

Н. П. Ерофеев

**ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

Учебное пособие

2-е издание, дополненное и переработанное

Рекомендовано для студентов
медицинских факультетов университетов
и медицинских вузов по специальностям «Лечебное дело»
и «Стоматология»

Санкт-Петербург
СпецЛит
2017

УДК 612.8 (075.8)
Е78

Автор:

Ерофеев Николай Павлович — доктор медицинских наук, профессор, руководитель учебной дисциплины «Физиология» кафедры физиологии медицинского факультета СПбГУ

Рецензенты:

Лытаев Сергей Александрович — доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой нормальной физиологии Санкт-Петербургского государственного педиатрического медицинского университета;

Марков Александр Георгиевич — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей физиологии биолого-почвенного факультета СПбГУ

Ерофеев Н. П.

Е78 Физиология центральной нервной системы : учебное пособие / Н. П. Ерофеев. — 2-е изд., доп. и перераб. — Санкт-Петербург : СпецЛит, 2017. — 176 с. — ISBN 978-5-299-00841-8.

Во втором издании учебного пособия внесены дополнения в некоторые главы, например по передаче химических сигналов между клетками, а также в разделы, касающиеся функциональной роли сухожильных органов Гольджи и мышечных веретен, и в другие. Добавлен иллюстративный материал. Системно изложены современные представления об организации центральной нервной системы и ее роли в управлении движениями человека.

Пособие соответствует официальной программе по нормальной физиологии для медицинских вузов и новому образовательному стандарту по специальностям «Лечебное дело» и «Стоматология». Утверждено УМК медицинского факультета СПбГУ.

УДК 612.8 (075.8)

Подписано в печать 03.04.2017. Формат 70×100¹/₁₆.

Печ. л. 11. Тираж 1500 экз. Заказ №

ООО «Издательство „СпецЛит“».

190103, Санкт-Петербург, 10-я Красноармейская ул., 15

Тел./факс: (812) 495-36-09, 495-36-12

<http://www.speclit.spb.ru>

Отпечатано в типографии «L-PRINT»,

192007, Санкт-Петербург, Лиговский пр., 201, лит. А, пом. 3Н

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| Условные сокращения | 6 |
| Предисловие | 8 |
| ГЛАВА 1. ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯМИ. | 9 |
| 1.1. Организация нервной системы | 9 |
| 1.1.1. Нейрон — основная функциональная единица центральной нервной системы | 10 |
| 1.1.2. Нервные центры. | 12 |
| 1.2. Синапсы центральной нервной системы | 13 |
| 1.2.1. Краткая история открытия синаптической передачи | 14 |
| 1.2.2. Современные представления о структуре и функции синапса в ЦНС. | 15 |
| 1.2.3. Отличия передачи возбуждения в синапсах ЦНС от нейромышечных синапсов. | 22 |
| 1.2.4. Химические синапсы | 23 |
| 1.2.5. Электрические синапсы. | 24 |
| 1.3. Интегративная функция нейронов центральной нервной системы ... | 28 |
| 1.4. Нейротрансмиттеры в ЦНС | 36 |
| 1.4.1. Понятие о синаптических и внесинаптических путях передачи химических сигналов между нервными клетками. Нейротрансмиссия и контрансмиссия (нейромодуляция). Спилловер | 39 |
| 1.4.2. Нейротрофины | 42 |
| 1.5. Рефлекс и рефлексорная дуга. | 43 |
| ГЛАВА 2. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ .. | 46 |
| 2.1. Центральное торможение | 46 |
| 2.2. Виды синаптического торможения. | 46 |
| 2.2.1. Постсинаптическое торможение | 47 |
| 2.2.2. Возвратное торможение | 47 |
| 2.2.3. Реципрокное торможение. | 47 |
| 2.2.4. Латеральное торможение | 47 |
| 2.2.5. Пресинаптическое торможение. | 49 |
| ГЛАВА 3. РЕГУЛЯЦИЯ ДВИЖЕНИЙ И МЫШЕЧНОГО ТОНУСА | 51 |
| 3.1. Виды движений человека | 51 |
| 3.2. Современные представления о нервной организации управления движениями человека. | 53 |
| ГЛАВА 4. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА | 57 |
| 4.1. Структура нейронов спинного мозга и участие их в регуляции движений. Сегменты спинного мозга. Метамеры тела. Спинальный шок | 57 |
| 4.2. Мотонейроны переднего рога спинного мозга. | 62 |
| 4.3. Мышечные сенсорные рецепторы: сухожильный орган Гольджи и мышечные веретена | 63 |
| 4.3.1. Сухожильные органы Гольджи | 64 |
| 4.3.2. Мышечные веретена. | 67 |
| 4.4. Спинальные двигательные рефлексы и их регуляция | 78 |
| 4.5. Тонус скелетных мышц и его регуляция. Тонус и поза | 83 |

