ЛЕКЦИЯ 10. ФИЗИОЛОГИЯ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА. ФИЗИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.

10.1. МОЗГОВЫЕ СИСТЕМЫ ПРОИЗВОЛЬНЫХ И НЕПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ (ПИРАМИДНАЯ И ЭКСТРАПИРАМИДНАЯ СИСТЕМЫ): ГЛАВНЫЕ СТРУКТУРЫ, ФУНК-ЦИИ.

По А. Р. Лурия, реальным анатомическим и функциональным образованием, включенным в реализацию двигательного акта, помимо собственно моторных зон, является почти вся кора больших полушарий. К эфферентным механизмам исполнения движений традиционно относят две взаимосвязанные, но относительно автономные системы — экстрапирамидную и пирамидную, корковые отделы которых составляют единую сенсомоторную зону коры.

Экстрапирамидная система является филогенетически более ранней и обеспечивает сравнительно простые автоматизированные движения. Она управляет в основном непроизвольным компонентом движений, к которому относятся поддержание позы, регуляция физиологического тремора, физиологические синергии, общая согласованность двигательных актов, их интеграция и пластичность. Объем подобных движений по сравнению с произвольными составляет порядка 90%.

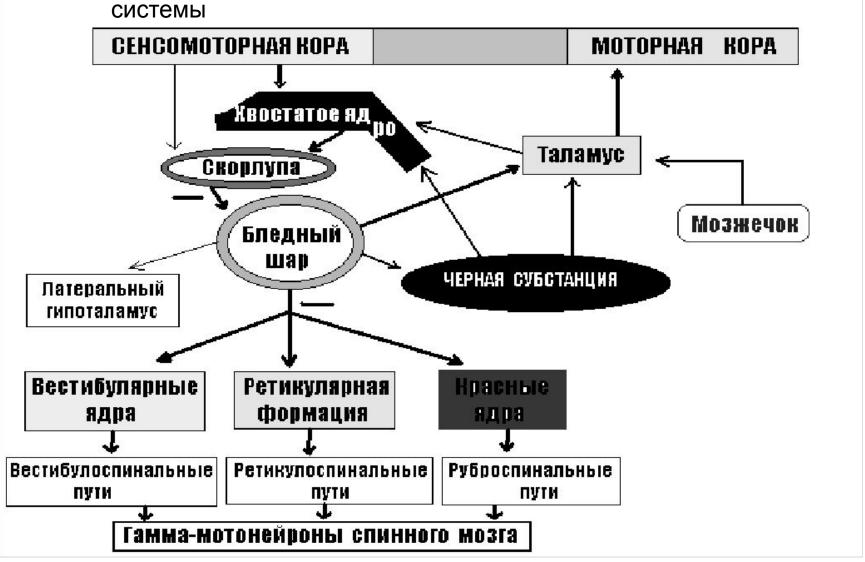
Структурный состав экстрапирамидной системы среди исследователей окончательно не согласован. Традиционно в ней различают корковый и под-корковый отделы. К первому относят 6-е, 8-е поля премоторной коры и 1-е и 2-е поля сенсомоторной области. Подкорковый отдел сложен и включает в себя стриопаллидарную систему, некоторые ядра таламуса, красное ядро и черную субстанция ножек мозга, мозжечок и ретикулярную формацию продолговатого мозга. Выход экстрапирамидной системы в спинной мозг осуществляется через красное ядро (в нем происходит подключение регулирующих влияний от мозжечка, промежуточного мозга и подкорковых ядер). Заканчивается эта проводящая система на передних рогах спинного мозга.

Помимо миостатической функции, стриопаллидарная система обеспечивает готовность мышц к выполнению произвольных движений. В нормальных условиях функционирования головного мозга работа стриопаллидарной си-стемы внешне незаметна, так как она является органической составляющей любого двигательного акта. Именно стриопаллидарная система делает двигательный акт плавным, гибким, точно соразмерным во времени, пространстве, обеспечивает оптимальную позу тела и наиболее выгодное положение от-дельных мышечных групп для выполнения движения.

Моделью работы рано созревающего и еще не контролируемого корой паллидарного комплекса являются беспорядочные, нецеленаправленные движения бодрствующего ребенка первых месяцев жизни. С развитием коры все активные движения в основном начинают регулироваться ею — возрастают их координированность, точность, логическая упорядоченность, появляется согласованность кинетических фрагментов с конечным результатом. Поражения подкорковой части экстрапирамидной системы приводят к патологии двух родов — к динамическим нарушениям (собственно движений) и статическим нарушениям (позы).

В клинике различают заболевания, обусловленные поражением преимущественно филогенетически старой или новой части экстрапирамидной системы. Новая часть экстрапирамидной системы (неостриатум) оказывает в основном тормозящее влияние на старую (паллидарную), поэтому при выпадении или снижении функции неостриатума старая часть экстрапирамидной системы как бы растормаживается и у больного на фоне сниженного тонуса мускулатуры (атонии) и общей неподвижности (адинамии) появляются насильственные движения в руке, ноге или головой (гиперкинезы). Возможно появление насильственного смеха или плача. Эти, иногда сложные, гиперкинезы никогда не складываются в целенаправленные координированные действия, хотя внешне могут напоминать умышленное гримасничанье, кривляние и нарочитые ужимки. К числу гиперкинетических расстройств относят и тики — стереотипно повторяющиеся клонические судороги одной мышцы или группы мышц, обычно мышц шеи и лица. Больной подергивает шеей, как бы поправляя воротник, запрокидывает голову, как бы поправляя волосы, поднимает вверх плечо, совершает мигательные движения, морщит лоб, поднимает и опускает брови и т. п.

