

УЧЕБНИК

А.Д. Ноздрачев, П.М. Маслюков

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано Координационным советом по области образования «Здравоохранение и медицинские науки» в качестве учебника для использования в образовательных учреждениях, реализующих основные профессиональные образовательные программы высшего образования по направлению подготовки специалитета по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело», 31.05.02 «Педиатрия»

Регистрационный номер рецензии 486 от 20 сентября 2018 года



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	19
Список сокращений и условных обозначений	21
ЧАСТЬ I. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	23
Глава 1. Физиология и ее значение. Основные понятия и принципы	25
1.1. Основные разделы современной физиологии	25
1.2. Методы физиологических исследований	26
1.3. Основные свойства живого организма (физиологической системы)	28
1.4. Регуляция функций	28
1.5. Принципы работы регуляторных систем	29
1.6. Краткая история физиологии	31
1.7. Периоды развития организма человека	38
Заключительные замечания	41
Контрольные вопросы	41
Глава 2. Основы клеточной физиологии*	42
Глава 3. Физиология мембраны*	42
Глава 4. Физиология нервов и синаптической передачи*	42
Глава 5. Физиология мышечного сокращения*	42
ЧАСТЬ II. ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА	43
Глава 6. Общая физиология центральной нервной системы	45
6.1. Функции центральной нервной системы	45
6.2. Нервные клетки	45
6.2.1. Классификация нейронов	45
6.2.2. Особенности строения нейронов	46
6.3. Нейроглия	48
6.4. Синаптическая передача в центральной нервной системе	50
6.4.1. Функциональная анатомия синапсов центральной нервной системы	51
6.4.2. Классификация синапсов центральной нервной системы	51
6.4.3. Нейромедиаторы	52
6.4.4. Особенности синаптической передачи в центральной нервной системе	54
6.4.5. Синаптическое торможение	55
6.4.6. Пластичность синапсов	59
6.5. Рефлекторный принцип деятельности нервной системы	62
6.5.1. Рефлекс и принципы рефлекторной теории	62
6.5.2. Основы классификации рефлексов	64
6.5.3. Механизмы координации рефлексов	64
6.6. Нервные центры и их основные свойства	66
6.7. Система спинномозговой жидкости	68
6.7.1. Образование, движение и абсорбция спинномозговой жидкости	69
6.7.2. Давление спинномозговой жидкости	71

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



6.7.3. Барьеры между кровью и спинномозговой жидкостью, между кровью и тканью мозга	71
6.8. Развитие центральной нервной системы в онтогенезе	74
6.8.1. Созревание различных отделов центральной нервной системы	74
6.8.2. Рефлекторные реакции у детей	75
Заключительные замечания	78
Контрольные вопросы	79
Глава 7. Физиология спинного мозга	80
7.1. Общие морфофункциональные особенности строения спинного мозга	80
7.2. Клеточный состав спинного мозга, виды нейронов и волокон	81
7.3. Функции спинного мозга	82
7.4. Проприоцепторы	83
7.4.1. Нервно-мышечные веретена	83
7.4.2. Сухожильные органы Гольджи	84
7.4.3. Чувствительные нервные окончания в капсуле суставов	84
7.4.4. Статические и динамические ответы	85
7.5. Рефлексы растяжения	85
7.6. Функции гамма-петли	86
7.7. Клиническое значение рефлексов растяжения	87
7.8. Функции рецепторов Гольджи	88
7.9. Полисинаптические рефлексы	89
7.10. Вегетативные рефлексы спинного мозга	90
7.11. Проводящие пути спинного мозга	91
7.11.1. Восходящие пути	91
7.11.2. Нисходящие пути	91
7.11.3. Синдром Броун-Секара	92
7.12. Возрастные особенности рефлекторной и проводниковой функций спинного мозга	92
Заключительные замечания	93
Контрольные вопросы	93
Глава 8. Физиология ствола мозга	94
8.1. Задний мозг	94
8.1.1. Сегментарные центры заднего мозга	94
8.1.2. Надсегментарные центры заднего мозга	96
8.1.3. Проводниковые функции заднего мозга	96
8.1.4. Рефлекторные функции заднего мозга	97
8.2. Средний мозг	97
8.2.1. Сегментарные центры среднего мозга	97
8.2.2. Надсегментарные центры среднего мозга	98
8.2.3. Проводниковая функция среднего мозга	99
8.2.4. Рефлекторные функции среднего мозга	99
8.2.5. Децеребрационная ригидность и ее механизмы	101
8.3. Ретикулярная формация	103
8.3.1. Анатомические особенности ретикулярной формации	103
8.3.2. Функции ретикулярной формации	104
8.4. Возрастные особенности ствола мозга	106
Заключительные замечания	107
Контрольные вопросы	107

Глава 9. Физиология промежуточного мозга. Лимбическая система	108
9.1. Структура и функции таламуса	108
9.1.1. Специфические ядра таламуса	108
9.1.2. Ассоциативные ядра таламуса	109
9.1.3. Неспецифические ядра таламуса	110
9.2. Гипоталамус	110
9.2.1. Ядра гипоталамуса и их связи	110
9.2.2. Функции ядер гипоталамуса	112
9.3. Лимбическая система	114
9.3.1. Анатомические структуры лимбической системы	114
9.3.2. Гиппокамп	116
9.3.3. Миндалина	117
9.3.4. Функция лимбической коры	117
9.4. Возрастные особенности промежуточного мозга	118
Заключительные замечания	118
Контрольные вопросы	119
Глава 10. Мозжечок и базальные ганглии. Регуляция движений	120
10.1. Мозжечок	120
10.1.1. Функциональное деление мозжечка	120
10.1.2. Афферентные связи мозжечка	120
10.1.3. Эфферентные пути мозжечка	123
10.1.4. Строение и функции коры мозжечка	125
10.1.5. Функции мозжечка	126
10.1.6. Симптомы поражения мозжечка	126
10.2. Базальные ядра	129
10.2.1. Функции базальных ганглиев	129
10.2.2. Функциональные связи базальных ядер	130
10.2.3. Нарушения функции базальных ганглиев	130
10.3. Регуляция движений	133
10.3.1. Пирамидная система	133
10.3.2. Непирамидная (экстрапирамидная) система	134
10.3.3. Функции различных отделов головного мозга в регуляции движений	134
10.4. Возрастные особенности регуляции движений	137
Заключительные замечания	137
Контрольные вопросы	137
Глава 11. Кора больших полушарий	138
11.1. Общие принципы организации коры	138
11.1.1. Нейронный состав коры	139
11.1.2. Связи неокортекса	140
11.1.3. Слои коры больших полушарий	140
11.1.4. Колончатая организация зон коры	142
11.2. Принципы разделения коры на области	144
11.2.1. Взгляды на локализацию функций в коре	144
11.2.2. Функциональная топография новой коры	145
11.2.3. Специализация и доминирование полушарий	150
11.3. Эволюционное развитие неокортекса	152
11.4. Электрофизиологические корреляты активности и методы исследования коры головного мозга	153
11.4.1. Электрофизиологические особенности корковых нейронов	153
11.4.2. Электроэнцефалограмма	153
11.4.3. Вызванные потенциалы	155

11.4.4. Постоянные потенциалы коры головного мозга	156
11.4.5. Исследование структур и функций мозга с помощью анализа изображений	156
11.5. Возрастные особенности больших полушарий	158
11.5.1. Кора больших полушарий в онтогенезе	158
11.5.2. Электрические процессы в коре больших полушарий в онтогенезе	158
Заключительные замечания	159
Контрольные вопросы	160
Глава 12. Автономная нервная система	161
12.1. Части автономной нервной системы	161
12.2. Эмбриональный источник клеток автономной нервной системы	162
12.3. Обобщенное представление основных функций, контролируемых автономной нервной системой	162
12.4. Структура дуги автономного рефлекса	163
12.5. Чувствительное звено дуги автономного рефлекса	164
12.6. Ассоциативное (вставочное, преганглионарное) звено	166
12.7. Эфферентное звено	168
12.8. Синаптическая передача в автономной нервной системе	169
12.9. Принципиальное представление об эффекторных путях автономной нервной системы	172
12.10. Подразделение автономной нервной системы	174
12.11. Анатомические структуры	174
12.11.1. Симпатическая нервная система	174
12.11.2. Парасимпатическая нервная система	177
12.11.3. Метасимпатическая нервная система	178
12.12. Рефлекторные процессы, возникающие при раздражении рецепторов дуги висцерального рефлекса	181
12.12.1. Висцеро-висцеральный рефлекс	181
12.12.2. Висцеросоматический рефлекс	184
12.12.3. Висцеросенсорный рефлекс	184
12.13. Аксон-рефлекс	184
12.14. Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы	185
12.15. Мониторинг и управление деятельностью рабочего органа	185
12.16. Тоническая активность	187
12.17. Роль автономной нервной системы в деятельности эффекторных органов	188
12.18. Автономные центры регуляции висцеральных функций	191
12.19. Контроль деятельности висцеральных систем	192
12.19.1. Возрастные особенности автономной нервной системы	193
12.19.2. Оценка тонуса отделов автономной нервной системы в детском возрасте	195
Заключительные замечания	196
Контрольные вопросы	198
Глава 13. Физиология высшей нервной деятельности*	199
Глава 14. Общая физиология эндокринной системы	200
14.1. Основные понятия эндокринологии	200
14.1.1. Классификация гормонов	201
14.1.2. Свойства гормонов	201