| | |
|--|-----|
| ГЛАВА 5. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И УЧАСТИЕ СТВОЛА МОЗГА В ДВИГАТЕЛЬНЫХ ФУНКЦИЯХ | 85 |
| 5.1. Комплекс двигательных нейронов ствола мозга | 85 |
| 5.1.1. Нейроны ретикулярной формации как двигательные центры ствола мозга | 86 |
| 5.1.2. Роль красных ядер в регуляции двигательных функций | 88 |
| 5.2. Децеребрационная ригидность — усиление тонических рефлексов ... | 88 |
| 5.3. Участие четверохолмия в ориентировочных рефлексах | 89 |
| 5.4. Статические и статокINETические рефлексы | 89 |
| 5.4.1. Статические рефлексы | 89 |
| 5.4.2. СтатокINETические рефлексы | 90 |
| ГЛАВА 6. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МОЗЖЕЧКА И УЧАСТИЕ ЕГО В ДВИГАТЕЛЬНЫХ ФУНКЦИЯХ | 91 |
| 6.1. Локализация мозжечка в головном мозге | 91 |
| 6.2. Морфофункциональная организация мозжечка | 92 |
| 6.3. Структура и функции коры мозжечка | 94 |
| 6.4. Характеристика глубоких ядер мозжечка | 96 |
| 6.5. Афферентные и эфферентные каналы связей мозжечка | 97 |
| 6.6. Топографическое представительство в мозжечке разных частей тела человека | 99 |
| 6.7. Функции мозжечка как модулятора движений | 100 |
| 6.8. Симптомокомплексы поражения мозжечка | 102 |
| ГЛАВА 7. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР И РОЛЬ ИХ В УПРАВЛЕНИИ ДВИЖЕНИЯМИ | 104 |
| 7.1. Структура базальных ганглиев | 104 |
| 7.2. Клеточное строение стриатума | 106 |
| 7.3. Базальные ганглии запускают и останавливают движения | 107 |
| 7.4. Прямой и непрямой пути модуляции движений с помощью базаль- ных ганглиев | 108 |
| 7.4.1. Прямой путь | 109 |
| 7.4.2. Непрямой путь | 110 |
| 7.5. Структура и функция черной субстанции и ее роль в работе базаль- ных ганглиев | 111 |
| 7.5.1. Механизм действия дофамина на нейроны стриатума | 111 |
| 7.5.2. Клинический аспект теоретических знаний о нейротрансмиттерах базальных ганглиев | 113 |
| 7.6. Участие базальных ганглиев в когнитивном контроле движений | 115 |
| ГЛАВА 8. АКТИВИРУЮЩАЯ ФУНКЦИЯ РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ .. | 116 |
| 8.1. Организация нервных клеток ретикулярной формации, ее место в головном мозге | 116 |
| 8.2. Функции ретикулярной формации | 116 |
| 8.3. Нейрогормональные системы ствола мозга человека | 120 |
| ГЛАВА 9. РОЛЬ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ В РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА | 124 |
| 9.1. Структура функциональных областей коры большого мозга | 124 |
| 9.2. Макро- и микроорганизация коры больших полушарий мозга | 124 |

| | |
|---|------------|
| 9.3. История учения о распределении функций в коре головного мозга . . . | 126 |
| 9.4. Функциональные центры коры головного мозга человека | 127 |
| 9.4.1. Моторные представительства в коре головного мозга | 127 |
| 9.4.2. Нарушения функций премоторной коры | 134 |
| 9.4.3. Локализация и функции префронтальной коры | 135 |
| 9.5. Взаимодействие моторных областей коры | 136 |
| 9.6. Порядок прохождения двигательных сигналов в коре. Взаимодействие моторных и сенсорных областей | 137 |
| 9.7. Структура клеток коры больших полушарий | 139 |
| 9.7.1. Взаимодействие моторной коры со специфическими ядрами таламуса | 140 |
| 9.7.2. Кортикальные вертикальные колонки — функциональная единица коры головного мозга | 141 |
| 9.8. Соматосенсорное представительство в коре головного мозга | 142 |
| 9.8.1. Локализация и функции первичной соматосенсорной коры | 143 |
| 9.8.2. Вторичная соматосенсорная кора | 144 |
| 9.9. Роль таламуса в восприятии соматических стимулов | 145 |
| 9.10. Локализация и функции ассоциативных областей коры больших полушарий | 145 |
| 9.10.1. Функции теменной доли | 146 |
| 9.10.2. Функция затылочной доли | 146 |
| 9.10.3. Функция височной доли | 146 |
| 9.11. Функции лимбической коры | 147 |
| 9.12. Области формирования моторики и понимания речи | 147 |
| 9.13. Медиобазальные области височной доли коры связаны с функциями узнавания лиц | 149 |
| 9.14. Понятие о доминантном полушарии головного мозга | 149 |
| ГЛАВА 10. ПИРАМИДНЫЙ И ЭКСТРАПИРАМИДНЫЕ ПУТИ | 152 |
| 10.1. Пирамидный путь | 152 |
| 10.2. Экстрапирамидная система | 154 |
| ГЛАВА 11. ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ | 156 |
| 11.1. Краткая история изучения электрических потенциалов головного мозга | 156 |
| 11.2. Основы формирования и регистрации электроэнцефалограммы | 156 |
| 11.3. Характеристика нормальной электроэнцефалограммы | 158 |
| 11.4. Основы визуального анализа электроэнцефалограммы | 161 |
| ГЛАВА 12. СПИННОМОЗГОВАЯ ЖИДКОСТЬ | 164 |
| ГЛАВА 13. ГЕМАТОЭНЦЕФАЛИЧЕСКИЙ БАРЬЕР | 166 |
| ГЛАВА 14. КРОВООБРАЩЕНИЕ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ | 168 |
| 14.1. Кровоснабжение головного мозга | 168 |
| 14.2. Кровообращение в спинном мозге | 169 |
| 14.3. Метаболизм головного мозга | 169 |
| ГЛАВА 15. ФИЗИОЛОГИЯ ГЛИИ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ | 170 |
| Вопросы для самопроверки | 173 |
| Литература | 176 |