Рис. 12. Структура эстрапирамидной



При поражении старого отдела экстрапирамидной системы возникает противоположная картина. У больных появляется скованность (ригидность), бедность и замедленность движений (брадикинезия) и речи (брадипалия) при одновременном повышении тонуса мускулатуры — синдрома паркинсонизма, сопровождающегося жестикуляторной и мимической ограниченностью в виде маскообразного лица. На этом фоне наблюдается тремор пальцев рук, нередко захватывающий нижнюю челюсть и язык. Несмотря на удовлетвори-тельную силу мышц, больные испытывают затруднение при переходе из покоя в движение и наоборот. При поражениях экстрапирамидной системы также возникают нарушения мышечного тонуса, составляющего основу позы, — происходит застывание в определенной позе (поза манекена). Больному трудно сделать первое движение, затем он может «разойтись» и двигаться быстрее, но мелкими шажками. При желании остановиться не всегда способен это реализовать и некоторое время движется вперед или в стороны.

Патология бледного шара и черной субстанции ножек мозга приводит к нарушению пластического тонуса мышц (при исполнении движений возникает феномен «зубчатого колеса» — при медленном разгибании предплечья или голени в сгибателях ощущается не равномерное сопротивление, а прерывистое), а патология мозжечка как одной из структур экстрапирамидной системы — к расстройствам координации двигательных актов (атаксии).

Пирамидная система (кортико-спинальный путь) начинается от моторных (крупных пирамидных) клеток Беца, находящихся в основном в 5-м слое моторной коры 4-го поля передней центральной извилины. Это первичное поле, различные участки которого связаны с иннервацией соответствующих групп мышц. Кроме того, моторные клетки Беца обнаруживаются в 6-х и в 8-х полях прецентральной зоны коры и даже в некоторых постцентральных отделах, что расширяет традиционные представления о корковом начале пирамидного пути. Помимо обычных (стимулирующих) в пирамидной системе обнаружены и корковые зоны, раздражение которых приводит к прекращению уже начавшихся движений.

Аксоны клеток Беца, покинув кору, через внутреннюю капсулу спускают-ся в ножки мозга, пронизывают варолиев мост, продолговатый мозг, где на его передней поверхности образуют два выпуклых валика (пирамиды), в нижней части которых производят неполный перекрест. Перекрещенная в пирамидах часть волокон (первая группа) попадает в боковые столбы спинного мозга и, переключаясь на вставочные нейроны или непосредственно на мотонейроны передних рогов спинного мозга, в дальнейшем обслуживает практически весь двигательный аппарат.

Неперекрещенная часть волокон (вторая группа) спускается преимущественно до шейных и грудных сегментов спинного мозга, лишь на их уровне переходя на другую сторону. Этот поток аксонов функционально связан с управлением мышцами шеи, туловища и промежности.

Таким образом, моторные зоны коры левого полушария в подавляющем большинстве случаев являются аппаратом двигательной иннервации правой половины тела и наоборот, а правого полушария — левой. У человека количество перекрещивающихся волокон, по современным данным, варьирует в довольно широких пределах, и многие волокна могут идти от корковых клеток к спинному мозгу без перекреста. Кроме того, в составе пирамидного пути имеются волокна с двойным перекрестом — на уровне мозолистого тела и в продолговатом мозгу. Эти морфологические особенности создают возможность корковой иннервации двигательного аппарата на той же стороне тела и играют позитивную роль в компенсаторных процессах при локальных поражениях мозга.

Третья группа волокон пирамидной системы, после частичного перекреста на уровне среднего мозга, варолиева моста и продолговатого мозга, заканчивается на двигательных ядрах черепно-мозговых нервов, связанных с иннервацией скелетных мышц головы и шеи, в том числе мышц артикуляторного аппарата. Ядра этих нервов получают волокна от двигательных зон коры обоих полушарий, за исключением нервов (двух из двенадцати), иннервирующих мимические мышцы лица, расположенные ниже глазной щели, и мышцы языка. К этим ядрам подходят волокна только от противоположного полушария (нижнего отдела передней центральной извилины). Наличие двухсторонней корковой иннервации обеспечивает сохранность функций большинства мышц лица (глазодвигательных, жевательных мышц глотки, гортани и др.) при односторонних патологических процессах.

Пирамидная система участвует в организации преимущественно точных, дискретных, дозированных, пространственно-ориентированных движений, в подавлении мышечного тонуса и полностью подчинена произвольному контролю. Выпадение функций пирамидного пути проявляется в невозможности произвольных движений. Независимо от того, на каком уровне повреждается связь между передней центральной извилиной и «обслуживаемой» мышцей, последняя перестает сокращаться и наступает ее парез (ослабление) или паралич (полная утрата способности к произвольному движению) на стороне те-ла, противоположной очагу поражения. Характер паралича оказывается различным в зависимости от локализации повреждения. Повышение мышечного тонуса — основной признак центрального паралича, получившего название спастического. Периферические поражения вызывают вялый атонический паралич. Полное одностороннее выпадение движений руки и ноги (гемиплегия) появляется при обширных очагах, затрагивающих переднюю центральную извилину. Однако через некоторое время утраченные движения могут до определенной степени восстановиться за счет деятельности других нисходящих систем, связывающих кору головного мозга со спинным мозгом и способных дублировать функции пирамидной системы. Частично потерянными остаются лишь тонкие движения пальцев.

Пирамидная система не может работать изолированно и нуждается в тоническом пластическом фоне, обеспечиваемом экстрапирамидной системой.