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



14.1.3. Функции гормонов	202
14.1.4. Влияния гормонов на организм	202
14.1.5. Регуляция активности эндокринных желез	203
14.1.6. Методы исследования деятельности желез внутренней секреции	205
14.1.7. Образование гормонов	206
14.1.8. Транспорт и метаболизм гормонов	207
14.1.9. Механизм действия гормонов	207
14.2. Взаимодействие с мембранными рецепторами	208
14.2.1. Сигнальные пути цАМФ-зависимой протеинкиназы (протеинкиназы А)	208
14.2.2. Система гуанилатциклаза—цГМФ	211
14.2.3. Протеинкиназа С и связанные с ней сигнальные пути	212
14.2.4. Сигнальный путь арахидоновой кислоты	213
14.2.5. Система кальций—кальмодулин	214
14.2.6. Рецепторы с собственной ферментативной активностью (каталитические рецепторы)	214
14.2.7. Ras-подобные мономерные G-белки и опосредованные ими пути трансдукции	216
14.2.8. Взаимодействие с ядерными и цитоплазматическими рецепторами	218
14.3. Основные механизмы нарушения функционирования эндокринной системы	218
Заключительные замечания	219
Контрольные вопросы	220
Глава 15. Частная физиология эндокринной системы	221
15.1. Гормоны гипоталамуса	221
15.1.1. Киспептин — регуляторный пептид, контролирующий репродукцию	225
15.2. Гипофиз	226
15.2.1. Гормоны аденогипофиза	227
15.2.2. Гормоны задней доли гипофиза (нейрогипофиза)	236
15.2.3. Гормоны промежуточной доли	240
15.3. Гормоны щитовидной железы (тироксин, трийодтиронин)	240
15.4. Гормоны, регулирующие уровень кальция в плазме	245
15.4.1. Тиреокальцитонин	245
15.4.2. Паратгормон (паратиреоидный гормон, паратирин)	247
15.4.3. Влияния витамина D	248
15.4.4. Обмен минералов и костная ткань	249
15.5. Гормоны надпочечников	253
15.5.1. Минералокортикоиды (альдостерон, дезоксикортикостерон)	255
15.5.2. Глюкокортикоиды (кортизол, кортикостерон)	257
15.5.3. Половые гормоны	260
15.5.4. Гормоны мозгового вещества надпочечников (катехоламины)	260
15.5.5. Симпатoadреналовая система	262
15.5.6. Система гипоталамус—гипофиз—надпочечники	263
15.6. Гормоны островкового аппарата поджелудочной железы	265
15.6.1. Инсулин	265
15.6.2. Глюкагон	268
15.6.3. Соматостатин	269
15.6.4. Гомеостазис глюкозы	270
15.7. Половые гормоны	272
15.7.1. Мужские половые гормоны	273
15.7.2. Женские половые гормоны	274
15.7.3. Гормональная регуляция менструального цикла	277

15.8. Эпифиз	280
15.9. Плацента	282
15.10. Гормоны, вырабатываемые внутренними органами	282
15.10.1. Гормоны почек	282
15.10.2. Предсердный натрийуретический пептид	285
15.10.3. Другие регуляторные соединения	286
15.11. Возрастные особенности функции желез внутренней секреции	286
15.11.1. Гипофиз	287
15.11.2. Щитовидная железа	288
15.11.3. Паращитовидные железы	288
15.11.4. Надпочечники	288
15.11.5. Поджелудочная железа	289
15.11.6. Половые железы	289
15.11.7. Тимус	290
15.11.8. Эпифиз	290
Заключительные замечания	291
Контрольные вопросы	292
ЧАСТЬ III. СЕНСОРНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	293
Глава 16. Основные понятия сенсорной физиологии	295
16.1. Разделы сенсорной физиологии	295
16.2. Основные понятия сенсорной физиологии	296
16.3. Отделы анализаторов	298
16.4. Классификация рецепторов	299
16.5. Общие принципы строения анализаторов	301
16.6. Основные функции анализаторов	302
16.7. Механизмы возбуждения рецепторов	303
16.8. Свойства рецепторных потенциалов	305
16.9. Адаптация анализаторов	305
16.10. Общая субъективная сенсорная физиология	307
16.10.1. Краткая историческая справка	307
16.10.2. Основные характеристики ощущений	308
16.10.3. Интенсивность ощущения: абсолютные и дифференциальные пороги	309
Заключительные замечания	309
Контрольные вопросы	310
Глава 17. Соматическая и висцеральная чувствительность. Ноцицепция	311
17.1. Классификация соматических ощущений	311
17.2. Тактильная чувствительность	311
17.2.1. Тактильные рецепторы	312
17.2.2. Тактильное различие и передача сигналов	316
17.3. Проприоцептивное чувство	316
17.4. Температурная чувствительность	317
17.5. Висцеральная чувствительность	320
17.6. Пути передачи соматосенсорных сигналов	322
17.6.1. Система заднего столба	323
17.6.2. Система переднебокового канатика	323
17.6.3. Соматосенсорная кора	324
17.7. Ноцицептивная система	324
17.7.1. Компоненты боли	326
17.7.2. Оценка и выражение боли	327
17.7.3. Рецепция боли	328
17.7.4. Передача болевых сигналов	330

17.8. Система подавления боли	331
17.8.1. Теория воротного контроля боли	332
17.8.2. Нейромедиаторы антиноцицептивной системы	335
17.9. Патологическая боль	337
17.10. Отраженная боль	338
17.11. Висцеральная боль	339
17.12. Возрастные особенности соматосенсорного анализатора	339
Заключительные замечания	340
Контрольные вопросы	341
Глава 18. Слух и равновесие	342
18.1. Слуховая сенсорная система	342
18.1.1. Физические характеристики звуковых сигналов	343
18.1.2. Орган слуха	345
18.1.3. Улитка и кортиеv орган	346
18.1.4. Проведение звука к улитке	350
18.1.5. Костная проводимость	351
18.1.6. Передача звуковых волн в улитке	352
18.1.7. Возбуждение волосковых клеток	352
18.1.8. Детектирование характеристик звука	355
18.1.9. Слуховые пути и центры	356
18.1.10. Определение направления звука	357
18.1.11. Патофизиология нарушения слуха	358
18.2. Пространственная ориентация	359
18.2.1. Вестибулярный аппарат	359
18.2.2. Вестибулярные волосковые клетки	361
18.2.3. Стимуляция полукружных каналов	362
18.2.4. Стимуляция маточки и мешочка	363
18.2.5. Проекционные пути вестибулярного аппарата	363
18.2.6. Нарушения вестибулярной системы	365
18.3. Возрастные особенности слуховой и вестибулярной сенсорной систем	365
18.3.1. Возрастные особенности слуховой сенсорной системы	365
18.3.2. Возрастные особенности вестибулярной сенсорной системы	366
Заключительные замечания	366
Контрольные вопросы	367
Глава 19. Зрение	368
19.1. Орган зрения	368
19.2. Оптика глаза	370
19.2.1. Основы физиологической оптики	370
19.2.2. Диоптрический аппарат глаза	371
19.2.3. Редуцированный глаз	372
19.2.4. Аккомодация	373
19.2.5. Оптические недостатки глаза и аномалии рефракции	375
19.2.6. Реакции зрачка	378
19.3. Восприятие пространства	379
19.3.1. Острота зрения	379
19.3.2. Поле зрения	381
19.3.3. Определение расстояния от глаза до объекта. Восприятие глубины	381
19.4. Роль движения глаз для зрения	384
19.5. Функции рецепторов и нейронов сетчатки	386
19.5.1. Анатомические и функциональные особенности сетчатки	386
19.5.2. Фоторецепторные клетки	387
19.5.3. Фототрансдукция	388

19.5.4. Ионные основы фоторецепторных потенциалов	391
19.5.5. Электрические ответы сетчатки	392
19.5.6. Нейронная организация сетчатки	393
19.5.7. Функциональные типы нейронов сетчатки	394
19.6. Нейрофизиология и психофизика восприятия света и темноты	398
19.6.1. Световая и темновая адаптация	398
19.6.2. Нейронные механизмы световой и темновой адаптации	399
19.7. Цветовое зрение	401
19.7.1. Теории цветового зрения	401
19.7.2. Нарушения цветового зрения	402
19.7.3. Оценка цветоразличительной способности глаза	403
19.8. Зрительные нервные пути и центры	403
19.8.1. Зрительная кора	404
19.8.2. Распознавание образов	405
19.9. Возрастные особенности зрительной сенсорной системы	407
Заключительные замечания	409
Контрольные вопросы	410
Глава 20. Обоняние и вкус	411
20.1. Обоняние	412
20.1.1. Обонятельная слизистая оболочка	412
20.1.2. Обонятельная рецепция	413
20.1.3. Адаптация	415
20.1.4. Восходящие пути и обонятельный мозг	415
20.1.5. Нарушения обоняния	418
20.2. Вкус	418
20.2.1. Рецепторы вкуса	418
20.2.2. Основные вкусы	419
20.2.3. Вкусовой порог и адаптация	420
20.2.4. Механизмы возбуждения вкусовых клеток	420
20.2.5. Проводящие пути вкусовой чувствительности	423
20.3. Возрастные особенности обоняния и вкуса	424
Заключительные замечания	425
Контрольные вопросы	426
ЧАСТЬ IV. ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ	427
Глава 21. Кровь	429
21.1. Функции крови	429
21.2. Состав, количество и физико-химические свойства крови	430
21.2.1. Объемы крови	430
21.2.2. Вязкость и относительная плотность крови	432
21.2.3. Осмотическое и онкотическое давление	433
21.2.4. Реакция крови и поддержание ее постоянства	434
21.3. Плазма крови	436
21.3.1. Белки плазмы крови	437
21.3.2. Вещества, транспортируемые плазмой крови	441
21.4. Клеточные элементы крови	442
21.4.1. Гемопоз	442
21.4.2. Эритроциты	445
21.4.3. Лейкоциты	450
21.4.4. Кровяные пластинки	460
21.5. Гемостаз	463
21.5.1. Этапы гемостаза	463
21.5.2. Гемостатические реакции тромбоцитов	463
21.5.3. Система гемостаза	466

21.6. Группы крови	474
21.6.1. Агглютинация	474
21.6.2. Группы крови системы АВ0	475
21.6.3. Система Rh	479
21.7. Возрастные особенности системы крови	481
Заключительные замечания	485
Контрольные вопросы	487
Глава 22. Кровообращение	488
22.1. Деятельность сердца	488
22.1.1. Общая физиология сердца	488
22.1.2. Строение сердца	490
22.1.3. Структура миокарда	492
22.1.4. Физиологические свойства сердечной мышцы	495
22.1.5. Внешние проявления деятельности сердца	507
22.1.6. Электрокардиография	511
22.1.7. Нагнетательная функция сердца	531
22.1.8. Регуляция сердечной деятельности	535
22.2. Физиология сосудистой системы	546
22.2.1. Основы гемодинамики	546
22.2.2. Морфофункциональная характеристика сосудистой системы	551
22.2.3. Артериальный отдел большого круга кровообращения	557
22.2.4. Венозный отдел большого круга кровообращения	567
22.2.5. Микроциркуляция	571
22.2.6. Измерение кровотока	579
22.2.7. Регуляция регионарного кровообращения	580
22.3. Общие принципы регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы	590
22.3.1. Основы физиологии нейрогенной (рефлекторной) регуляции деятельности и функциональных состояний сердца и сосудов	590
22.3.2. Сосудодвигательный центр	590
22.3.3. Рефлексогенные зоны	593
22.3.4. Классификация рефлексов системы кровообращения	598
22.4. Кровообращение в отдельных органах и его регуляция*	607
22.5. Кровообращение при различных физиологических и патологических состояниях*	607
22.6. Система кровообращения у детей	607
22.6.1. Система кровообращения плода и новорожденного	607
22.6.2. Особенности строения, положения и функции сердца у детей	607
22.6.3. Функциональные особенности детского сердца	608
22.6.4. Физические проявления деятельности сердца	609
22.6.5. Особенности сосудистой и лимфатической системы у детей	610
22.6.6. Артериальное давление в детском возрасте	611
22.6.7. Особенности регуляции сердечно-сосудистой системы у детей	611
Заключительные замечания	612
Контрольные вопросы	615
Глава 23. Дыхание	616
23.1. Внешнее дыхание	616
23.1.1. Функции дыхательной системы	616
23.1.2. Дыхательные движения	619