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

| | |
|------------------|---|
| АТФ | — аденозинтрифосфат |
| афф. | — афферентные нервы |
| вегет. НС | — вегетативная нервная система |
| ВО | — вторичный ответ афферентных окончаний |
| ВПСП | — возбуждающий постсинаптический потенциал |
| ГАМК | — гамма-аминомасляная кислота |
| ГЭБ | — гематоэнцефалический барьер |
| Д1-рецепторы | — дофаминовые рецепторы типа 1 |
| Д2-рецепторы | — дофаминовые рецепторы типа 2 |
| ДМО | — дополнительная моторная область |
| ДП | — долговременная потенция |
| зад. | — задний мозг |
| К | — все области коры |
| КБП | — кора больших полушарий |
| КУД | — критический уровень деполяризации |
| лимб. | — лимбическая кора |
| ЛО | — локальный ответ |
| МАО | — моноаминоксидаза |
| МП | — мембранный потенциал |
| МПКП | — миниатюрный потенциал концевой пластинки |
| МРТ-исследование | — магнитно-резонансная томография |
| Н-рецептор | — никотиновый рецептор |
| НСМ | — нервномышечные синапсы |
| НСЯТ | — неспецифические ядра таламуса |
| НЦ | — нервный центр |
| пер. | — передний мозг |
| ПД | — потенциал действия |
| ПМК | — премоторная кора |
| ПКП | — потенциал концевой пластинки |
| ПаНС | — парасимпатическая нервная система |
| ПНС | — периферическая нервная система |
| ПО | — первичный ответ афферентных окончаний |
| преДМО | — преддополнительная моторная область |
| прод. | — продолговатый мозг |
| ПСП | — постсинаптическая плотность |
| РФ | — ретикулярная формация |
| РФМ | — ретикулярная формация моста |
| РФПМ | — ретикулярная формация продолговатого мозга |
| С | — сенсорный вход |
| СДВГ | — синдром дефицита внимания и гиперактивности |
| СК | — сенсорная кора, неспецифический путь |
| СНС | — симпатическая нервная система |
| сомат. НС | — соматическая нервная система |