ФУНКЦИИ.

Лимбическая система. Передний мозг, интегративная деятельность которого обеспечивает целенаправленное поведение, можно разделить на неокортекс, (который управляет пространственновременными соотношениями организма со средой, мышлением и стереогнозисом) и лимбическую систему, которая обеспечивает эмоциональный настрой и побуждение к действию (мотивации и эмоции), а также такие процессы, как научение и память. Лимбическая система придает информации, поступающей из среды, то особое значение, которое она имеет для каждого человека.

Лимбическая система состоит из филогенетически старых отделов переднего мозга и из производных подкорковых структур. Сюда входят зоны мозга, отделяющие неокортекс от гипоталамуса (поясная и гиппокампова извили-на, обонятельный мозг (rhynencephalon), миндалина, септальные ядра и пе-реднее таламическое ядро. Многие исследователи причисляют к лимбической системе преоптическое ядро, гипоталамус и мамиллярные тела. Афферентные и эфферентные связи этих структур разнообразны как в восходящем, так и в нисходящем направлении.

К корковым областям лимбической системы относятся: гиппокамп, парагиппокамповая извилина, поясная извилина и некоторые другие. Подкорковые структуры включают: миндалины, септальные ядра, переднее таламическое ядро. Следует отметить, что многие исследователи относят к лимбической системе гипоталамус, преоптическую область и мамиллярные тела. В любом случае афферентные и эфферентные связи структур лимбической системы с другими отделами мозга чрезвычайно разнообразны.

Особенностью лимбической системы является то, что между ее структу-рами имеются простые двусторонние связи и сложные пути, образующие множество замкнутых кругов. Такая организация создает условия для длительного циркулирования одного и того же возбуждения в системе и тем самым для сохранения в ней единого состояния и навязывание этого состояния другим системам мозга.

В настоящее время хорошо известны связи между структурами мозга, организующие круги, имеющие свою функциональную спе-цифику. К ним отно-сится круг Пейпеса (гиппокамп - сосцевидные тела - передние ядра таламуса - кора поясной извилины - парагиппокампова извилина -гиппокамп). Этот круг имеет отно-шение к памяти и процессам обучения.

Другой круг, круг Наута (миндалевидное тело - гипоталамус - мезенце-фальные структуры - миндалевидное тело) регулирует агрессивно-оборонительные, пищевые и сексуальные формы поведения.

Функциональное значение лимбической системы связано с автономным обеспечением всех поведенческих и эмоциональных реакций организма, в ор-ганизации эмоциональномотивационного поведения, таких как пищевой, по-ловой, оборонительный инстинкты. Эта система участвует в организации цик-ла бодрствование—сон. В опытах на животных установлено, что электриче-ское раздражение лимбической системы сопровождается изменениями эмоци-онального характера и автономных функций: ритма дыхания и частоты сер-дечных сокращений. Именно поэтому лимбическую систему иногда называют висцеральным мозгом, т.е. высшим центром управления внутренними процес-сами организма человека

Лимбическая система имеет непосредственное отношение к эмоциям, как чувствам и настроениям, проявляющимся в поведении и реакциях со стороны автономной и эндокринной систем. Она обусловливает эмоциональный настрой человека, побуждения к действию (мотивации), процессы научения и памяти. Лимбическая система придает информации от внутренней и внешней среды то особое значение, которое она имеет для каждой личности и тем самым определяет ее целенаправленную деятельность.

Считается, что образная (иконическая) память формируется кортиколимбико-таламо-кортикальным кругом. Круги разного функционального назначения связывают лимбическую систему со многими структурами центральной нервной системы, что позволяет последней реализовать функции, специфика которых определяется включенной дополнительной структурой. Например, включение хвостатого ядра в один из кругов лимбической системы определяет ее участие в организации тормозных процессов высшей нервной деятельности.

Лимбическая система контролирует эмоциональное поведение, управляя тем самым всей совокупностью внутренних факторов, мотивирующих деятельность животных и человека (видоспецифическое поведение). При двусторонней амигдалэктомии (удалении миндалин мозга) обезьяны утрачивают способность к социальному внутригрупповому поведению. Такие животные не могут дать социальную оценку зрительной, слуховой и обонятельной информации, необходимой для группового поведения. такие обезьяны избегают остальных членов группы и производят впечатление встревоженных и неуверенных в себе животных, обладающих "психической слепотой" (неспособность отличить съедобные от несъедобных продуктов, нарушение пищевых реакций, гиперсексуальность).

Повреждение гиппокампа у человека нарушает память на события, близкие к моменту повреждения (ретроантероградная амнезия). Нарушаются запоминание, обработка новой информации, различие пространственных сигналов. Повреждение гиппокампа ведет к снижению эмоциональности, инициативности, замедлению скорости основных нервных процессов, повышаются пороги вызова эмоциональных реакций.



Рис. 13. Изменение иерархических отношений в стае обезьян после удаления миндалины у вожака (Дейва).

Повреждение миндалины у животных снижает адекватную подготовку автономной нервной системы к организации и реализации поведенческих ре-акций, приводит к исчезновению страха, успокоению, неспособности к ярости и агрессии. Животные становятся доверчивыми.

Например, обезьяны с поврежденной миндалиной спокойно подходят к гадюке, вызывавшей ранее у них ужас, бегство. Видимо, в случае повреждения миндалины исчезают некоторые врожденные безусловные рефлексы, реализующие память об опасности. Приведенный выше рисунок иллюстрирует изменения иерархического поведения у обезьяны при удалении миндалин.