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



23.1.3. Дыхательные экскурсии грудной клетки	620
23.1.4. Метод измерения подвижности грудной клетки	622
23.1.5. Типы дыхания	622
23.1.6. Давление в дыхательном аппарате	623
23.1.7. Давление в плевральной полости (щели)	623
23.1.8. Эластическая тяга легких	624
23.1.9. Работа, совершаемая при дыхании*	629
23.1.10. Оценка функции внешнего дыхания	629
23.1.11. Вентиляция легких	634
23.2. Газообмен	636
23.2.1. Содержание газов в альвеолах	636
23.2.2. Диффузия газов	637
23.2.3. Альвеолярно-капиллярный барьер	638
23.2.4. Законы диффузии	638
23.2.5. Диффузионная способность легких	640
23.2.6. Соотношение вентиляции и перфузии легких	641
23.3. Транспорт газов кровью	644
23.3.1. Дыхательные пигменты	644
23.3.2. Формы гемоглобина	647
23.3.3. Содержание гемоглобина в крови	647
23.3.4. Метаболизм гемоглобина*	650
23.3.5. Транспорт кислорода	650
23.3.6. Транспорт углекислого газа	655
23.4. Регуляция дыхания	658
23.4.1. Центральные генез дыхательного ритма	658
23.4.2. Влияние химических факторов на дыхание	664
23.4.3. Рефлекторная регуляция дыхания	670
23.5. Патологические типы дыхания*	673
23.6. Искусственное дыхание*	673
23.7. Стимуляция дыхания при физической нагрузке*	673
23.8. Особенности дыхания у детей	674
23.8.1. Органы дыхания в антенатальном периоде	674
23.8.2. Первый вдох новорожденного	674
23.8.3. Развитие органов дыхания после рождения	676
23.8.4. Внешнее дыхание	677
23.8.5. Газообмен у детей	679
23.8.6. Содержание газов в крови	680
23.8.7. Регуляция дыхания	682
Заключительные замечания	682
Контрольные вопросы	684
Глава 24. Пищеварение	685
24.1. Общие представления о пищеварении	685
24.1.1. Типы пищеварения	686
24.1.2. Конвейерный принцип организации пищеварения	688
24.1.3. Пищеварительные функции пищеварительного тракта	693
24.1.4. Непищеварительные функции пищеварительного тракта	698
24.1.5. Методы изучения пищеварительных функций	701
24.1.6. Фазы секреции пищеварительных желез	704

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>.



24.2. Механизмы регуляции желудочно-кишечного тракта	705
24.2.1. Внутренняя и внешняя нервная регуляция	705
24.2.2. Аfferентная иннервация желудочно-кишечного тракта	707
24.2.3. Интерстициальные клетки Кахала	708
24.2.4. Функциональный модуль метасимпатических узлов желудочно-кишечного тракта	709
24.2.5. Желудочно-кишечные рефлексy	711
24.2.6. Гормоны и пептиды желудочно-кишечного тракта	711
24.2.7. Кровоснабжение и функциональная активность пищеварительного тракта	716
24.3. Секреторная функция пищеварительного тракта	717
24.3.1. Основные механизмы секреции	717
24.3.2. Секреция в полости рта и в пищеводе	718
24.3.3. Секреторная функция желудка	721
24.3.4. Секреторная функция поджелудочной железы	731
24.3.5. Секреторная функция печени	738
24.3.6. Секреторная функция тонкой кишки	748
24.3.7. Секреторная функция толстой кишки	750
24.4. Переваривание пищи и всасывание	751
24.4.1. Гидролиз основных типов питательных веществ	752
24.4.2. Всасывание в пищеварительном тракте	755
24.5. Газы желудочно-кишечного тракта	764
24.6. Микрофлора пищеварительного тракта	765
24.7. Моторная функция пищеварительного тракта	767
24.7.1. Электрические свойства миоцитов	767
24.7.2. Виды моторики	768
24.7.3. «Голодный» мигрирующий моторный комплекс	769
24.7.4. Жевание	771
24.7.5. Глотание	772
24.7.6. Моторика желудка	774
24.7.7. Рвота	779
24.7.8. Моторная деятельность тонкой кишки	779
24.7.9. Моторика толстой кишки	782
24.7.10. Дефекация	783
24.8. Пищеварительная система у детей	785
24.8.1. Пищеварение в полости рта	785
24.8.2. Акт сосания	787
24.8.3. Акт глотания и жевания	787
24.8.4. Пищеварение в желудке	788
24.8.5. Возрастные особенности поджелудочной железы	789
24.8.6. Возрастные особенности функции печени	789
24.8.7. Пищеварение в тонкой кишке у детей	790
24.8.8. Пищеварение в толстой кишке у детей	790
Заключительные замечания	791
Контрольные вопросы	794
Глава 25. Метаболизм и терморегуляция	795
25.1. Обмен веществ	795
25.1.1. Обмен белков	796
25.1.2. Обмен липидов	799
25.1.3. Обмен углеводов	802
25.1.4. Обмен минеральных солей и воды	804
25.1.5. Витамины	806

25.2. Физиология питания	807
25.2.1. Калорийность пищевых продуктов	808
25.2.2. Усвоение и биологическая ценность питательных веществ	808
25.2.3. Нормы питания человека	808
25.2.4. Теория сбалансированного питания	811
25.3. Голод и насыщение	814
25.3.1. Факторы, регулирующие количество потребляемой пищи	814
25.3.2. Нейрогуморальная регуляция пищевого поведения	816
25.3.3. Влияние гастроинтестинальных гормональных факторов на пищевое поведение	818
25.3.4. Расстройства питания	819
25.4. Энергетический обмен	820
25.4.1. Основные понятия	820
25.4.2. Методы исследования энергообмена	821
25.4.3. Калорический эквивалент кислорода	822
25.4.4. Дыхательный коэффициент	823
25.4.5. Параметры обмена веществ в целом организме	824
25.4.6. Регуляция обмена энергии	829
25.5. Температура тела и ее регуляция	829
25.5.1. Общая характеристика системы терморегуляции	829
25.5.2. Температура тела человека	830
25.5.3. Теплопродукция	833
25.5.4. Теплоотдача	835
25.5.5. Регуляция температуры тела	837
25.5.6. Патофизиология терморегуляции	842
25.6. Обмен веществ и энергии в детском возрасте	845
25.6.1. Белковый обмен у детей	845
25.6.2. Углеводный обмен у детей	846
25.6.3. Жировой обмен у детей	847
25.6.4. Водно-солевой обмен у детей	847
25.6.5. Общий энергетический обмен у детей	848
25.6.6. Особенности терморегуляции у детей	849
Заключительные замечания	851
Контрольные вопросы	854
Глава 26. Физиология почек и мочевыделительной системы	855
26.1. Ренальные и экстраренальные пути экскреции	855
26.2. Основные механизмы функционирования почки	856
26.2.1. Функции почек	856
26.2.2. Строение почек и мочевыводящих путей	856
26.2.3. Кровоток в почках	858
26.2.4. Строение нефрона	859
26.2.5. Виды нефронов	862
26.3. Механизмы мочеобразования	863
26.4. Клубочковая фильтрация	865
26.4.1. Фильтрационный барьер	865
26.4.2. Состав первичной мочи	866
26.4.3. Скорость клубочковой фильтрации	867
26.4.4. Эффективное фильтрационное давление	867
26.4.5. Регуляция почечного кровотока и фильтрации	868
26.5. Методы исследования выделительной функции почек	870
26.6. Реабсорбция в канальцах нефрона	872
26.6.1. Общая характеристика	872
26.6.2. Локализация транспортных процессов	878
26.6.3. Регуляция реабсорбции	886

26.7. Особенности транспорта отдельных соединений	887
26.7.1. Транспорт воды и электролитов	887
26.7.2. Транспорт органических веществ	893
26.7.3. Секреция органических анионов и катионов	901
26.7.4. Почечные камни	902
26.8. Концентрирование и разведение мочи	904
26.8.1. Осмоляльность фильтрата в почечных канальцах	904
26.8.2. Условия для формирования концентрированной мочи	906
26.8.3. Противоточно-поворотный механизм	906
26.8.4. Роль мочевины в концентрировании мочи	908
26.9. Роль почек в регуляции кислотно-основного состояния	908
26.10. Осмо- и волюморегулирующая функция почек	911
26.11. Экскреторная функция почек	913
26.12. Метаболическая функция почек	913
26.13. Мочевыделительная система	914
26.13.1. Анатомо-физиологические особенности мочевыделительной системы	914
26.13.2. Мочеиспускание	915
26.14. Диализ и трансплантация почки	918
26.15. Возрастные особенности функции почек	919
26.15.1. Мочеобразовательная функция почек у детей	919
26.15.2. Состав и объем мочи. Мочевыведение	921
Заключительные замечания	922
Контрольные вопросы	923
Глава 27. Водный и электролитный баланс. Регуляция кислотно-основного равновесия*	924
Глава 28. Защитные системы организма*	924
ЧАСТЬ V. ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗРАСТНОГО РАЗВИТИЯ	925
Глава 29. Репродуктивная система	927
29.1. Анатомо-физиологические особенности половой системы мужчин и женщин	927
29.1.1. Половые железы	927
29.1.2. Мужские половые органы	928
29.1.3. Женские половые органы	930
29.2. Половая жизнь	933
29.2.1. Половое влечение	933
29.2.2. Возраст и частота половых сношений	934
29.3. Половой акт	935
29.3.1. Последовательность половых реакций у мужчин	935
29.3.2. Последовательность половых реакций у женщин	940
29.3.3. Половой цикл	943
29.4. Гормональная регуляция репродуктивной системы	944
29.5. Регуляция функции гонад у мужчин	945
29.5.1. Гонадолиберин и гонадотропные гормоны	945
29.5.2. Действие андрогенов	945
29.5.3. Сперматогенез	947
29.5.4. Сперматозоиды и сперма	948

