальный) 274, 275*, 326, 327
— глубокий 326
— классификация стадий (схема Лумиса) 326, 327*
— медленный (медленноволновой, ортодоксальный) 274, 326, 327*
— нарушения 329
— регуляция стадий 275
— геории 274
— типы 273
— центры 274, 275*
- Сонары 460
- Сонливость 326, 329
- Сосудодвигательный центр 192, 368
- Спайк 44
- Специфической нервной энергии закон 374
- Спинализация 179
- Спинно-мозжечковые тракты 183, 184
- Спиноталамический тракт 163, 183, 401, 405*, 406
- Спонгиобласты 102
- Спящий мозг (Бремер) 195
- Среднего мозга ядра 199
- Средних нагрузок закон 113
- Старлинга закон 117
- Статины 141, 215, 221
- Стажоконий 426
- Статолит 426
- Статодист 426—428*, 438
- Степени закон 392
- Стереоцилия 419, 431, 450
- Стресс 24, 362
- Стриопаллидарная система 228
- Структуры ответа теория 390
- Ступор 282
- Суммация 92, 99, 167*
— временная 168
— пространственная 168, 169, 492
- Сухожильные органы Гольджи 414, 416
- Таламокортикальная система ассоциативная 307, 314
- Таламопариетальная система ассоциативная 339, 346, 348
- Таламофронтальная система ассоциативная 307, 314, 347, 348
- Таламус 163, 209, 244, 355, 368
— ядра 209—212, 368, 407
- Тектоспинальный тракт 198
- Тела образ динамический 336
— — статический 335
— схема 335, 339*
- Тельца Мейснера 399*, 400
— Пачини 399*, 400, 403*
- Темперамент 320
- Тепловой выход мышцы 114
- Теплообразование мышцы задержанное 115
— — начальное 115
- Теплота активации мышцы 114
— укорочения мышцы 114
- Терморепцепторы 375
- Терморегуляция 143
- Тетанус 111, 118, 128
- Тимпанальные органы 440, 442*
- Тироксин 146
- Ток калиевый 46
— концевой пластинки 74
— натриевый 46
- Тонус коры 213
— гладких мышц миогенный 118
— — — периферическая саморегуляция 118
— позный, регуляция 201
— сосудистый 193, 368
— — центр 18
- Топической организации принцип 389
- Торможение 32, 169
— Введенского 171
— взаимное 366
— внешнее (безусловное) 280
— внутреннее (условное) 282
— внутрикорковое 344
— возвратное 93, 94*, 149, 170
— вторичное 82, 171
— в ЦНС 19
— дифференцировочное 283
— доминанты 304
— запаздывания 284
— запредельное 281

- индукционное 280
- латеральное 93, 94*, 170, 390, 493
- первичное 170
- пресинаптическое 170*, 171
- прямое взаимное 94
- реципрокное 93, 170, 366
- синаптическое 78, 81
- сопряженное 304
- — конкурирующих центров 174
- угасательное 282, 293, 294*
- условное 292, 295
- центральное 194
- Тормоз гаснущий 281
- постоянный 281
- условный 283
- Транспорт аксонный 69
- — быстрый 69
- — — anterogradный 70
- — — retrogradный 70
- — медленный 70
- ионный 39, 127
- Тремор статический 230
- Тропомозин 109
- Тропонин 109
- Трофогены 142
- Улитка 429, 445, 449, 450
- Усвоение ритма 172, 306
- Утечка ионная 38, 39
- Утомление 115
- Фасилитация 269
- Фенна эффект 114
- Феромоны 266, 465
- Флексига пучок 183
- Флуранса укол 191
- Фосфен механический 372
- Фоторецепторы 375, 486, 487*
- — — линия эволюции рабдомерная 474, 475*
- — — цилиарная 474, 475*
- Фоторецепция 474
- механизмы 476
- Фототаксис 473
- Фототропизм 473
- Функциональная система (Анохин) 30, 152, 173, 317, 366
- — поведенческого акта 310
- Хеморецепторы 375
- беспозвоночных 395
- вкусовые 461
- дистантные 461
- контактные 461
- обонятельные 461, 464, 470*
- Хеморецепция 461
- современные представления о механизмах 472
- Хемотаксис 461
- Холестеролин 135
- Холинорецепторы 73, 87
- М-холинорецептор 88
- Н-холинорецептор 88
- Хорея 229
- Хронаксия 54
- Хрусталик 483
- Циклический аденозинмонофосфат 87, 139
- Цилия 419
- Циона гипотеза 436
- Цитоархитектонические поля 233
- Черепно-мозговых нервов ядра 185—187
- Чувствительность механорецепторная 402
- ноцицептивная 401
- температурная 401, 402*
- химическая общая 461
- Шагания спинальный генератор 340
- Шванновские клетки 35
- Шипики 231
- Шелевой контакт 71
- Экворин 83, 108
- Экстероцепторы 374
- Экстрапирамидные двигательные пути 368
- Электрические органы рыб 122, 123*
- Электrokортикограмма 239
- Электрорецепторы 375, 420, 422*
- Электрорецепция, восходящие пути 424
- Электротон 56, 57*, 378
- Электрохимический градиент 40
- Электроэнцефалография 25, 238, 240*
- Элементарная рассудочная деятельность животных 272
- Эмоции 348
- происхождение 352
- роль лимбической системы 225
- теории 355
- Эмоциогенные зоны мозга 358, 359*
- Энграммы образование 296, 300
- Эндокринные(ая) железы 131, 155
- регуляция 133
- система диффузная 136
- — регуляция 137
- Эндорфины 135, 222, 303, 360
- Энкефалины 84, 135, 222, 303
- Энцефализация процесс 160
- Эпидермис 398, 399*
- Этология 252
- Эффекторы 95, 150
- Эфферентный путь 95
- Эхолокация 457, 459, 460*