10.3. ФУНКЦИИ НОВОЙ КОРЫ, ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СОМАТОСЕНСОРНЫХ И МОТОРНЫХ ЗОН КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ.

Кора больших полушарий головного мозга является наиболее молодым в филогенетическом отношении отделом мозга. Она представляет собой слой серого вещества, толщина которого колеблется от 1,5 до 3 мм. За счет большого количества складок площадь коры головного мозга составляет 1450-1700 кв.см. Кора больших полушарий является высшим интегративным центром регуляции процессов, протекающих в организме. Это доказывается характерны-ми нарушениями, которые наблюдаются после декортикации. Такие животные уподобляются животным, находящимся на более низких стадиях эволюции. Причем чем более развито и совершенно животное, тем на большее количество ступеней эволюционного развития оно опускается. Максимальная деградация наблюдается у человека, лишенного коры (врожденно или в результате травмы), что, как правило, несовместимо с жизнью.

Толщина новой коры колеблется от 1,5 до 4,5 мм и максимальна в передней центральной извилине. Число нейронов коры превышает 10 млрд.

Первыми получили многие сведения о локализации функций в коре мозга морфологи и клиницисты. Морфологи показали, что цитоархитектоника коры изменяется не только по вертикали, но и по горизонтали. Это значит, что в разных участках коры она имеет специфическое строение. Морфологические особенности строения различных отделов коры мозга позволили разделить ее на несколько зон (карта Бродмана - 50 полей). Клиницисты доказали, что у человека многие участки коры больших полушарий имеют строго локализованные функции. Так, в области третьей левой лобной извилины расположен участок, относящийся в функции речи, в височной доле - центр слуха, в затылочной - зрения. Однако, в силу большой пластичности мозга и за счет перекрытия границ специфических зон в случае повреждения даже больших участков мозга функции этих отделов постепенно могут восстанавливаться.

В настоящее время принято разделять кору на сенсорную, двигательную и ассоциативную.

Сенсорные области. Корковые концы анализаторов имеют свою топографию и на них проецируются определенные афференты проводящих систем. Корковые концы анализаторов разных сенсорных систем перекрываются. Помимо этого, в каждой сенсорной системе коры имеются полисенсорные нейроны, которые реагируют не только на «свой» адекватный стимул, но и на сигналы других сенсорных систем.

Таламокортикальные пути проецируются на заднюю центральную извилину. Здесь имеется строгое соматотопическое деление. На верхние отделы этой извилины проецируются рецептивные поля кожи нижних конечностей, на средние — туловища, на нижние отделы — руки, головы. На заднюю цен-тральную извилину в основном проецируются болевая и температурная чувствительность. В коре теменной доли (поля 5 и 7), где также оканчиваются проводящие пути чувствительности, осуществляется более сложный анализ: локализация раздражения, стереогноз.

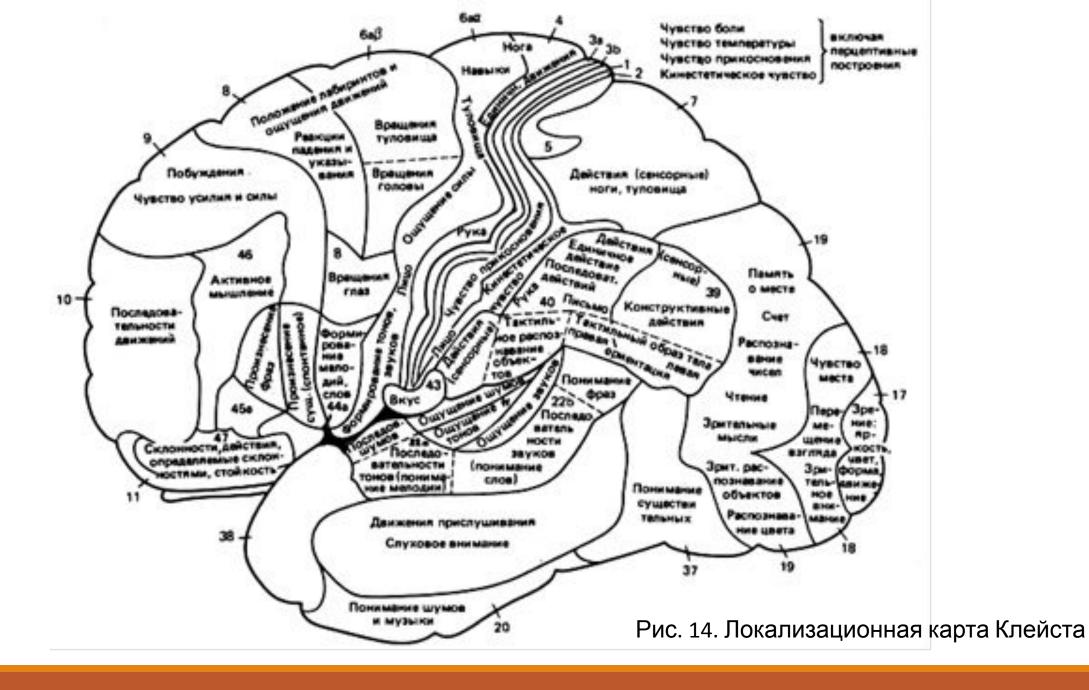
Зрительная система представлена в затылочной доле мозга: поля 17, 18, 19. Центральный зрительный путь заканчивается в поле 17; он информи-рует о наличии и интенсивности зрительного сигнала. В полях 18 и 19 анализируются цвет, форма, размеры, качества предметов. Поражение поля 19 коры большого мозга приводит к тому, что больной видит, но не узнает предмет (зрительная агнозия, при этом утрачивается также цветовая память).