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



29.6. Овариальный и менструальный циклы у женщин	950
29.6.1. Гормональная регуляция женской половой системы	950
29.6.2. Овогенез	950
29.6.3. Менструальный цикл	953
29.7. Предупреждение оплодотворения	956
29.8. Экстракорпоральное оплодотворение	959
29.9. Половое созревание и менопауза	959
29.9.1. Формирование гонад в пренатальном периоде	959
29.9.2. Половое созревание	961
29.9.3. Менопауза	965
Заключительные замечания	967
Контрольные вопросы	969
Глава 30. Беременность, роды и лактация	970
30.1. Оплодотворение	970
30.1.1. Передвижение гамет	971
30.1.2. Механизмы оплодотворения	972
30.2. Начальный период развития	973
30.2.1. Прозембрион (концептус)	973
30.2.2. Имплантация	975
30.2.3. Взаимодействия между эндометрием и бластоцистой	977
30.3. Эмбриональный период	977
30.3.1. Провизорные органы	978
30.3.2. Система мать—плод	980
30.3.3. Плацента	980
30.4. Развитие плода	984
30.4.1. Гемодинамика плода	984
30.4.2. Развитие дыхательной системы	985
30.4.3. Метаболизм плода	986
30.4.4. Пищеварительная система плода	986
30.4.5. Мочевыделительная система плода	987
30.4.6. Развитие нервной системы	987
30.4.7. Иммунная система плода	988
30.4.8. Эндокринная система плода	988
30.5. Организм женщины при беременности	989
30.5.1. Масса тела	989
30.5.2. Сердечно-сосудистая система	989
30.5.3. Кровь	991
30.5.4. Дыхательная система	992
30.5.5. Почки и мочевыводящие пути	993
30.5.6. Пищеварительная система	993
30.5.7. Эндокринная система	994
30.5.8. Иммунная система	994
30.5.9. Костно-мышечная система и кожа	994
30.5.10. Питание	995
30.6. Роды	996
30.6.1. Факторы, влияющие на прохождение плода через малый таз	997
30.6.2. Механизмы и регуляция родов	997
30.7. Послеродовой период	999
30.8. Молочные железы и лактация	1000
30.8.1. Развитие молочной железы	1000
30.8.2. Молочная железа репродуктивного возраста	1001
30.8.3. Лактирующая молочная железа	1002

30.9. Физиология новорожденного	1005
30.9.1. Дыхание	1006
30.9.2. Система кровообращения	1006
30.9.3. Почка новорожденного	1007
30.9.4. Масса тела и обмен веществ	1007
30.9.5. Теплопродукция	1008
30.9.6. Питание и функции желудочно-кишечного тракта	1008
30.9.7. Иммунная система	1009
Заключительные замечания	1009
Контрольные вопросы	1011
Глава 31. Физиология старения*	1012
ЧАСТЬ VI. АДАПТАЦИЯ ОРГАНИЗМА К ДЕЙСТВИЮ ФИЗИЧЕСКИХ НАГРУЗОК И ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ	1013
Глава 32. Физиология физической нагрузки	1015
32.1. Понятие о нагрузке, работе и напряжении	1015
32.2. Типы работы	1015
32.3. Оценка мышечной активности	1016
32.3.1. Сила, мощность и выносливость мышц	1016
32.3.2. Метаболические системы во время физической деятельности	1017
32.3.3. Восстановление мышечных метаболических систем после физической деятельности	1019
32.4. Реакции сердечно-сосудистой системы на физическую нагрузку	1020
32.4.1. Сердечно-сосудистая система в условиях динамической нагрузки	1020
32.4.2. Реакции сердечно-сосудистой системы на изометрическую нагрузку	1022
32.4.3. Реакции сердца и сосудов на разовые и постоянные мышечные нагрузки	1022
32.5. Дыхание и физическая нагрузка	1023
32.6. Действие физической тренировки на липиды крови	1024
32.7. Работа и водно-электролитный баланс	1025
32.8. Физическая нагрузка и гомеостазис кальция	1025
32.9. Физическая нагрузка и пищеварение	1026
32.10. Терморегуляция при динамической работе	1026
32.11. Гормональная регуляция во время динамической работы	1027
32.12. Пределы работоспособности	1028
32.13. Утомление и истощение	1030
32.13.1. Утомление и восстановление	1030
32.13.2. Физическое утомление	1031
32.13.3. Нервно-психическое утомление	1032
32.13.4. Перегрузки и истощение	1033
32.13.5. Обратная связь и регуляция при выполнении работы	1034
32.14. Адаптивные процессы при тренировке	1035
32.14.1. Влияние спортивных тренировок на мышцы и их производительность	1036
32.14.2. Влияние тренировки на сердечно-сосудистую систему	1037
32.14.3. Влияние тренировки на дыхательную систему	1038
Заключительные замечания	1038
Контрольные вопросы	1039

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



Глава 33. Физиология экстремальных состояний	1040
33.1. Функционирование организма при подъеме на большие высоты	1040
33.1.1. Кислородная недостаточность	1040
33.1.2. Высотная болезнь	1041
33.1.3. Кратковременная адаптация к большой высоте	1044
33.1.4. Акклиматизация к большой высоте	1045
33.2. Авиа- и космические полеты	1048
33.2.1. Влияние сил ускорения на организм в авиационной и космической физиологии	1048
33.3. Космическая физиология	1052
33.3.1. Силы ускорения в космическом полете	1052
33.3.2. Искусственный климат в герметичном космическом корабле	1052
33.3.3. Невесомость в космосе	1053
33.3.4. Детренированность сердечно-сосудистой, мышечной и костной систем при длительном действии невесомости	1054
33.3.5. Воздействие на систему крови	1054
33.4. Физиология подводных погружений	1055
33.4.1. Подводное погружение без специального снаряжения	1056
33.4.2. Погружение на глубину с аппаратами	1058
33.4.3. Ориентация под водой	1061
33.4.4. Специфические физиологические проблемы в подводных лодках	1061
33.5. Адаптация к действию низкой температуры	1062
33.5.1. Кровообращение при низких внешних температурах	1063
33.5.2. Дыхание в условиях низких температур	1063
33.5.3. Изменения системы крови под воздействием холода	1064
33.5.4. Пребывание в холодной воде	1065
33.6. Адаптация к действию высокой температуры	1066
33.6.1. Кровообращение при воздействии высоких температур	1066
33.6.2. Дыхание при высоких температурах	1068
33.6.3. Изменения системы крови под влиянием повышенных температур	1069
Заключительные замечания	1070
Контрольные вопросы	1071
Список литературы	1072
Предметный указатель	1075

Глава 11

КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Глубокие борозды делят каждое полушарие большого мозга на лобную, височную, теменную, затылочную доли и островок (рис. 11.1). Островок расположен в глубине силвиевой борозды и закрыт сверху частями лобной и теменной долей мозга.

11.1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ КОРЫ

Полушария большого мозга состоят из белого вещества, покрытого снаружи серым, или *корой*. 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.

Кора головного мозга представляет собой многослойную нейронную ткань со множеством складок *общей площадью* (в обоих полушариях) примерно 2200 см^2 (что соответствует квадрату со сторонами $47 \times 47 \text{ см}$). Ее *толщина* колеблется от 1,3 до 4,5 мм, а *общий объем* равен 600 см^3 . В состав коры головного мозга входит 10^9 – 10^{10} нейронов и множество глиальных клеток.

В соответствии с историей развития коры больших полушарий выделяют *древнюю (архикортекс)*, *старую (палеокортекс)* и *новую кору (неокортекс)*. Последняя особенно быстро развивалась в процессе эволюции млекопитающих, что проявляется в значительных различиях между новой корой приматов и более

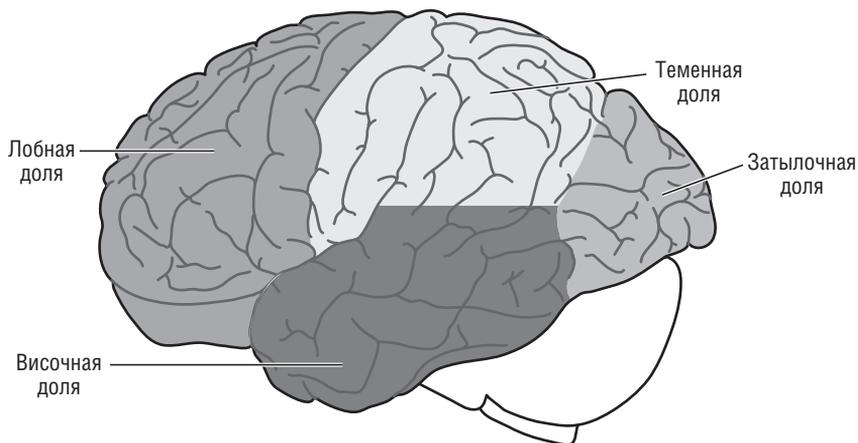


Рис. 11.1. Основные доли коры больших полушарий, вид сбоку

примитивных видов животных. К древней коре относят *обонятельные луковички*, в которые поступают афферентные волокна от обонятельного эпителия слизистой оболочки полости носа, *обонятельные тракты*, расположенные на нижней поверхности лобной доли, *обонятельные бугорки*, в которых расположены вторичные обонятельные центры. Старая кора включает *поясную извилину*, *извилину гиппокампа* и *миндалину*. Все остальные области относятся к новой коре.

Различные области коры взаимодействуют друг с другом посредством внутрикорткальных ассоциативных связей или с помощью подкорковых структур (таламус, базальные ганглии). Регионы коры, находящиеся в разных полушариях, связаны друг с другом волокнами мозолистого тела, что позволяет передавать информацию из одного полушария в другое.

11.1.1. Нейронный состав коры

Образующие кору нейроны по своей геометрии и функции подразделяются на несколько групп.

Одну группу составляют варьирующие по размеру *пирамидные клетки*. Название отражает характерную форму их тел. Они ориентированы вертикально по отношению к поверхности коры и имеют тело треугольной формы (рис. 11.2). 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*. Они имеют короткие сильно ветвящиеся дендриты и аксоны, формирующие внутрикортковые связи. Звездчатые клетки бывают возбуждающими и тормозными. Аксоны возбуждающих клеток перпендикулярны поверхности коры, то есть параллельны апикальным дендритам пирамидных клеток, с которыми они образуют многочисленные синаптические контакты. Аксоны тормозных звездчатых клеток проходят горизонтально, то есть параллельно поверхности коры. Их синапсы образуют вокруг участков пирамидной

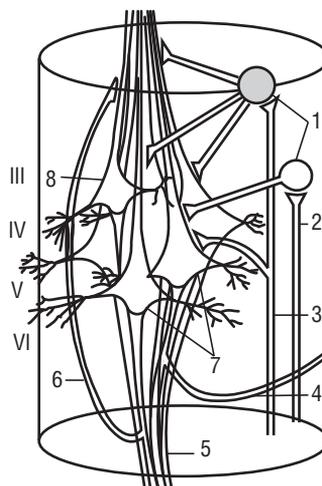


Рис. 11.2. Структурный микромодуль сенсорной коры: III–VI — корковые слои; 1 — интернейроны; 2 — афферентный вход, контактирующий с интернейроном; 3 — афферентный вход, образующий терминали на пирамидных нейронах; 4 — возвратная коллатераль аксона, вступающая в контакт с тормозным интернейроном; 5 — пучок аксонов, выходящий за пределы колонки; 6 — возвратная коллатераль, обеспечивающая облегчающие влияния в пределах модуля; 7 — корково-спинномозговая пирамидная клетка; 8 — корковокрасноядерная пирамидная клетка

клетки вблизи аксона сплетение в виде корзинки, поэтому такие звездчатые клетки часто называют также *корзинчатыми*. Третья группа корковых нейронов включает *веретеновидные клетки*, имеющие длинный аксон, который ориентирован в горизонтальном или вертикальном направлении.