Оглавление

| | |
|--------------------------------------|---|
| Предисловие | 3 |
| Введение (А. Д. Ноздрачев) | 9 |

Глава 1

Понятия клеточной физиологии (Д. П. Матюшкин)

| | |
|--|-----|
| 1.1. Общая физиология нервной системы | 32 |
| 1.1.1. Основные типы строения нервной системы | 33 |
| 1.1.2. Мембранные потенциалы нервных элементов | 36 |
| 1.1.3. Потенциалы и трансмембранные токи при возбуждении | 43 |
| 1.1.4. Электрическое раздражение и распространение возбуждения | 51 |
| 1.1.5. Межклеточные пространства в нервной системе | 68 |
| 1.1.6. Аксонный транспорт | 69 |
| 1.1.7. Физиология синапсов | 70 |
| 1.1.8. Нервные сети и основные законы их функционирования | 91 |
| 1.1.9. Рефлексы и рефлекторные дуги | 95 |
| 1.1.10. Элементы эволюции нервной системы | 101 |
| 1.2. Общая физиология мышц | 102 |
| 1.2.1. Структура и иннервация поперечно-полосатых мышц позвоночных | 103 |
| 1.2.2. Механизм мышечного возбуждения | 106 |
| 1.2.3. Передача сигнала с плазмалеммы на сократительный аппарат миофибрилл | 107 |
| 1.2.4. Структура саркомера и механизм сокращения мышечного волокна | 109 |
| 1.2.5. Механика мышцы | 111 |
| 1.2.6. Энергетика мышцы | 114 |
| 1.2.7. Особенности мышцы сердца позвоночных | 116 |
| 1.2.8. Общая физиология гладких мышц позвоночных | 118 |
| 1.2.9. Характеристика некоторых мышц беспозвоночных | 119 |
| 1.2.10. Элементы эволюции мышц | 122 |
| 1.2.11. Электрические органы рыб | 122 |
| 1.2.12. Немышечные формы двигательной активности | 124 |
| Заключение | 126 |
| Рекомендуемая литература | 129 |

Глава 2

Регулирование жизненных функций организма

| | |
|--|-----|
| 2.1. Совершенствование регуляторных механизмов в процессе эволюции (Ю. П. Пушкарев) | 130 |
| 2.1.1. Нервная регуляция как высший этап развития приспособления организма к меняющимся условиям среды | 131 |
| 2.2. Характеристика гуморальных механизмов регуляции (И. А. Бараникова) | 133 |
| 2.2.1. Основные особенности эволюции гормональных регуляторных механизмов | 134 |
| 2.2.2. Регуляция функций эндокринной системы | 137 |
| 2.2.3. Функциональное значение гормонов | 138 |
| 2.2.4. Механизм действия гормонов | 139 |
| 2.2.5. Классификация гормонов | 141 |
| 2.3. Единство нервных и гуморальных механизмов регуляции (Ю. П. Пушкарев) | 141 |
| 2.3.1. Саморегуляция функций организма | 143 |
| 2.3.2. Принцип обратной связи как один из ведущих механизмов в регуляции функций организма | 147 |
| 2.3.3. Рефлекторный принцип регуляции функций | 150 |
| Заключение | 154 |
| Рекомендуемая литература | 156 |