Слуховая система проецируется в поперечных височных извилинах (извилины Гешля), в глубине задних отделов латеральной (сильвиевой) борозды (поля 41, 42, 52). Именно здесь заканчиваются аксоны задних бугров четверохолмий и латеральных коленчатых тел.

Обонятельная система проецируется в области переднего конца гиппокампальной извилины (поле 34). Кора этой области имеет не шести-, а трехслойное строение. При раздражении этой области отмечаются обонятельные галлюцинации, повреждение ее ведет к аносмии (потеря обоняния).

Вкусовая система проецируется в гиппокампальной извилине по соседству с обонятельной областью коры (поле 43). Первичная соматосенсорная кора обеспечивает восприятие только простых ощущений, а анализ всей полноты сенсорного восприятия осуществляется многими отделами мозга в тесном взаимодействии с соматосенсорными зонами (при раздражении таких зон слышим звук, но не слово или музыкальную фразу). При разрушении первичных сенсорных зон возникает полная неспособность анализировать поступающую информацию (слепота, глухота и пр.).

По всей границе с первичными сенсорными зонами (на расстоянии 1-5 см) располагаются зоны, называемые вторичными сенсорными зонами. Их разрушение вызывает заметное снижение способности мозга анализировать различные характеристики образов (потеря способности понимать значение слов, интерпретировать зрительные образы и т.п.). Особенно большое значение в этом плане имеет височная доля и угловая извилина. После обширного повреждения этих областей человек слышит и может различать слова, но не способен связать эти слова в законченную мысль, не может понимать их смысла. Электрическое раздражение этих областей у человека, находящегося в сознании, вызывает возникновение сложных мыслей, включая те, которые содержатся в его памяти. Отсюда следует, что у человека сложные образы, фиксированные в памяти, сохраняются в височной доле и угловой извилине.



Моторные области. Впервые Фритч и Гитциг (1870) показали, что раздражение передней центральной извилины мозга (поле 4) вызывает двигательную реакцию. В то же время признано, что двигательная область является анализаторной. В передней центральной извилине зоны, раздражение которых вызывает движение, представлены по соматотопическому типу, но вверх ногами: в верхних отделах извилины — нижние конечности, в нижних — верхние. Спереди от передней центральной извилины лежат премоторные поля 6 и 8. Они организуют не изолированные, а комплексные, координированные, стереотипные движения. Эти поля также обеспечивают регуляцию тонуса гладкой мускулатуры, пластический тонус мышц через подкорковые структуры. В реализации моторных функций принимают участие также вторая лобная извилина, затылочная, верхнетеменная области. Двигательная область коры, как никакая другая, имеет большое количество связей с другими анализаторами, чем, видимо, и обусловлено наличие в ней значительного числа полисенсорных нейронов.

Ассоциативные области. Все сенсорные проекционные зоны и моторная область коры занимают менее 20% поверхности коры большого мозга. Остальная кора составляет ассоциативную область. Каждая ассоциативная область коры связана мощными связями с несколькими проекционными областями. Считают, что в ассоциативных областях происходит ассоциация разно-сенсорной информации. В результате формируются сложные элементы сознания. Ассоциативные области мозга у человека наиболее выражены в лобной, теменной и височной долях. Каждая проекционная область коры окружена ас-социативными областями. Нейроны этих областей чаще полисенсорны, обла-дают большими способностями к обучению. Так, в ассоциативном зрительном поле 18 число нейронов, «обучающихся» условнорефлекторной реакции на сигнал, составляет более 60% от числа фоновоактивных нейронов. Для срав-нения: таких нейронов в проекционном поле 17 всего 10—12%. Повреждение поля 18 приводит к зрительной агнозии. Больной видит, обходит предметы, но не может их назвать.

В теменной ассоциативной области коры формируются субъективные представления об окружающем пространстве, о нашем теле. Это становится возможным благодаря сопоставлению соматосенсорной, проприоцептивной и зрительной информации.

Лобные ассоциативные поля имеют связи с лимбическим отделом мозга и участвуют в организации программ действия при реализации сложных двигательных поведенческих актов.

Первой и наиболее характерной чертой ассоциативных областей коры является мультисенсорность их нейронов, причем сюда поступает не первичная, а достаточно обработанная информация с выделением биологической значимости сигнала. Это позволяет формировать программу целенаправленного поведенческого акта.

Вторая особенность ассоциативной области коры заключается в способ-ности к пластическим перестройкам в зависимости от значимости поступаю-щей сенсорной информации.

Важной особенностью коры большого мозга является ее способность длительно сохранять следы возбуждения. Следовые процессы в спинном моз-ге после его раздражения сохраняются в течение секунды; в подкорково-стволовых отделах (в форме сложных двигательно-координаторных актов, доминантных установок, эмоциональных состояний) длятся часами; в коре мозга следовые процессы могут сохраняться по принципу обратной связи в течение всей жизни. Это свойство придает коре исключительное значение в механизмах ассоциативной переработки и хранения информации, накопления базы знаний. Сохранение следов возбуждения в коре проявляется в колеба-ниях уровня ее возбудимости; эти циклы длятся в двигательной области коры 3—5 мин, в зрительной — 5—8 мин.

Основные процессы, происходящие в коре, реализуются двумя состоя-ниями: возбуждением и торможением. Эти состояния всегда реципрокны. Они возникают, например, в пределах двигательного анализатора, что всегда наблюдается при движениях; они могут возникать и между разными анализа-торами. Тормозное влияние одного анализатора на другие обеспечивает сосредоточенность внимания на одном процессе. Реципрокные отношения ак-тивности очень часто наблюдаются в активности соседних нейронов.