Возбуждающие клетки выделяют в основном нейромедиатор глутамат, тормозящие — ГАМК.

11.1.2. Связи неокортекса

Афферентные и эфферентные связи коры головного мозга также можно подразделить на несколько основных типов (рис. 11.3). К корковым эфферентам (кортико-фугальным волокнам) относятся: *проекционные волокна* к подкорковым структурам (например, кортико-спинальный, корково-мостовой и корково-таламический пути); *ассоциативные волокна*, идущие к другим областям коры *того же полушария*; *комиссуральные волокна*, соединяющие симметричные корковые области *разных полушарий*. Подавляющее большинство комиссуральных волокон проходит в составе мозолистого тела. Они весьма многочисленны; у человека их количество оценивается в 200 млн (по 100 млн в каждом направлении).

11.1.3. Слои коры больших полушарий

В пределах коры чередуются слои, то содержащие преимущественно тела нервных клеток, то образованные в основном их аксонами, поэтому на свежем срезе она выглядит полосатой. На основании формы и расположения клеток в неокортексе выделяют шесть слоев, и некоторые из них можно подразделить на два или более вторичных слоев. Кроме того, в связи с однородным строением ее называют **изокортексом**. Более древний тип коры — **аллокортекс** в основном трехслойный. Он расположен в глубине височных долей и с поверхности мозга

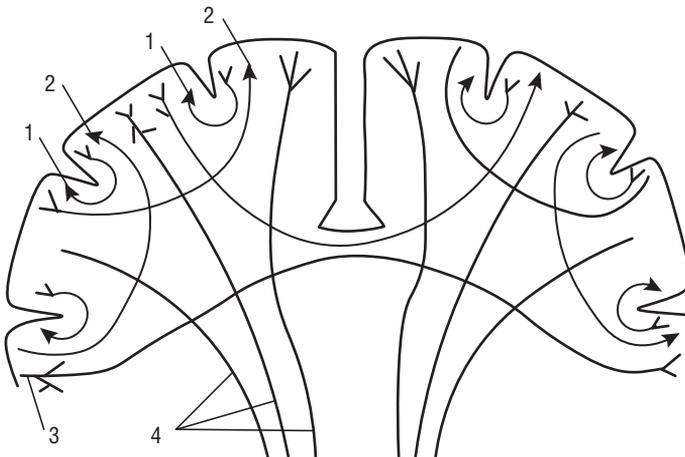


Рис. 11.3. Схема хода нервных волокон в больших полушариях головного мозга: 1 — короткие ассоциативные волокна; 2 — длинные ассоциативные волокна; 3 — комиссуральные волокна; 4 — проекционные волокна

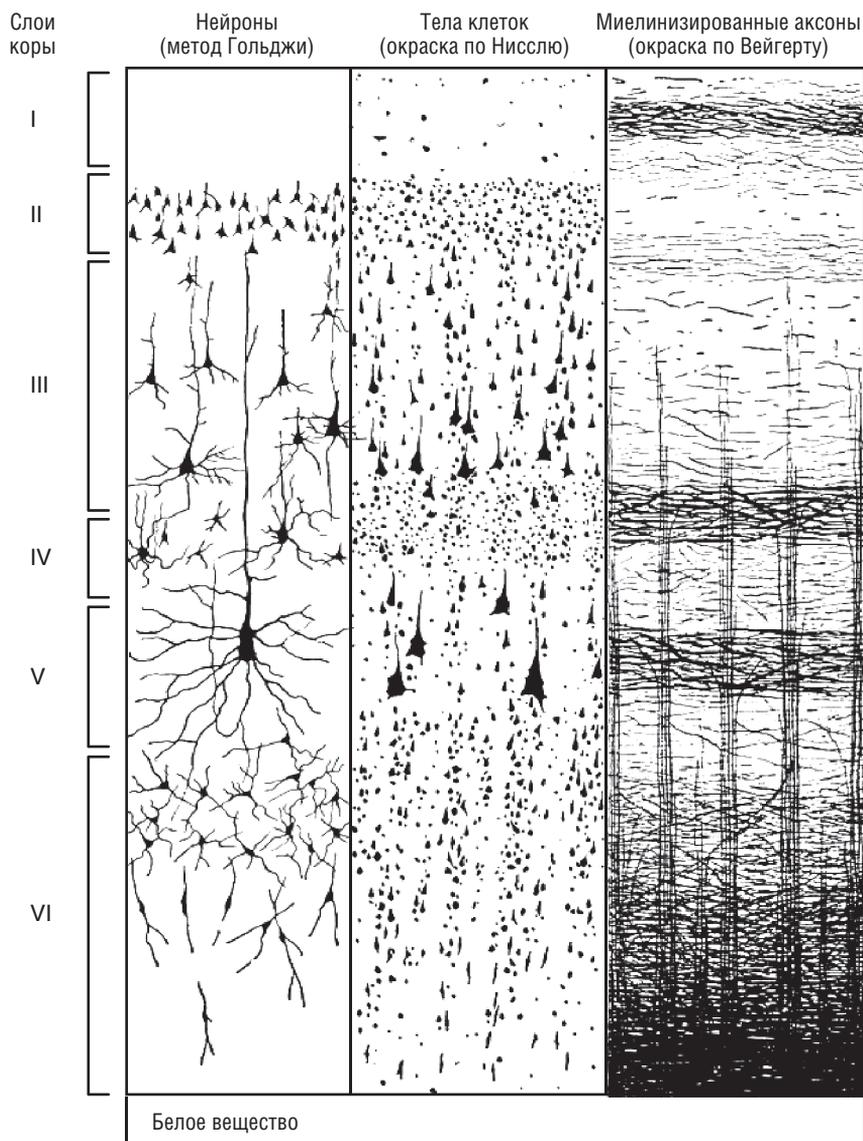


Рис. 11.4. Слои коры больших полушарий. Источник: Физиология человека (2010)

не виден. В состав аллокортекса входят *архикортекс*, *палеокортекс* и *производные коры* — ограда и миндалина.

В составе изокортекса выделяют (рис. 11.4) следующие слои (с поверхности вглубь).

I. *Молекулярный* (плексиформный). В этом слое располагаются преимущественно апикальные дендриты пирамидных клеток и аксоны звездчатых клеток, проходящие параллельно поверхности. Эти аксоны обеспечивают местные внутрикорковые связи.

II. *Наружный зернистый* (наружный гранулярный). В нем густо расположены мелкие нейроны самой различной формы, среди которых находятся малые пирамидные клетки. Нервные волокна здесь ориентированы преимущественно параллельно поверхности коры.

III. *Наружный пирамидный*. Он состоит в основном из пирамидных нейронов средней величины; более крупные клетки лежат в нем глубже.

IV. *Внутренний зернистый* (внутренний гранулярный). В этом слое рыхло расположены мелкие нейроны различной величины (звездчатые клетки), между которыми проходят пучки параллельных поверхности коры волокон. Главный вход слоя IV — специфичные афференты от таламуса, оканчивающиеся на клетках и иногда — непосредственно на пирамидных. Информация, поступающая от таламуса, передается в другие слои.

V. *Внутренний пирамидный*. Он состоит в основном из средних и крупных пирамидных клеток; особенно крупные они (гигантские пирамидные клетки Беца) в прецентральной извилине. У этих клеток имеются апикальные дендриты, простирающиеся вплоть до молекулярного слоя, и базальные дендриты, проходящие более или менее параллельно поверхности коры.

VI. *Слой веретеновидных (фузиформных) клеток*. Здесь находятся преимущественно веретеновидные нейроны. Нейроны этого слоя отвечают за обратную передачу информации от коры к таламусу. Глубинная часть этого слоя (VIb) переходит в белое вещество головного мозга.

Основная масса входящих специфических сенсорных сигналов от тела поступает в IV слой коры. Эфферентные сигналы покидают кору в основном через нейроны, локализованные в V и в VI слоях. При этом волокна, идущие к мозговому стволу и спинному мозгу, берут начало в V слое, а большое количество волокон, идущих к таламусу, возникают в VI слое. Слои I, II и III осуществляют основную часть ассоциативных функций внутри коры, причем особенно большое число нейронов II и III слоев формируют короткие горизонтальные связи с прилежащими областями коры.

Гомотипический и гетеротипический изокортекс. Цитоархитектонические поля коры, содержащие все шесть слоев, называют *гомотипическими*. Области коры, имеющие меньше шести слоев, называют *гетеротипическими*.

Агранулярная гетеротипическая кора, где не выражены зернистые слои (II и IV), наиболее распространена в тех участках, откуда исходят кортикальные эфференты. Ее можно считать характерной для двигательных областей. В гранулярной коре они, наоборот, особенно хорошо заметны, но пирамидные слои (III и V) развиты слабо. Такой тип встречается главным образом в местах окончания основных сенсорных путей, то есть это типичная сенсорная кора. В *неспецифичных* зонах обнаружены различные виды гомотипической коры. Между основными типами коры существуют постепенные переходы. Области лобных долей, а также передней половины поясной извилины в настоящее время предпочитают относить к гетеротипической коре, которую называют **дисгранулярной**.

11.1.4. Колончатая организация зон коры

В 1957 г. американский исследователь В. Маунткэсл, анализируя ответы клеток в соматосенсорной (сенсомоторной) коре кошки на стимулы различ-

ных 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 фактов пришли к заключению, что соматосенсорная кора организована в *элементарные функциональные единицы* — колонки, ориентированные перпендикулярно поверхности. Диаметр такой колонки определяется горизонтальным распространением терминалей афферентного таламокортикального волокна и вертикальной ориентацией дендритов *пирамидных клеток*. 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.

Каждая функциональная колонка сенсомоторной коры состоит из нескольких морфологических *микромодулей*, объединяющих пять-шесть гнездообразно расположенных нейронов (см. рис. 11.2). 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 синхронную работу всего объединения.