| | |
|----------------------------------|---|
| ср. | — средний мозг |
| СЯТ | — специфические ядра таламуса |
| ТПСП | — тормозный постсинаптический потенциал |
| цАМФ | — циклический аденозинмонофосфат |
| цГМФ | — циклический гуанозинмонофосфат |
| ЦНС | — центральная нервная система |
| ЦС | — центральные синапсы |
| ЭКоГ | — электрокортикография |
| ЭКоГП | — электрокортикографические потенциалы |
| эфф. | — эфферентные нервы |
| ЭЭГ | — электроэнцефалография |
| | |
| A α -афференты | — первичные афференты мышечных веретен |
| A γ -афференты | — моторные волокна от гамма-мотонейронов |
| AMPA | — ионотропный рецептор глутамата |
| BDNF | — фактор роста, выделенный из головного мозга |
| C | — <i>centralis</i> (центральная область) |
| C ₅ -Th ₁ | — пятый шейный — первый грудной сегменты спинного мозга |
| COMT | — катехол-О-метилтрансфераза |
| DAG | — диацилглицерин |
| F | — <i>frontalis</i> (лобная область) |
| Fp | — <i>frontalis pole</i> (лобный полюс) |
| GKAP, Shank, Homer | — белки постсинаптической плотности |
| Ia-тип | — первичные сенсорные волокна |
| IP ₃ | — инозитол-1,4,5-трифосфат |
| L ₁ -S ₁₋₂ | — первый поясничный — первый-второй крестцовые сегменты спинного мозга |
| L-DOPA | — предшественник дофамина — синтетический левовращающий изомер диоксифенилаланина |
| LTD | — ослабление синаптической передачи между двумя нейронами |
| LTP | — усиление синаптической передачи между двумя нейронами |
| mGluRs | — metabotropic глутаматные рецепторы |
| NGF | — фактор роста нервов |
| NMDA (НМДА) | — ионотропный рецептор глутамата, селективно связывающий N-метил-D-аспартат |
| NO | — оксид азота |
| NT-3 | — нейротрофин |
| O | — <i>occipitalis</i> (затылочная область) |
| P | — <i>parietalis</i> (теменная область) |
| pCO ₂ | — парциальное давление двуокиси углерода |
| PD ₂ | — белок постсинаптической плотности |
| pH | — водородный показатель |
| SI | — первичная соматосенсорная кора |
| SII | — вторичная соматосенсорная кора (задняя теменная кора) |
| T | — <i>temporalis</i> (височная область) |

ПРЕДИСЛОВИЕ

Второе издание настоящего учебного пособия дополнено новой информацией о природе и механизмах синаптической и внесинаптической передачи возбуждения и торможения. Переработаны разделы физиологии, касающиеся структуры и функции мышечных проприорецепторов, даны новые иллюстрации. Описаны структура и деятельность рефлекторной дуги, свойства нервных центров. Рассмотрены системные и локальные механизмы регуляции произвольных движений. Приводятся современные данные о роли двигательных участков коры больших полушарий, мозжечка и базальных ганглиев в контроле произвольных и непроизвольных движений человека. Изложены вопросы структуры и функций глии, гематоэнцефалического барьера и кровообращения в головном мозге. Приводятся сведения об электроэнцефалографии и электрокортикографии.

Издание содержит задания, при самостоятельном выполнении которых закрепляются знания, полученные на лекциях и практических занятиях, а также богатый иллюстративный материал (рисунки, схемы, таблицы) и призвано помочь студенту организовать самостоятельную учебную работу, эффективно усвоить материал по физиологии центральной нервной системы.

Автор выражает благодарность Дмитрию Мушинскому, Дмитрию Бузанакову, Татьяне Пономаревой, Полине Железниковой, Елизавете Гавровской, Полине Шило, Снежане Кубриной, Егору Черных за помощь в оформлении настоящего издания оригинальными рисунками.

ГЛАВА 1 || ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯМИ

Нервная система человека выполняет безграничное количество видов деятельности. Главными из них являются системные и локальные механизмы регуляции произвольных и непроизвольных движений скелетных и гладких мышц, поведение, мышление, абстракция и другие регуляторные действия.

Настоящее учебное пособие рассматривает участие нервной системы в регуляции движений скелетной мускулатуры.

Нервная регуляция движений — это система управления, с помощью которой происходит быстрая и направленная (адресная) передача сигналов к скелетным мышцам (выполняет соматическая нервная система) и к гладкой мускулатуре внутренних органов (выполняет автономная (вегетативная) нервная система). Нервная система совместно с гормональной и аутоагонидной регуляторными системами осуществляет интегративную функцию, объединяя все клетки, ткани и органы в единый целостный организм. Студенты II курса изучают отдельно все виды указанных регуляторных систем, исходя только из дидактических учебных целей. Для освоения данного раздела студентам необходимы знания по физике, химии, биологии, анатомии, морфологии, гистологии, информатике и пр.

1.1. Организация нервной системы

Нервная система делится на *центральную* (ЦНС) и *периферическую* (ПНС) (рис. 1). ЦНС включает головной и спинной мозг. ПНС составляют разнообразные рецепторы, афферентные и эфферентные нервы, ганглии спинномозговых и черепных нервов и ганглии вегетативной нервной системы.

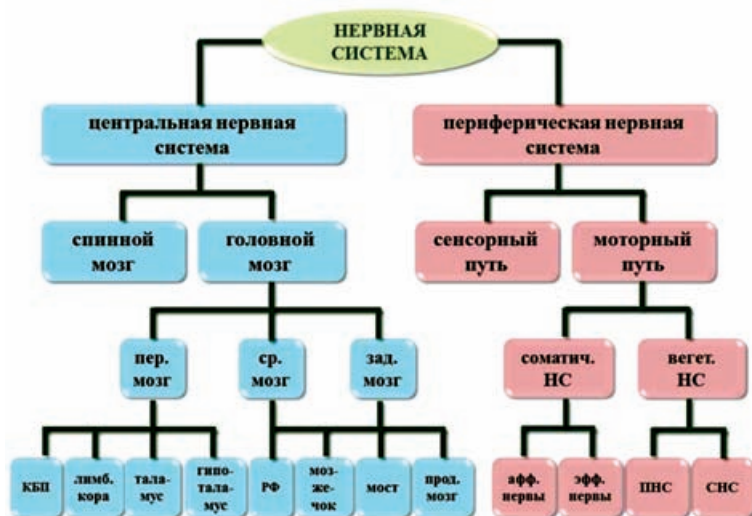


Рис. 1. Схема организации нервной системы человека:

СНС — симпатическая нервная система; ПНС — парасимпатическая нервная система; афф. — афферентные; эфф. — эфферентные; соматич. НС — соматическая нервная система; вегет. НС — вегетативная нервная система; пер. — передний; ср. — средний; зад. — задний; КБП — кора больших полушарий; лимб. — лимбическая; РФ — ретикулярная формация; прод. — продолговатый

1.1.1. Нейрон — основная функциональная единица центральной нервной системы

Нервная система человека — это совокупность **клеток (нейроны, глия)** и **коммуникационных элементов (нервные волокна, синапсы)**, которая создает целостность тела и формирует его связь с внешней средой.

Кроме того, функциональными частями нервной системы являются **жидкостные среды**.

Нейроны имеют многообразную форму и выполняют столь же разносторонние функции. Выделяют 3 основных вида нервных клеток.

Сенсорные — воспринимают и преобразуют разнообразные по физической и химической природе стимулы внешней среды в электрические сигналы, понятные нервной системе (рис. 2). К сенсорным нейронам относятся псевдоуниполярные и биполярные нервные клетки, которые образуют афферентную часть рефлекторных дуг.

Интегративные — анализируют, распределяют и хранят всю входящую информацию (рис. 3). Они составляют большую часть нейронов в нервной системе, различаются по форме, размерам и несут черты функциональ-

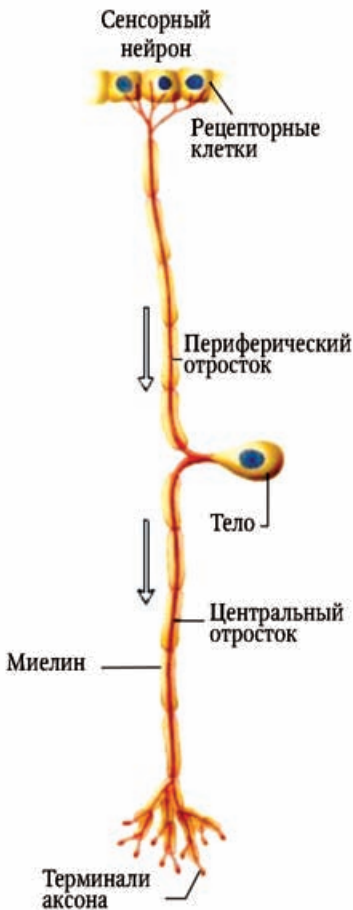


Рис. 2. Схема сенсорного нейрона

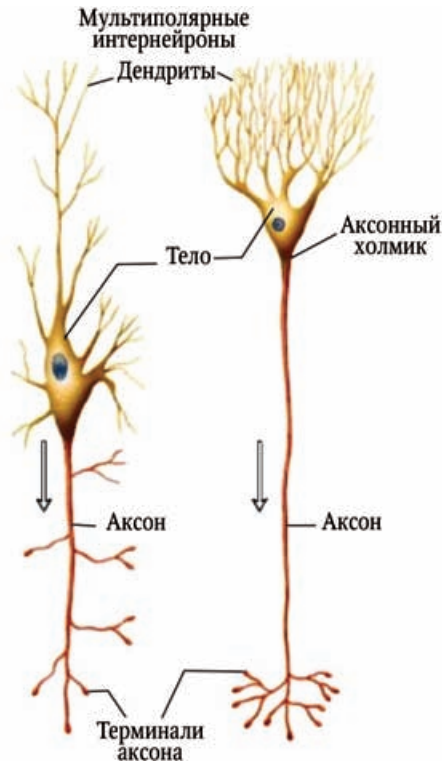


Рис. 3. Схема интегративных нейронов



Рис. 4. Схема моторного нейрона

уменьшаясь, то увеличиваясь. Всякий раз, когда МП уменьшается до уровня критической деполяризации, на аксонном холмике (начальном сегменте) нейрона

ной специфики, которые характеризуют их принадлежность к различным отделам нервной системы. По морфологии и функции их можно разделить на вставочные и эфферентные.

Моторные — это часть эфферентных нервных клеток, выполняющих интеграцию разнородных сенсорных раздражений путем управления произвольными (скелетные мышцы) и непроизвольными (гладкие мышцы сосудов и полых органов) движениями (рис. 4).