Отношение между возбуждением и торможением в коре прояв-ляется в форме так называемого латерального торможения. При латеральном тормо-жении вокруг зоны возбуждения формируется зона заторможенных нейронов (одновременная индукция) и она по протяженности, как правило, в два раза больше зоны возбуждения. Латеральное торможение обеспечивает контрастность восприятия, что в свою очередь позволяет идентифицировать воспри-нимаемый объект. Помимо латерального пространственного торможения, в нейронах коры после возбуждения всегда возникает торможение активности и наоборот, после торможения — возбуждение — так называемая последова-тельная индукция. В тех случаях когда торможение не в состоянии сдерживать возбуждение — так называемая последова-тельная индукция. В тех случаях когда торможение не в состоянии сдерживать возбуждение — так называемая последова-тельная индукция. В тех случаях когда торможение не в состоянии сдерживать возбуждения по коре. Иррадиация может происходить от нейрона к нейрону, по си-стемам ассоциативных волокон I слоя, при этом она имеет очень малую скорость — 0,5—2,0 м/с. В другом случае иррадиация возбуждения возможна за счет аксонных связей пира-мидных клеток III слоя коры между соседними структурами, в том числе между разными анализаторами. Иррадиация воз-буждения обеспечивает взаимоотношение состояний систем коры при органи-зации условнорефлекторного и других форм поведения. Наряду с иррадиаци-ей возбуждения, которое происходит за счет импульсной передачи активности, существует иррадиация состояния торможения по коре. Механизм иррадиации торможения заключа-ется в переводе нейронов в тормозное состояние под влиянием импульсов, приходящих из возбужденных участков коры, например, из симметричных областей полушарий.

10.4. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА: ОСОБЕННОСТИ СИМПАТИЧЕСКОГО И ПАРАСИМПАТИЧЕСКОГО ОТДЕЛОВ, ИХ ВЛИЯНИЯ.

В обычных условиях внутренние органы в своей деятельности автономны, т.е. не подчиняются воле человека. По собственному желанию люди не могут изменить, например, работу печени, почек или желудка. Помимо того, что внутренние органы работают независимо от сознания, их деятельность протекает непрерывно, даже во время сна. В противоположность этому, дея-тельность поперечно-полосатой мускулатуры контролируется сознанием, т. е. является произвольной.

Основываясь на этих различиях, французский анатом Биша еще в 17 веке подразделил нервную систему на два отдела. Ту ее часть, которая ин-нервирует внутренние органы, он предложил называть "вегетативной", а ту, которая иннервирует поперечно-полосатую мускулатуру - "анимальной". В конце 19 века Ленгли выделил в вегетативной нервной системе, которую он называл "автономной" две основные части - симпатический отдел и парасимпатический отдел. Вегетативная нервная система (ВНС) имеет свои, отличные от анимальной (соматической) нервной системы центры, афферентные и эфферентные проводники, хотя многие афферентные части являются общими.

Характерным структурным отличием ВНС от соматической является наличие двух периферических нейронов - преганглионарного и постганглионарного, который представляет собой аналог мотонейрона, вынесенный на периферию, за пределы спинного мозга. В симпатической ВНС этой нейрон расположен в ганглии, в парасимпатической - интрамурально, в стенке ин-нервируемого органа.

В последнее время кроме указанных двух отделов в составе ВНС стали выделять еще один - метасимпатическую, или энтериновую ВНС, представ-ленную комплексом интрамуральных нервных образований в кишечнике, обеспечивающем сложную координацию гладкомышечных элементов кишечника при организации его моторики и перистальтики. В составе энтериновой (метасимпатической) НС имеются и чувствительные, и вставочные, и двигательные нейроны, между ними замыкаются многообразные короткие рефлекторные дуги.

В строении и функциях вегетативной и симпатической НС имеется ряд характерных различий:

- 1. Наличие преганглионарного и постганглионарного нейрона в составе рефлекторной дуги ВНС.
- 2. Перерезка передних корешков спинного мозга вызывает различные изменения в эфферентной части соматической и вегетативной дуги. В сомати-ческой перерезка вызывает разобщение тела мотонейрона с его аксоном, что приводит к дегенерации последнего и развитию в тканях иннервируемого органа глубоких трофических нарушений и расстройства функции.

На органы, иннервируемые ВНС, перерезка передних корешков оказывает меньшее влияние, так как дегенерации подвергается только преганглионарное волокно. Непосредственная иннервация тканей при этом не нарушается. Органы продолжают работать, трофика их не нарушается. Правда, при этом приходится учитывать, что механизмы, координирующие деятельность различных внутренних органов, выпадают, работа органа как бы децентрализуется, он начинает работать автономно, независимо от влияния вышележащих центров. Однако они продолжают получать импульсацию от вегетативных ганглиев и они поддерживают работу органов. Именно за это Ленгли и назвал ВНС автономной.