К группе ориентированных по вертикали пирамидных клеток примыкают *звездчатые клетки*, с которыми контактируют приходящие к микромодулю таламокортикальные волокна. Аксоны пирамидных клеток образуют возвратные коллатерали, которые могут обеспечивать и облегчающие влияния в пределах микромодуля, и тормозные взаимодействия между микромодулями. Несколько структурных микромодулей, объединенных горизонтальным ветвлением терминалей специфических таламокортикальных афферентов, аксоны терминалей и отростков звездчатых клеток формируют колонку (или *макромодуль*), диаметр которой достигает 500–1000 мкм. Каждая колонка характеризуется 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.

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. Таким образом, колончатая организация является общей чертой структуры мотосенсорных и сенсомоторных зон коры.

По всей вероятности, в мозге должна существовать система, которая считает элементарные процессы в колонках и объединяет дробную информацию в более сложные сочетания. В то же время через тормозные интернейроны (например, крупные корзинчатые клетки) активность соседних модулей может быть подавлена.

Разные модули могут быть связаны друг с другом ассоциативными волокнами, образованными преимущественно пирамидными нейронами II–III слоев. Если модули находятся на большом расстоянии друг от друга, такие волокна проходят в составе белого вещества. Модули, расположенные в разных полушариях, могут передавать информацию посредством волокон мозолистого тела. Волокна пирамидных нейронов обычно группируются, и аксоны направляются к клеткам-мишеням в виде пучка волокон.

11.2. ПРИНЦИПЫ РАЗДЕЛЕНИЯ КОРЫ НА ОБЛАСТИ

Хотя структура изокортекса в принципе однородна, ей свойственна значительная пространственная изменчивость. По *цитоархитектонике*, то есть плотности, расположению и форме нейронов, К. Бродманн разделил кору головного мозга примерно на **50 полей**. Существуют и более подробные карты. Эти выделенные по гистологическим признакам поля в известной степени совпадают с зонами, которым на основании физиологических и клинических данных приписывают определенные функции.

Существуют также карты коры, построенные с учетом различий в расположении нервных волокон, то есть *миелоархитектоники*. Они в основном совпадают с цитоархитектоническими. Есть и другие структурные признаки, по которым можно разделить кору головного мозга на различные области: строение сосудистой ложа (*ангиоархитектоника*), расположение, природа и форма глиальных клеток (*глиоархитектоника*), содержащиеся в нейронах химические вещества типа ферментов и медиаторов (*хемиархитектоника*).

11.2.1. Взгляды на локализацию функций в коре

Попытки увязать сенсорные, двигательные и высшие психические функции с конкретными участками коры предпринимались уже в позапрошлом столетии.

Френология — теория, разработанная Ф. Галлом в начале XIX в., основывалась на представлениях о том, что об умственных и моральных качествах человека можно судить по результатам тщательного измерения его черепа, так как определенным чертам личности якобы отвечают конкретные участки поверхности головного мозга. Впоследствии, однако, быстро накопилось множество свидетельств специфических функций конкретных корковых областей. В качестве примеров можно привести открытие двигательной речевой зоны Пьером Броком в 1865 г., первичной двигательной коры Г. Фритчем и Э. Гитцигом в 1870 г. и описание сенсорного речевого центра К. Вернике в 1874 г. Интересным примером может служить карта коры, составленная К. Клайстом.

Однако уже с самых первых шагов в этой области высказывалась и противоположная точка зрения, оспаривающая столь дискретную локализацию различных психических функций.

Сегодня старое представление о локализации функций в отдельных долях сменяется новой концепцией, согласно которой структурную основу церебральных функций составляют *распределенные системы*. Каждую функцию обслуживает определенное сочетание корковых и подкорковых центров. Особенно важно выделить связь между корой и таламусом. Если при травме мозга наряду с корой повреждается и таламус, нарушения мозговых функций гораздо более значительны, чем в тех случаях, когда страдает только кора, поскольку возбуждающее влияние таламуса необходимо практически для любой активности коры большого мозга. 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.

Таким образом, о локализации функции (или центре) можно говорить лишь в том смысле, что тот или иной отдел коры отвечает преимущественно за эту функцию. То же самое касается и всех прочих интегративных процессов мозга. Вклад каждого центра зависит от его функциональных особенностей, определяемых организацией его локальных сетей, а сами центры соединены между собой многочисленными длинными трактами, коллатеральными и обратными связями. Огромное значение имеет тот факт, что между различными корковыми полями существуют потенциальные связи, так что между ними легко налаживаются взаимодействия. В пределах каждого поля тоже имеются оптимальные возможности для переработки различных входных сигналов специфическими локальными сетями.

11.2.2. Функциональная топография новой коры

В зависимости от выполняемых функций области коры подразделяются на сенсорные, моторные и ассоциативные (см. рис. 11.1). *К сенсорным областям* относят: соматосенсорную кору, занимающую задние центральные извилины; зрительную кору, находящуюся в затылочных долях; и слуховую кору, занимающую часть височных долей. *Моторная кора* находится в передних центральных извилинах и в примыкающих к ним спереди регионах лобных долей. *Ассоциативная кора* занимает всю остальную поверхность мозга и подразделяется на префронтальную кору лобных долей, теменно-височно-затылочную (парието-темпорально-окципитальную) и лимбическую, к которой относят внутренние и нижние поверхности лобных долей, внутренние поверхности затылочных долей и нижние отделы височных долей.

К неспецифичной, или ассоциативной, коре в узком смысле слова относят: теменно-височно-затылочную, префронтальную и лимбическую ассоциативные зоны. Если упрощенно представить их функции, каждая из этих областей особенно важна соответственно для следующих интегративных процессов: высших сенсорных функций и речи, высших двигательных функций, памяти и эмоционального (аффективного) поведения.

11.2.2.1. Сенсорные зоны коры больших полушарий

Афферентные импульсы, направляющиеся в кору больших полушарий, переключаются на клетках ядер таламуса и оттуда проецируются в определенные корковые поля. В формировании восприятия участвуют первичная и вторичная сенсорная кора, а также ассоциативные области. *Первичная сенсорная кора* получает афферентную информацию преимущественно от нейронов специфических ядер таламуса. *Вторичная сенсорная кора* отличается от первичной тем, что большую часть афферентной информации получает не напрямую из таламуса, а из первичной сенсорной коры, а также из других вторичных областей этой же сенсорной системы. Во вторичной коре нейроны сильнее всего реагируют на определенный комплекс признаков, а не на один из них, что присуще нейронам первичной коры.

В каждом полушарии выделяются первичные зоны представительства соматической и висцеральной чувствительности. Эти зоны обозначаются как **I и II соматосенсорные зоны (области) коры**. В лежащей позади центральной (роландовой) борозды *постцентральной извилине* (поля 1, 2, 3 по Бродману, см. рис. 11.5) находится *первая соматосенсорная (сенсомоторная) область*, куда через специфические ядра таламуса приходят афферентные проекции от рецепторов кожи и двигательного аппарата (см. разд. 17.6). Так же как и в двигательной коре, эти проекции имеют соматотопическую организацию, причем близкие друг к другу точки на поверхности тела имеют представительство в соседних участках постцентральной извилины. Особенно большую поверхность занимает представительство рецепторов кисти рук, голосового аппарата и лица, меньшую — туловища, бедра и голени. Это отражает различия в количестве рецепторных образований, имеющих в коже туловища и чувствительных участков тела — губах, языке, подушечках пальцев.

Вентральнее I соматосенсорной зоны, в латеральной (сильвиевой) борозде, обнаружена II соматосенсорная зона, куда также поступают волокна от клеток заднего вентрального ядра таламуса. Удаление участков соматосенсорной области приводит к потере тонкой градации чувствительности той части тела, которая представлена в удаленном участке коры. Кроме того, появляется определенная неловкость и неаккуратность при движениях данной части тела.

Следовательно, главная функция соматосенсорной области заключается в интеграции и критической оценке той информации, которая поступает из специфических ядер таламуса. Здесь происходят оценка относительной интенсивности ощущений, определение пространственных взаимоотношений раздражаемых участков тела, выявление сходства и различия ощущаемых раздражений (см. рис. 11.5).

I и II соматосенсорные области кроме афферентных входов содержат моторные выходы, и, следовательно, их правильнее называть первичной и вторичной сенсомоторными зонами (См I и См II). Значит, можно судить о наличии в коре четырех чувствительных областей (См I, См II, Мс I и Мс II), расположенных здесь в порядке убывания их значимости (см. рис. 11.5, 11.6). Равным образом в коре существует четыре двигательные области (Мс I, Мс II, См I, См II), причем ведущая роль в этом ряду принадлежит первичной моторной сенсорной коре.

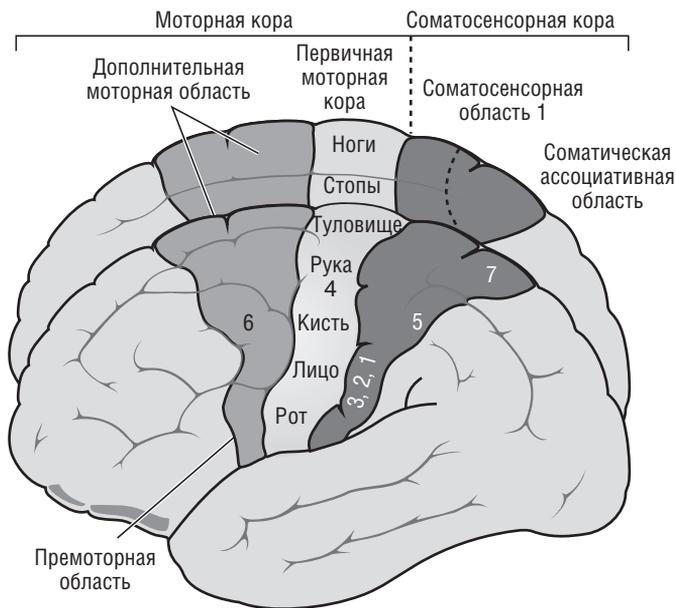


Рис. 11.5. Моторные и соматосенсорные функциональные области коры большого мозга: 1–7 — корковые поля по Бродману. *Источник:* J.E. Hall (2016)