Различные виды нейронов, контактируя между собой, образуют рефлекторные дуги (рис. 5).

Нейроны, несмотря на морфологическое и функциональное многообразие, состоят из стандартных структурных элементов, которые имеют общие физиологические свойства:

- обладают возбудимой мембраной;
- возбудимость мембраны различных частей нервной клетки неоднородна: самой большой возбудимостью располагает аксонный холмик, он имеет в 1 тыс. раз больше потенциал управляемых Na^+ -каналов, чем тело и дендриты. Мембрана тела нейрона менее возбудима, и самая низкая возбудимость у дендритов.

Возбудимость мембраны нейрона определяется величиной МП. Плазматическая мембрана некоторых нервных клеток, например ретикулярной формации (РФ), имеет низкую фоновую (исходную) величину МП, причем их МП спонтанно колеблется, то уменьшаясь, то увеличиваясь. Всякий раз, когда МП уменьшается до уровня критической деполяризации, на аксонном холмике (начальном сегменте) нейрона

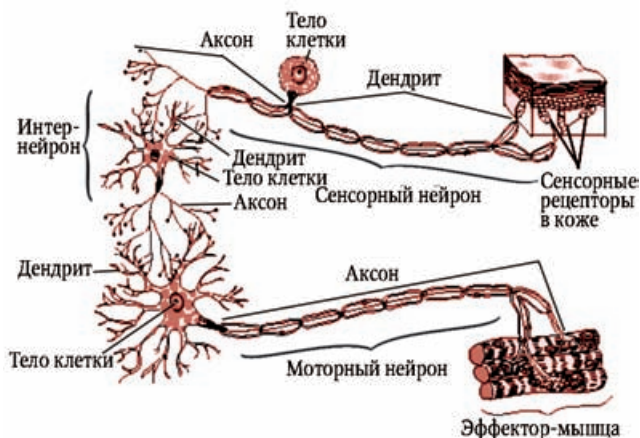


Рис. 5. Схема образования рефлекторной дуги сенсорным, интегративным и моторным нейронами

возникает ПД. Такие нервные клетки обладают постоянной *фоновой импульсной активностью*. Они генерируют ПД в спонтанном режиме. Спонтанная генерация ПД связана, например, с изменениями ионного состава окружающей нейрон среды, его метаболизма, локальной температуры, количества сенсорных сигналов.

В нервной системе существуют и нейроны, работающие в *ждущем* режиме, они генерируют ПД только в ответ на внешний входной сигнал. Фоновая величина МП таких нейронов более высокая. К ним относят мотонейроны спинного мозга:

- мембрана нейрона генерирует ПД, который является носителем информации возбуждения и отвечает закону «Все или Ничего». Кодирование информации о силе приходящих на нейрон сигналов происходит с помощью изменения частоты ПД;

- синапсы нервной системы передают информацию от одного нейрона к другому с помощью химических сигналов.

1.1.2. Нервные центры

Нервные центры осуществляют контроль за деятельностью отдельных органов и функциональных систем в организме.

Нервный центр (НЦ) — это объединение нейронов для контроля какой-либо определенной функции. Нейроны, анатомически входящие в нервный центр, могут быть распределены в одном или нескольких отделах ЦНС, на разных ее уровнях. НЦ по структуре и функциональной значимости могут быть простыми и сложными по количеству входящих в их состав нервных клеток и локализации их на одном или многих уровнях нервной системы.

Приведем примеры: центр управления коленным рефлексом (находится в сегментах спинного мозга L_3-L_4) является простым, поскольку имеет в своем составе небольшое количество нейронов и локализован в одном отделе ЦНС. Примером сложного НЦ может служить НЦ контроля дыхания. Дыхательный центр устроен более сложно, контроль за дыханием осуществляется с участием объединений нейронов, располагающихся на нескольких уровнях нервной системы, включая шейные и грудные сегменты спинного мозга, ствол мозга, гипоталамус и кору больших полушарий. В основу деятельности таких сложных нервных центров заложена не только морфологическая организация, но и функциональная соподчиненность, своего рода иерархия. Вместе с тем нервные центры работают и по принципу полной автономии. Иными словами, нервные центры работают и независимо друг от друга, и в составе содружества, соподчинения. Например, человек может произвольно (усилием своей воли) затормозить простой коленный рефлекс. Локализация основных НЦ генетически детерминирована. Однако полноценное функционирование НЦ, особенно тех, которые располагаются на нескольких уровнях нервной системы, не начинается сразу после рождения. Дело в том, что созревание и миелинизация разных типов нервных клеток, а также образование синапсов между ними происходят по мере роста организма. Поэтому требуется время для координации последовательности действий в работе отдельных нервных клеток, составляющих НЦ, «понимания» соподчиненности их друг другу. Более того, в процессе онтогенеза «жесткие», генетически запрограммированные взаимоотношения расширяются за счет возникновения функциональных более подвижных связей между нервными центрами. У детей до года жизни преобладают спонтанные движения. В этом возрасте высшие двигательные центры еще не «созрели» и простые спинальные рефлексы не интегрированы в сложное

двигательное поведение. В то же время автоматические сгибательные рефлексы сохраняются и у взрослых, например отдергивание руки от горячего предмета или босой ноги от острого камня. Более того, в случае децеребрации простые сгибательные и разгибательные рефлексы могут быть вызваны раздражением.