Глава 3

Физиология нервной системы

| | |
|---|-----|
| 3.1. Этапы развития центральной нервной системы (В. П. Ланкицкий) | 157 |
| 3.1.1. Нервная система беспозвоночных животных | 157 |
| 3.1.2. Нервная система позвоночных животных | 159 |

| | | |
|---------|---|-----|
| 3.2. | Общие принципы координационной деятельности центральной нервной системы | 166 |
| 3.2.1. | Интегративная и координационная деятельность нервной клетки | 167 |
| 3.2.2. | Принцип общего конечного пути | 168 |
| 3.2.3. | Временная и пространственная суммация. Окклюзия | 168 |
| 3.2.4. | Торможение | 169 |
| 3.2.5. | Принцип доминанты | 172 |
| 3.3. | Спинной мозг (А. Д. Ноздрачев) | 174 |
| 3.3.1. | Нейронные структуры и их свойства | 176 |
| 3.3.2. | Рефлекторная функция спинного мозга | 179 |
| 3.3.3. | Проводниковые функции спинного мозга | 181 |
| 3.4. | Задний мозг (В. П. Лапицкий) | 185 |
| 3.4.1. | Строение заднего мозга | 185 |
| 3.4.2. | Рефлексы заднего мозга | 188 |
| 3.4.3. | Функции ретикулярной формации заднего мозга | 191 |
| 3.5. | Средний мозг | 196 |
| 3.5.1. | Морфофункциональная организация среднего мозга | 196 |
| 3.5.2. | Участие среднего мозга в регуляции движений и пологого тонуса | 200 |
| 3.6. | Мозжечок | 202 |
| 3.6.1. | Структурная организация и связи мозжечка | 202 |
| 3.6.2. | Функции мозжечка | 206 |
| 3.7. | Промежуточный мозг | 209 |
| 3.7.1. | Структура промежуточного мозга | 209 |
| 3.7.2. | Морфофункциональная организация таламуса | 209 |
| 3.7.3. | Гипоталамус | 214 |
| 3.7.4. | Роль гипоталамуса в регуляции вегетативных функций | 216 |
| 3.7.5. | Терморегуляционная функция гипоталамуса | 217 |
| 3.7.6. | Участие гипоталамуса в регуляции поведенческих реакций | 218 |
| 3.7.7. | Гипоталамо-гипофизарная система | 220 |
| 3.8. | Лимбическая система | 222 |
| 3.8.1. | Анатомические структуры лимбической системы | 222 |
| 3.8.2. | Функции лимбической системы | 224 |
| 3.8.3. | Роль лимбической системы в формировании эмоций | 225 |
| 3.9. | Базальные ганглии и их функции | 228 |
| 3.10. | Кора больших полушарий | 231 |
| 3.10.1. | Морфофункциональная организация коры больших полушарий | 231 |
| 3.10.2. | Проекционные зоны коры | 233 |
| 3.10.3. | Колончатая организация зон коры | 236 |
| 3.11. | Электрические явления в коре головного мозга. | 238 |
| 3.11.1. | Электроэнцефалография | 238 |
| 3.11.2. | Метод вызванных потенциалов | 241 |
| 3.12. | Закономерности эволюции коры больших полушарий (А. С. Батуев) | 241 |
| 3.12.1. | Происхождение новой коры | 243 |
| 3.12.2. | Организация новой коры у низших млекопитающих | 244 |
| 3.12.3. | Организация новой коры у высших млекопитающих | 246 |
| 3.12.4. | Онтогенез коры головного мозга | 247 |
| 3.12.5. | Развитие корковых межнейронных связей | 249 |
| 3.13. | Наследственно закрепленные формы поведения (В. Г. Кассиль) | 250 |
| 3.13.1. | Безусловные рефлексы. Инстинкты | 253 |
| 3.13.2. | Достижения этологов в исследовании врожденных форм поведения | 265 |
| 3.14. | Приобретенные формы поведения (А. С. Батуев) | 268 |
| 3.14.1. | Классификация форм обучения | 268 |
| 3.14.2. | Сон как форма приобретенного поведения | 273 |
| 3.14.3. | Закономерности условно-рефлекторной деятельности | 276 |
| 3.14.4. | Торможение условных рефлексов | 280 |
| 3.15. | Основные механизмы работы мозга | 284 |
| 3.15.1. | Механизмы формирования условных рефлексов. Теория конвергенции | 284 |
| 3.15.2. | Механизмы условного торможения | 292 |
| 3.16. | Механизмы памяти | 296 |
| 3.16.1. | Кратковременная память | 297 |
| 3.16.2. | Долговременная память | 299 |
| 3.17. | Интегративная деятельность мозга и поведение | 303 |
| 3.17.1. | Доминанта и условный рефлекс | 303 |
| 3.17.2. | Высшие интегративные системы мозга | 307 |
| 3.17.3. | Эволюция ассоциативных систем | 308 |
| 3.17.4. | Эволюция интегративной деятельности мозга | 309 |
| 3.17.5. | Онтогенез ассоциативных систем мозга | 311 |
| 3.18. | Функциональная структура поведенческого акта | 312 |