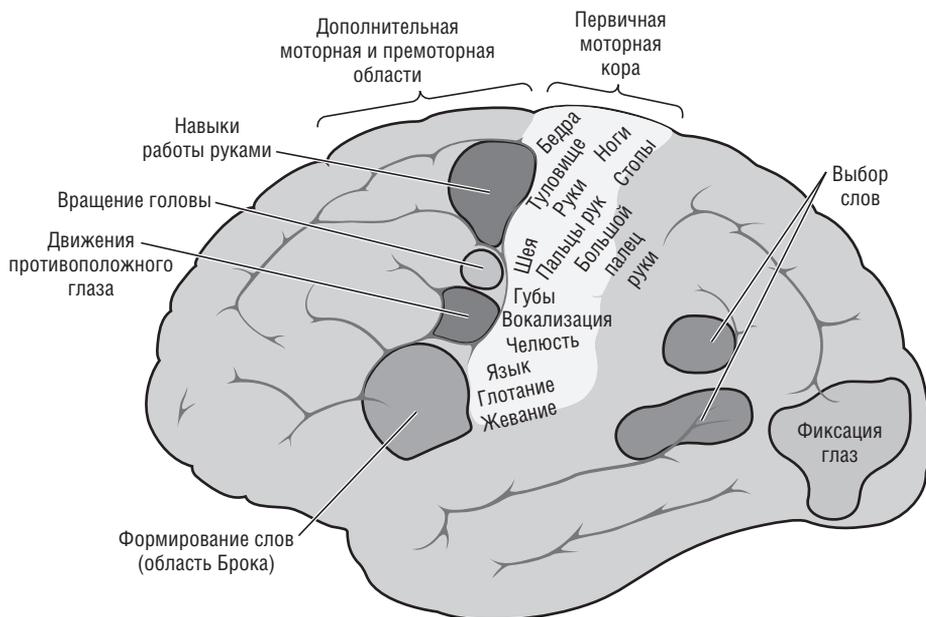


Рис. 11.6. Представительство разных мышц тела в моторной коре и локализация других областей коры, ответственных за специфические типы двигательной активности. *Источник:* J.E. Hall (2016)

Первичной зрительной областью коры является внутренняя поверхность затылочной коры в области шпорной борозды. В эту область поступают аксоны клеток наружного колленчатого тела. В I зрительной области (поле 17) обнаруживается топографически организованное представительство сетчатки. У млекопитающих в связи с бинокулярным зрением первичная зрительная область каждого полушария получает проекции сетчаток обоих глаз. При этом в каждое полушарие проецируются одноименные половины сетчаток (в левое — обе правые их половины, а в правое — обе левые). При электрическом раздражении поля 17 человек испытывает световые ощущения. II зрительная область представлена полями 18 и 19, связанными с ассоциацией зрительной и других видов чувствительности.

Здесь зрительные, тактильные и отчасти слуховые воздействия подвергаются синтезу, обеспечивая более полное зрительное ощущение. Повреждения полей 18 и 19 приводят к нарушению зрительной оценки, так что, например, написанные или напечатанные слова не воспринимаются. Раздражение поля 19 вызывает зрительные галлюцинации, движения глаз.

Слуховая зона коры (поля 41 и 42) в основном расположена в латеральной борозде. Только небольшая часть этой зоны видна на верхнем крае височной доли. В слуховую область, кроме слуховых путей, проецируются также вестибулярные афференты. Электрическое раздражение слуховой области коры у людей с сохраненным сознанием вызывает субъективные ощущения шума в обоих ушах. Благодаря двустороннему представительству поражение височной доли на одной стороне хотя и вызывает нарушения слуха, но не приводит к глухоте. В слуховой области коры имеется топическое представительство различных частей улитки. Зона, лежащая на периферии первичной слуховой области, образует ассоциативный центр, связанный преимущественно с оценкой значимости звуков. Раздражение этой зоны вызывает слуховые галлюцинации и движения головы в противоположную сторону.

11.2.2.2. Моторные зоны коры

В двигательной коре три отдела: первичная моторная кора; вторичная моторная кора, включающая премоторную область и дополнительную моторную область (см. рис. 11.5, 11.6).

Первичная моторная область имеет прямые связи со специфическими мышцами для вызова отдельных мышечных движений. Первичная моторная кора (прецентральная извилина, или поле 4) получает афферентную информацию преимущественно от соматосенсорной коры и непосредственно управляет двигательными центрами ствола и спинного мозга, контролирующими сокращения скелетных мышц.

Премоторная область (поле 6) лежит на расстоянии 1–3 см впереди от первичной, распространяясь вниз в силвиеву щель и вверх к продольной щели. Здесь она граничит с дополнительной моторной областью, функции которой подобны функциям премоторной коры. Топографическая организация премоторной коры в грубом приближении такая же, как первичной моторной коры, с областями для лица и рта, расположенными наиболее латерально, и областями для кисти, руки, туловища и ног — в направлении вверх.

Дополнительная моторная область лежит главным образом в продольной щели большого мозга, но занимает также несколько сантиметров верхней поверхности лобной коры. Сокращения, вызываемые стимуляцией этой области, часто не односторонние, а двусторонние. Например, стимуляция ведет к одновременному сжиманию кистей обеих рук; такие движения, вероятно, являются рудиментарной функцией кистей, необходимой для лазания.

Корковый двигательный центр речи (область Брока) расположен в заднем отделе третьей лобной извилины (поле 44) чаще левого полушария. В этой области иницируются и реализуются планы и двигательные программы для отдельных слов или даже коротких фраз. Эта область работает в тесной связи с центром понимания речи Вернике в височной ассоциативной коре. Корковая область, тесно связанная с областью Брока, обеспечивает также соответствующую дыхательную функцию, благодаря которой одновременно с движениями рта и языка во время речи происходит дыхательная активация голосовых связок (см. рис. 11.6).

Центр регуляции произвольных движений глаз находится в премоторной области, непосредственно выше области Брока.

Область вращения головы. Электрическая стимуляция моторной ассоциативной области вызывает поворот головы. Эта область тесно связана с областью движения глаз; она поворачивает голову в направлении определенных объектов (см. рис. 11.6).

Область для тонкой работы руками. В премоторной коре непосредственно перед первичной моторной корой есть область, которую нейрохирурги определили как важную для ручных навыков (область кистей и пальцев рук). При ее разрушении опухолью или по другим причинам движения кистей рук становятся некоординированными и нецеленаправленными. Такое состояние называют **моторной апраксией** (см. рис. 11.6).

11.2.2.3. Ассоциативные области

Ассоциативные области получают и анализируют сигналы одновременно от многих регионов и моторной, и сенсорной коры, а также от подкорковых структур. Однако ассоциативные области имеют собственные специфические функции. Наиболее важными ассоциативными областями являются теменно-затылочно-височная, префронтальная ассоциативная и лимбическая ассоциативная области.

Теменно-затылочно-височная область. Эта ассоциативная область занимает обширное пространство теменной и затылочной коры, ограниченное спереди соматосенсорной корой, сзади — зрительной корой, а сбоку — слуховой корой. Она обеспечивает высокий уровень анализа смыслового значения сигналов от всех окружающих сенсорных областей.

Задняя часть коры теменных долей (поля 5 и 7) получает зрительную сенсорную информацию от задней затылочной коры, слуховую — от височной коры, и одновременно — соматосенсорную информацию от передней теменной коры.

Слуховой центр речи расположен позади первичной слуховой коры в задней части верхней извилины височной доли (поле 22). Центр был описан К. Вернике (1874). Это наиболее важная область мозга для высших интеллектуальных функций, поскольку в основе почти всех этих функций лежит речь.

Речевые функции, связанные с письменной речью, — чтение, письмо — регулируются ангулярной извилиной зрительной области коры левого полушария мозга (поле 39). При ее отсутствии человек может отлично понимать речь на слух, но не при чтении.

В височной области расположено поле 37, которое отвечает за запоминание слов. Больные с поражениями этого поля не помнят названия предметов. Они напоминают забывчивых людей, которым необходимо подсказывать нужные слова. Больной, забыв название предмета, помнит его назначение, свойства, поэтому долго описывает его качества, рассказывает, что делают этим предметом, но назвать его не может.

Префронтальная ассоциативная область. Префронтальная ассоциативная кора занимает дорсолатеральную поверхность лобных долей и служит для планирования сложных двигательных программ и последовательности движений.

Сведения о внешнем пространстве в префронтальной коре объединяются с информацией о положении тела и отдельных его частей, причем префронтальная кора включает все эти данные в кратковременную рабочую память. На этой основе создается план предстоящих действий, то есть из множества возможных вариантов деятельности выбираются необходимые и в наиболее рациональной последовательности. Прежде всего программируется положение глаз, направляемых на нужный объект, предусматривается координация действий обеих рук и т.д. Большая часть выходящих из префронтальной коры сигналов поступает в премоторную кору, создающую конкретные программы моторных действий.

Префронтальная область коры отличается избытком заканчивающихся в ней дофаминергических окончаний. Дофамин здесь выполняет роль модулятора, необходимого для сохранения кратковременной рабочей памяти. После локальной инъекции в префронтальную область обезьяны вещества, избирательно нарушающего дофаминергическую передачу, ухудшается выбор правильных действий, которые она должна совершать, чтобы добраться до корма. С нарушениями в дофаминергической системе связывают развитие шизофрении.

Префронтальная область способствует совершенствованию мышления, углубляя его и усиливая абстрагированность за счет объединения разнообразной информации. Объединяя все временные элементы информации в рабочей памяти, мозг способен прогнозировать, планировать будущие действия и их последствия, выбирать оптимальное решение, разрешать сложные математические, юридические или философские проблемы, контролировать деятельность в соответствии с нормами морали.

Лимбическая ассоциативная область. Она располагается в переднем полюсе височной доли, в вентральной части лобной доли и в поясной извилине, лежащей глубоко в продольной щели на медиальной поверхности каждого полушария большого мозга. Эта область в основном имеет отношение к поведению, эмоциям и мотивации.

11.2.3. Специализация и доминирование полушарий

Большие полушария головного мозга человека *асимметричны*. Функции устной и письменной речи и их понимание в большей степени зависят от одного из полушарий мозга. Это так называемое **доминирующее полушарие**,

имеющее отношение к понятиям категорий и символов. При этом другое полушарие специализируется на функциях пространственно-временных взаимоотношений: отвечает за узнавание лиц, идентификацию предметов и объектов по их форме, за распознавание музыкальных звуков. Концепцию «полушарного доминирования» целесообразно заменить концепцией «дополнительной специализации полушарий». Одно полушарие служит для последовательно аналитических процессов (включая речевые функции). Это левое (так называемое **категориальное**) полушарие. Другое полушарие необходимо для зрительно-пространственных взаимоотношений. Это правое (так называемое **репрезентативное**) полушарие.

Левое полушарие доминирует в лингвистических операциях, обеспечивает фонетическое представление и синтаксический анализ, однако правое может узнавать звучащие слова и значение отдельных слов, а также эмоциональную окраску речи.