Таким образом, на протяжении индивидуальной жизни нейроны, входящие в состав НЦ, созревают, «воспитываются» и могут включаться в контроль других функций, что в итоге и составляет основу обучения и памяти.

НЦ обладают рядом **общих и специальных свойств**, которые зависят от структурно-функциональных особенностей нейронов и синапсов, входящих в их состав. Назовем главные:

— **замедление проведения ПД** в связи с химической природой передачи сигнала в синапсе: время тратится на вход ионов кальция в пресинаптическое окончание, экзоцитоз нейромедиатора в синаптическую щель, его диффузию в направлении постсинаптической мембраны, связь химических молекул с рецепторами постсинаптической мембраны, их взаимодействие, изменение проницаемости и ферментативных реакций постсинаптической мембраны. В результате перечисленных событий **синаптическая задержка** может составлять 0,2–0,5 мс;

— **низкая функциональная лабильность** определяется невозможностью воспроизводства постсинаптической мембраной высокой частоты входных сигналов, так как хемочувствительные каналы постсинаптической мембраны имеют период рефрактерности;

— **высокая утомляемость** предохраняет НЦ от перевозбуждения. Формирование утомления в НЦ обусловлено расходом запаса нейромедиатора в синапсе;

— **одностороннее проведение ПД** в химических синапсах обеспечивается тем, что нейромедиатор содержится и выделяется только в пресинаптических окончаниях;

— **высокая чувствительность к гипоксии, изменению рН окружающей нейроны среды и температуре** обусловлена зависимостью метаболизма нейронов от доставки кислорода, вызывает нарушение активного транспорта в нейронах и глие. Гипоксия быстро ведет к тяжелым расстройствам функции нейронов, так, нервные клетки спинного мозга более всего толерантны к гипоксии и проживают без кислорода в течение 25–30 мин, нейроны ствола мозга — в течение 15–20 мин. Нейроны коры больших полушарий наиболее чувствительны к гипоксии и выключаются из работы через 3–7 мин — человек теряет сознание. Гипоксия способствует развитию ацидоза среды, окружающей нервные клетки, разрушает мембраны нейронов и проницаемость стенки капилляров, подавляет возбудимость нервных клеток. Алкалоз снижает порог возбудимости нейронов;

— **высокая чувствительность к действию химических молекул** широко используется в лечебной практике для модуляции синаптической передачи, например для химической блокады проведения ПД через синапс от одной нервной клетки к другой (см. подробнее ниже).

1.2. Синапсы центральной нервной системы

Вся информация, которую принимает, анализирует и передает нервная система, представляет собой стандартные **электрические** (ионные токи в виде ПД) и **химические** (нейротрансмиттеры) сигналы (рис. 6).

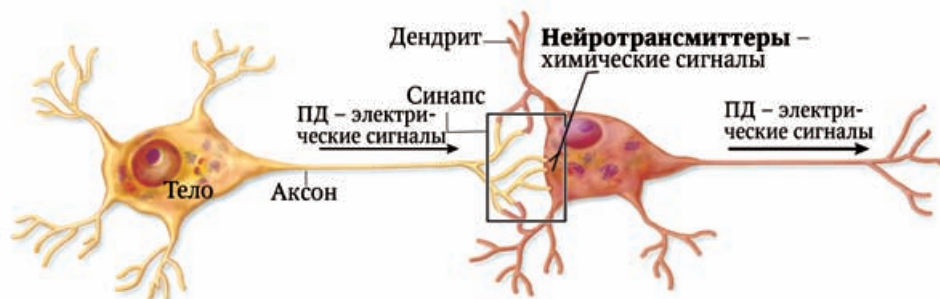


Рис. 6. Схема обмена электрическими и химическими сигналами между нейронами

Синапсы устанавливают взаимодействие и создают вектор движения химического сигнала между нейронами и от нейронов к эффекторным клеткам организма.

Синапс является специальной структурой, с помощью которой происходит взаимодействие (контакт) непосредственно между нервными клетками, а также между нервными и эффекторными клетками и органами (скелетные и гладкие мышечные волокна, секреторные клетки, стенки капилляров). Иными словами, синапс служит универсальной структурой для передачи адресной регуляторной информации от нейронов к различным клеткам — мишеням организма.