| | | |
|---------|---|-------|
| 3.18.1. | Основные поведенческие детерминанты | |
| 3.18.2. | Ассоциативные системы мозга и структура поведения | |
| 3.19. | Особенности высшей нервной (психической) деятельности человека | |
| 3.19.1. | Физиологические основы психики | |
| 3.19.2. | Сознание и неосознаваемое | |
| 3.20. | Функциональная межполушарная асимметрия | |
| 3.21. | Формирование высшей нервной деятельности ребенка | |
| 3.22. | Мышление и речь | |
| 3.23. | Сон, сновидения, гипноз | |
| 3.24. | Трудовая деятельность человека-оператора | |
| 3.25. | Центральная регуляция движений | |
| 3.25.1. | Управление ориентационными движениями и позой | |
| 3.25.2. | Управление локомоцией | |
| 3.25.3. | Организация манипуляторных движений | |
| 3.25.4. | Корковая сенсомоторная интеграция | |
| 3.25.5. | Программирование движений | |
| 3.25.6. | Функциональная структура произвольного движения | |
| 3.26. | Эмоции как компонент целостных поведенческих реакций (В. Г. Кассилья) | |
| 3.26.1. | Биологическая роль эмоций | |
| 3.26.2. | Эмоции и психическая деятельность | |
| 3.26.3. | Вегетативные реакции, сопутствующие эмоциональному состоянию | |
| 3.26.4. | Участие различных структур мозга в формировании эмоциональных состояний | |
| 3.26.5. | Эмоциогенные системы мозга | |
| 3.26.6. | Влияние эмоциональных состояний на обучение и память | |
| 3.26.7. | Неврозы | |
| | Заключение | |
| | Рекомендуемая литература | |

Глава 4

Физиология сенсорных систем (А. И. Константинов)

| | | |
|--------|--|-------|
| 4.1. | Механизмы сенсорного преобразования и проведения сигналов | |
| 4.1.1. | Рецепторы и их классификация | |
| 4.1.2. | Преобразование сигналов в рецепторах | |
| 4.1.3. | Адаптация рецепторов | |
| 4.1.4. | Сенсорные пути | |
| 4.1.5. | Сенсорное кодирование | |
| 4.2. | Соматическая сенсорная система | |
| 4.2.1. | Соматическая сенсорная система беспозвоночных | |
| 4.2.2. | Соматическая сенсорная система позвоночных | |
| 4.3. | Скелетно-мышечная, или проприоцептивная, сенсорная система | |
| 4.3.1. | Скелетно-мышечная сенсорная система беспозвоночных | |
| 4.3.2. | Скелетно-мышечная сенсорная система позвоночных | |
| 4.4. | Сенсорная система боковой линии | |
| 4.4.1. | Механорецепторные органы | |
| 4.4.2. | Электрорецепторы | |
| 4.4.3. | Восходящие пути | |
| 4.5. | Гравитационная сенсорная система | |
| 4.5.1. | Гравитационная сенсорная система беспозвоночных | |
| 4.5.2. | Гравитационная сенсорная система позвоночных | |
| 4.5.3. | Чувствительность вестибулярной системы и ориентация в пространстве | |
| 4.6. | Слуховая сенсорная система | |
| 4.6.1. | Физические характеристики звуковых сигналов | |
| 4.6.2. | Слуховая сенсорная система беспозвоночных | |
| 4.6.3. | Слуховая сенсорная система позвоночных | |
| 4.6.4. | Эхолокация | |
| 4.7. | Хеморецепторные сенсорные системы | |
| 4.7.1. | Хеморецепторные сенсорные системы беспозвоночных | |
| 4.7.2. | Хеморецепторные сенсорные системы позвоночных | |
| 4.8. | Зрительная сенсорная система | |
| 4.8.1. | Организация фоторецепторов | |
| 4.8.2. | Механизмы фоторецепции | |
| 4.8.3. | Зрительная сенсорная система беспозвоночных | |
| 4.8.4. | Зрительная сенсорная система позвоночных | |
| | Заключение | |
| | Рекомендуемая литература | |
| | Предметный указатель | |