- 3.Следующее существенное отличие ВНС от СНС состоит в особенностях выхода волокон из мозга. Соматические волокна выходят из каждого сегмента ствола и спинного мозга. Вегетативные сосредоточены избиратель-но в некоторых отделах краниальном, торако-люмбальном и сакральном. Краниальный, в свою очередь, состоит из среднемозгового и бульбарного отделов.
- 4. Имеются отличия и в распределении вегетативных и соматических нервов на периферии. Соматические волокна имеют строгое сегментарное распределение, вегетативные нет. Большинство органов имеют двойную вегетативную иннервацию (симпатическую и парасимпатическую или энтериновую).
- 5. Волокна ВНС отличаются от волокон СНС меньшим диаметром и скоростью проведения возбуждения. Волокна ВНС имеют диаметр 8-5 микрон и скорость 1-3 м/сек. Соматические соответственно 12-14 микрон и 70-120 м/сек.
- 6. Возбудимость соматических нервов выше, чем вегетативных: их хронаксия 0,1-0,8 мсек., тогда как у вегетативных 1,0-2,0 мсек. Вследствие более низкой возбудимости и меньшей скорости проведения возбуждения реакции ВНС имеют более медленный и инертный характер, чем реакции СНС.
- 7. Особую роль в функциях ВНС играют т.н. аксон рефлексы. и короткие вегетативные рефлексы. Аксон рефлексы отличаются от истинных тем, что при них не происходит передачи возбуждения с рецепторного нейрона на эффекторный. Они могут возникать в том случае, если аксоны пре- и постганглионарных нейронов ветвятся так, что одна ветвь иннервирует один орган, а другая другой или другую часть органа. Аксон-рефлекторное происхождение имеет, например, расширение сосудов в области воспаления или при механическом (химическом) раздражении кожи (например, горчичником). Короткие вегетативные рефлексы замыкаются непосредственно между клетками Догеля 1 и 2 типа.
- 8. Характерным для ВНС является феномен широкой мультипликации. Суть этого явления состоит в том, что одно преганглионарное волокно способ-но образовывать синапсы на многих ганглионарных нейронах. При этом между числом пре- и постганглионарных

Центры ВНС. Низшими центрами, относящимися к центральному отделу ВНС, являются парасимпатические ядра кранио-бульбарного и сакрального отделов, представленные скоплениями клеточных тел эфферентных нейронов парасимпатической НС, аксоны которых выходят на периферию в составе 3,7,9, и 10 пар черепно мозговых и 1-4 крестцовых нервов. К низшим центрам ВНС относятся также симпатический центр Якубовича, расположенный в спин-ном мозгу от 1-2 грудного до 2-4 поясничных сегментов. Спинальные и краниальные вегетативные центры связаны с надсегментарными центрами. Так, в гипоталамусе имеются ядра, от которых зависит целый ряд вегетативных функций.

Гипоталамус играет огромную роль в деятельности ВНС. Он является центром, осуществляющим интеграцию вегетативных процессов под регулирующим контролем корковых центров, с которыми он имеет обширные связи. Ядра гипоталамической области, которых в настоящее время насчитывают 32 пары, делятся на 3 группы: передние, средние и задние. Передняя группа имеет отношение к регуляции парасимпатической НС, а задняя - симпатической. Так, раздражение электрическим током гипоталамических ядер задней группы приводит к появлению признаков, характерных для возбуждения симпатического отдела ВНС - расширение зрачков, повышение активности пило-моторов, учащение сердцебиения, повышение АД, торможение двигательной активности ЖКТ и др. Напротив, раздражение гипоталамических ядер перед-ней группы сопровождается появлением признаков, указывающих на преимущественное возбуждение парасимпатического отдела ВНС - ритм сердцебиений замедляется, время проведения по сердцу возбуждения возрастает, усиливается тонус и перистальтика ЖКТ, наступает сокращение мускулатуры мочевого пузыря и т.д.

В условиях нормальной жизнедеятельности гипоталамус осуществляет регуляцию ВНС с помощью нисходящих эфферентных путей, начинающихся с этих групп ядер.

Помимо прямых нервных влияний на деятельность внутренних органов, гипоталамус может оказывать на них воздействие и гуморальным путем. Последнее становится возможным благодаря нейросекреторным воздействиям гипоталамуса на гипофиз. В процессе нейросекреции в перинуклеарной зоне нейрона появляются мельчайшие гранулы, которые по мере накопления занимают все тело клетки, распространяясь и в ее отростки. Благодаря наличию в нейронах, связывающих супраоптическое ядро с гипофизом, этих гранул, этот тракт был назван нейросекреторным. В ножке гипофиза, помимо нервных во-локон, имеются многочисленные кровеносные и лимфатические сосуды, по которым и осуществляется циркуляция нейросекретов.

Если учесть, что помимо обширных связей с вышележащими центрами многие ядра гипоталамуса чувствительны к малейшим колебаниям внутренней среды, становится понятным исключительная роль гипоталамуса как образования, в котором осуществляется интеграция нервного и гуморального звена в едином процессе регуляции.

Особое место среди нервных образований, принимающих участие в регуляции функций ВНС, принадлежит мозжечку. Мозжечок - высший надсегментарный орган, который регулирует и соматические и вегетативные функции (вегетативное обеспечение мышечных движений. Роль коры головного мозга в регуляции вегетативных функций доказывается не только возможностью произвольно изменять дыхание, но и наличием условно-рефлекторных реакций со стороны внутренних органов. Однако в обычных условиях в норме регуляция их деятельности осуществляется без участия коры мозга.

Функции вегетативной нервной системы. И.П.Павловым было сформулировано понятие о тройственном характере функциональных влияний, которые может оказывать НС на ткани и органы: пусковое или корригирующее - приводит в деятельное состояние тот или иной орган или изменяет его функцию; сосудодвигательное - заключается в том, что путем изменения просвета сосудов увеличивается или уменьшается кровоснабжение данного органа; трофическое - за счет которого изменяется течение тканевого обмена веществ. В этом случае создаются благоприятные условия для работы органа. На фоне улучшенного функционального состояния пусковое нервное влияние оказывает больший эффект. Считают, что ВНС присущи все три вида влияний, с акцентом на второй и третий, тогда как СНС обладает преимущественно пусковой функцией. У ВНС первая функция более корригирующая, нежели пусковая.