1.2.1. Краткая история открытия синаптической передачи

Во второй половине XIX века независимо друг от друга итальянский нейробиолог Camillo Golgi (1844—1926) и испанский гистолог Santiago Felipe Ramon y Cajal (1852—1934) создали и применили гистохимические методы для визуализации нейронов головного мозга. С помощью этих методов они разрешили существовавшие споры о природе соединений между нейронами. До этого времени одни исследователи нервной системы (Дж. Герлах и К. Гольджи) считали, что нейроны связаны между собой плазматическими мостиками и образуют непрерывную нейронную сеть. Другие ученые (О. Форель, В. Гис, Ф. Рамон-и-Кахал) полагали, что каждый нейрон изолирован от остальных нервных клеток.

Еще в 1843 году Du Bois-Reymond (1818—1896) впервые продемонстрировал, что электрический ток не только вызывает мышечные сокращения, но и является носителем и передатчиком информационного сигнала (нервного импульса) при взаимодействии нервных клеток. Эта идея в итоге привела к представлению о химической природе передачи возбуждения между нервными клетками.

И лишь в 1921 году Otto Loewi впервые представил прямые доказательства химической передачи в своих экспериментах. Он показал, что жидкость, омывающая сердце во время стимуляции блуждающего нерва, изменяет частоту сердечбиений нестимулированного сердца. Это явилось свидетельством тому, что химические субстанции, высвобождаемые нервами, при возбуждении регулируют активность сердца. О. Loewi, Н. Dale и другие исследователи позднее идентифицировали этот нейротрансмиттер как ацетилхолин и показали, что ацетилхолин высвобождается двигательными нервами после электрической стимуляции. Далее два английских

физиолога Э. Эдриан и Ч. Шеррингтон провели работы особой важности, за что в 1932 году были удостоены Нобелевской премии.

Э. Эдриан (1889–1977) в экспериментах по изучению проведения потенциалов действия впервые установил известное правило (закон) «Все или Ничего». Ч. Шеррингтон (1857–1952) предложил электрофизиологический метод раздражения нервных волокон, с помощью которого обосновал наличие контактов нервных окончаний одних нервных клеток с сомой или дендритами других нервных клеток, и предложил в 1897 году термин «синапс» (от греч. *synapsis* – соединение).

1.2.2. Современные представления о структуре и функции синапса в ЦНС

Строение синапса напоминает многоэтажный дом, состоящий из двух основных модулей (пре- и постсинаптической мембраны), в которых конструкционным материалом являются специальные белки (рис. 7). Число их достигает 2000: структурный каркас пресинаптической мембраны насчитывает несколько сотен, а постсинаптической мембраны – около 1500. Прочный остов пре- и постсинаптической мембран образуют специальные **цитоскелетные белки, адгезивные белки** крепко связывают мембраны между собой. Другие белки выполняют функции **ионных каналов, рецепторов, транспортеров и сигнальных молекул**. Часть белков, входящих в молекулярную структуру мембран, являются ферментными системами – **киназы и фосфатазы**. Важнейшими белками постсинаптической мембраны являются лиганд-управляемые и потенциал-зависимые каналы, а также транспортные белки.

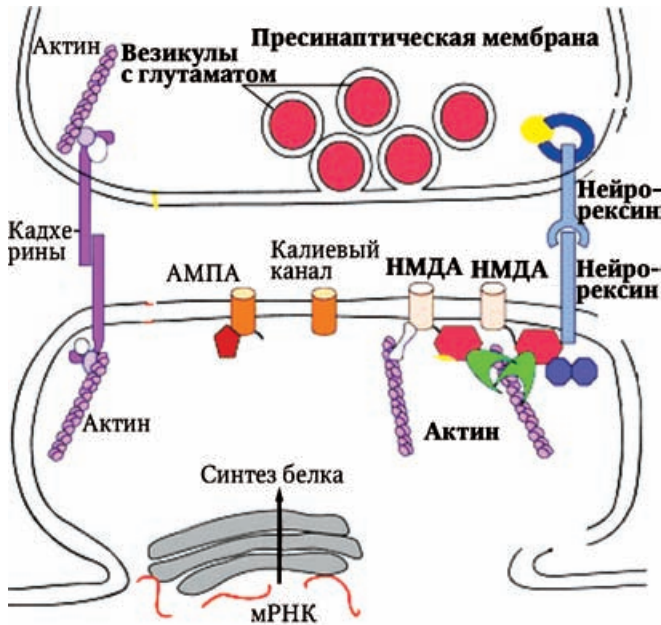


Рис. 7. Схема организации синапса в ЦНС. Обратите внимание, положение пре- и постсинаптической мембран фиксировано между собой с помощью белок-белковых соединений