Одним из отличительных свойств ВНС является более активное выделение ею медиаторов и больший удельный вес их в передаче возбуждения на ткани. Все волокна ВНС подразделяются на адренэргические и холинэргические, выделяющие в своих окончаниях соответственно норадреналин или ацетилхолин. В последнее время найдены также т.н. пептидэргические волокна (медиатор пептидной природы). Показано, что парасимпатические волокна все являются холинэргическими. Симпатические преганглионары - холинэргические, постганглионары - адренэргические. Имеются и исключения. Так, периферические симпатические волокна, иннервирующие потовые железы, мозговое вещество надпочечников, а также сосуды сердца - холинэргические. Сим-патические эффекты более длительны по времени и захватывают обширные области.

Парасимпатические - более кратковременны и более локальны, т.к. холинэстераза более активна, чем моноаминоксидаза, разрушающая норардреналин.

Универсальный характер симпатической иннервации. Симпатическая система иннервирует все внутренние органы. Кроме того, она иннервирует разные отделы ЦНС: волокна ее отделяются от превертебральных ганглиев и че-рез задние корешки направляются в спинной мозг, проходя там вверх и вниз. Попадают они и в головной мозг, иннервируя его отделы. Получают симпатическую иннервацию и поперечно-полосатые мышцы. Находящиеся в коже образования - мышечные волокна, приводящие в движение кожные волосы (пиломоторы), потовые железы - все получают симпатические веточки. Все рецепторы, воспринимающие то или иное раздражение, также снабжены симпатическими ответвлениями. Кроме того, кровеносные сосуды повсеместно имеют симпатическую иннервацию, и , следовательно, вегетативные нервы проникают во все органы и вместе с сосудами, особенно это относится к симпатическим волокнам, которые распространяются по периартериальным нервным сплетениям. Каков же смысл столь обильной симпатической иннервации?

Адаптационно-трофическое влияние НС. Об участии нервной системы в трофике, т.е. в питании тканей, известно со времен И.П.Павлова, кото-рый обнаружил, что один из нервов сердечного сплетения, не изменяя ритма работы сердца, увеличивает интенсивность сердечных сокращений. В лаборатории Орбели были проведены классические опыты по изучению влияния симпатической нервной системы на мышечную ткань. Оказалось, что если раздражением двигательного нерва довести мышцу до утомления, а затем раздражать подходящие к ней симпатические нервы, то присоединение подобного раздражения приводит к активации сокращений утомившейся мышцы (феномен Орбели-Гинецинского). Было доказано специальными опытами, что такое повышение работоспособности мышцы не связано с улучшением кровообращения, а является результатом стимуляции обменных процессов. Местом приложения этого симпатического влияния является мионевральная пластин-ка.

Симпатическая нервная система оказывает влияние на функции ЦНС во многих ее звеньях. Оказалось, что раздражение симпатического нерва влияет на скорость рефлекторных реакций спинного мозга. Удаление шейных симпатических узлов у собаки вызывает заметные нарушения ее ВНД. Симпатические волокна могут значительно изменять и чувствительность рецепторов, т.е. эффекты ее схожи с деятельностью РФ ствола мозга.

Автономность ВНС. Ленгли недаром назвал вегетативную нервную си-стему автономной. Опыты показали, что если у животного полностью убрать спинной мозг, то при этом, несмотря на полную неподвижность, вегетативные функции - пищеварение, работа желез, почек и др. продолжают осуществлять-ся, и при хорошем уходе такие животные могут жить довольно долго. Следовательно, ганглии ВНС в какой-то мере самостоятельно могут обслуживать нужны организма. Эта самостоятельность находит проявление и в виде т.н. местных рефлекторных дуг, функционирующих во внутренних органах независимо от ЦНС (сердце, ЖКТ).

Таким местным рефлекторным дугам приписывают, например, напряжение стенки кишечника при попадании в его полость комка пищи. Подобным же образом возникает и секреторный ответ. Это - работа энтериновой нервной системы кишечника, расположенной в Ауэрбаховском и Мейснеровском нервных сплетениях.

Значительную роль в деятельности внутренних органов играют висцеральные и аксон рефлексы. Эти рефлексы частью могут быть висцеро-моторные и висцеросенсорные. Примером висцеро-моторного рефлекса является напряжение прямой мышцы живота при поражении внутренних органов, раздражении брюшины, например, при полостном кровотечении. Чувствительные окончания в брюшине посылают импульсы, переходящие на ветви симпатических нервов, вступающие в связь с мускулатурой брюшной стенки, кото-рая напрягается и длительно остается в таком положении. Примером висцеросенсорного рефлекса являются отраженные боли в коже при поражении определенных внутренних органов.

Взаимоотношения между симпатической и парасимпатической НС. В ряде случаев влияния, оказываемые симпатической и парасимпатической НС носят противоположный характер. Однако, следует помнить, что такие "антагонистические" отношения проявляются не всегда и не везде. В ряде органов функциональный антагонизм отсутствует. Так, нельзя говорить об антагонистических отношениях симпатических нервов, расширяющих зрачок, и пара-симпатических, суживающих его. В этом случае оба типа волокон оказывают стимулирующее влияние, но на разные мышцы. Даже тогда, когда орган имеет и симпатическую, и парасимпатическую иннервацию, антагонизм часто отсутствует. Так, для слюнных желез секреторным для жидкой фазы является парасимпатикус, а для ферментов - симпатикус.