Правое полушарие значительно лучше левого обеспечивает пространственное ориентирование человека и пространственное расположение зрительных сигналов, ориентацию линий и их кривизну, многоугольники неправильной формы. Однако с задачей обнаружения минимальных различий в таких фигурах лучше справляется левое полушарие. Встретив хорошо знакомого человека, мы узнаем его мгновенно благодаря правому полушарию, воспринимающему целостный образ. Левое полушарие в таких случаях последовательно оценивает все характерные признаки: волосы, лоб, глаза, нос, уши, подбородок, губы.

Левое полушарие действует логически и аналитически, то есть подобно компьютеру: оно последовательно выделяет детали и снабжает их словесными определениями. Правое полушарие функционирует синтетически: определяет общую конфигурацию стимула и перерабатывает информацию как единое целое.

Большая способность правого полушария к объединению сложных сигналов в целостный образ играет решающую роль в эмоциональных переживаниях, в то время как преимущества левого полушария при анализе временных отношений и отдельных деталей дает ему возможность контролировать и ослаблять эмоциональные реакции. Таким образом, эмоциональное преимущество правого полушария и когнитивное левого уравниваются и дополняют друг друга.

Специализация полушарий имеет отношение к ведущей роли руки, определяемой генетически. У 96% праворуких людей (правши составляют 91% населения) левое полушарие — ведущее (категорийное). У 4% преобладающим является правое полушарие. Приблизительно у 15% леворуких людей (левши) доминирует правое полушарие, у 15% нет четкой латерализации, а у 70% леворуких субъектов левое полушарие — доминирующее. Нарушение способности обучаться чтению (дислексия) выявляется у леворуких в 12 раз чаще, чем у праворуких. Однако специальные таланты у леворуких в среднем выше: непропорционально большое количество артистов, музыкантов и математиков — левши. По неясным причинам продолжительность жизни леворуких короче, чем у правшей.

Анатомические различия между двумя полушариями. Правая лобная доля в норме толще, чем левая, а левая затылочная доля шире, чем правая затылочная доля.

Часть верхней поверхности левой височной доли у праворуких в норме больше, чем у леворуких.

Химические различия. В путях между полосатым телом и черным веществом содержание дофамина у правшей выше в левом полушарии, у левшей — в правом.

11.3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ НЕОКОРТЕКСА

У предков млекопитающих, как и у современных рептилий, кора больших полушарий обладала очень невысоким уровнем дифференциации. Значительному росту неокортекса млекопитающих способствует прогресс старой (археокортекс) и древней (палеокортекс) коры. Некоторые связывают кортикогенез с древней корой, обонятельным мозгом, считая обонятельную афферентацию ведущей в процессах кортикогенеза.

А.А. Заварзин считал, что развитие новой коры, то есть 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.

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 ретикулярной формации — филогенетически древней неспецифической структуре, из которой формируются специфические ядра ствола.

У человека по сравнению с другими позвоночными относительная масса мозга намного больше. Это позволило сделать вывод, что крупный мозг наряду с непропорционально возросшей площадью новой коры стал предпосылкой развития таких специфических для человека функций, как речь, мышление, моральные и эстетические установки. В процессе эволюции такое увеличение у приматов (и особенно — у человека) могло быть в основном обусловлено, с одной стороны, уменьшением других отделов мозга из-за специализации сенсорных функций (например, утраты тонкого обоняния) и разнообразия двигательных реакций, а с другой стороны развитием новой коры как системы мультисенсорного отражения мира.

С точки зрения эволюционной биологии возрастание энцефализации у позвоночных, и в частности у хищных, объясняется *взаимоотношениями типа охотник—жертва*. Согласно такой точке зрения давление отбора способствовало развитию у хищных эффективных стратегий обнаружения жертв, редко встречающихся в пространстве и во времени. Соответственно, совершенствовались их сенсорные и анализирующие системы.

Что касается речи, она, вероятно, мало связана с энцефализацией, так как появилась у представителей *Homo sapiens* лишь около 40 тыс. лет назад, тогда как масса мозга человека достигла современного уровня (примерно 1400 г) приблизительно 200 тыс. лет назад. Значит, речь, по всей видимости, — только результат (причем довольно поздний) энцефализации. В то же время она, вероятно, сыграла определенную роль в формировании четкой латерализации корковых функций.

Более высокие по сравнению с другими животными способности человека к мышлению и научению также не связаны с возникновением каких-то особых нервных клеток типа «речевых нейронов», «нейронов памяти» и т.п. По всей вероятности, развитие этих особенностей обусловлено чисто количественными изменениями, а именно *увеличением числа нейронных сетей*, вовлекаемых в обработку информации. Оно наиболее выражено в неокортексе, который благодаря этому, по-видимому, обеспечивает *высокую скорость такой обработки*, в частности при научении, извлечении данных из памяти, произнесении и понимании слов.

11.4. ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ АКТИВНОСТИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

11.4.1. Электрофизиологические особенности корковых нейронов

По своим биофизическим свойствам нейроны коры сходны с другими нервными клетками. Потенциал покоя пирамидных клеток составляет от -50 до -80 мВ, а амплитуда их потенциала действия равна $-60\dots-100$ мВ при длительности $0,5-2$ мс. ПД в нейронах коры возникают в области *аксонного холмика* и распространяются не только по аксону, но также по телу и дендритам клетки. Поскольку вслед за ПД в этих нейронах не возникает заметного следового потенциала, *частота их импульсации достигает 100 Гц*.

Синаптическая активность корковых нейронов. Постсинаптические потенциалы нейронов коры длительнее, чем у мотонейронов. Восходящая фаза их ВПСП часто длится несколько мс, а нисходящая — $10-30$ мс. ТПСР корковых нейронов обычно еще длительнее ($70-150$ мс). В нейронах коры даже у бодрствующих животных частота импульсации, вызванной постсинаптическими потенциалами, низкая, обычно меньше 10 Гц, а нередко не достигает и 1 Гц. Потенциалы покоя клеток коры обычно флуктуируют в диапазоне на $3-10$ мВ ниже порогового уровня.

11.4.2. Электроэнцефалограмма

Электроэнцефалография — это способ регистрации суммарной электрической активности мозга, отводимой с поверхности кожи головы. Для отведения электроэнцефалограммы (ЭЭГ) могут быть использованы два метода: биполярный и монополярный. При *биполярном отведении* оба отводящих электрода

расположены на коже головы, то есть 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.

Ритмы ЭЭГ. У *здорового взрослого* человека при закрытых глазах регистрируется основной **α -ритм** (альфа-ритм; α -волны с частотой 8–13 Гц, в среднем 10 Гц), особенно четко выраженный в затылочной области. Это так называемая *синхронизированная ЭЭГ*. При открытых глазах или поступлении сигналов от других органов чувств α -волны исчезают (блокада α -ритма) и сменяются **β -волнами** с большей частотой (14–30 Гц, в среднем 20 Гц) и меньшей амплитудой. Это называется *десинхронизацией* ЭЭГ (рис. 11.7).

Гамма-ритм (γ -ритм) — колебания в диапазоне от 30 Гц до 120–170 Гц, а по данным некоторых авторов — до 500 Гц. Амплитуда очень низка — ниже 10 мкВ и обратно пропорциональна частоте. В случае если амплитуда γ -ритма выше 15 мкВ, то ЭЭГ рассматривается как патологическая. Гамма-ритм наблюдается при решении задач, требующих максимально сосредоточенного внимания. Существуют и другие, более медленные и высокоамплитудные колебания, например **θ -волны** (тета-ритм, 4–7 Гц, в среднем 6 Гц) и **δ -волны** (дельта-ритм, 0,5–3,5 Гц, в среднем 3 Гц), но в норме у *бодрствующих взрослых* они не выявляются. И напротив, для ЭЭГ *детей* и *подростков* характерны более медленные и нерегулярные ритмы с пятью волнами даже в бодрствующем состоянии. У *здорового взрослого* медленноволновые ритмы наблюдаются во время сна.

Травмы и патологические процессы в мозге иногда 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.

Местные изменения ЭЭГ часто возникают при опухолях. На ЭЭГ влияют многие лекарственные препараты, особенно психотропные. Как *критерий для констатации смерти* в сомнительных случаях все чаще используют исчезновение волн ЭЭГ («изоэлектрическая», или «плоская», ЭЭГ).

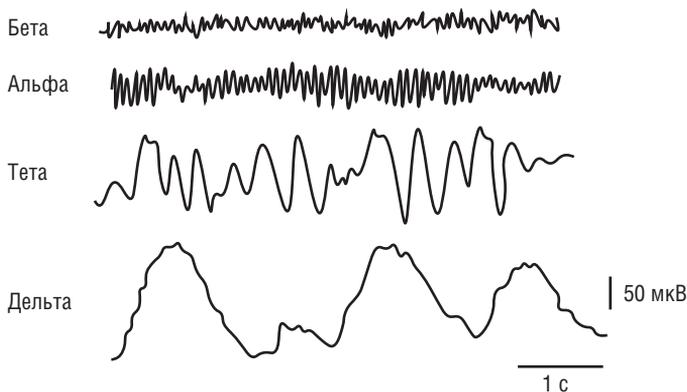


Рис. 11.7. Основные ритмы электроэнцефалограммы

Электрокортикограмма. В острых опытах на животных и при нейрохирургических операциях у человека ЭЭГ регистрируют непосредственно от поверхности коры — в этом случае ее называют **электрокортикограммой** (ЭКоГ). Она 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. Частота регистрируемых колебаний варьирует от 1 до 50 Гц, а их амплитуда — примерно 100 мкВ или более.

Происхождение ритмов ЭЭГ. ЭЭГ и ЭКоГ отражает главным образом постсинаптическую активность нейронов коры, но не их ПД и не активность корковых глиальных клеток. В пользу этого свидетельствуют данные многочисленных экспериментов по регистрации ЭКоГ с корковых нейронов одновременно внутриклеточными и внеклеточными электродами. *Положительное отклонение потенциала* на поверхности коры вызывается либо возбуждающими постсинаптическими потенциалами в ее глубинных слоях, либо тормозными постсинаптическими потенциалами в поверхностных, а *отрицательное отклонение* — противоположными причинами.

Ритмичная активность коры, в частности α -ритм, индуцируется главным образом активностью подкорковых структур, особенно таламуса. Его одностороннее удаление или деафферентация участка коры (то есть изоляция от остальных отделов) приводят к полному ипсилатеральному исчезновению α -ритма. Особенно выраженным *синхронизирующим* (*генерирующим ритм*) и *десинхронизирующим* (*подавляющим ритм*) действием на таламус обладает ретикулярная формация.

11.4.3. Вызванные потенциалы

Вызванные потенциалы — колебания потенциала, возникающие в ЦНС в ответ на раздражение рецепторов, периферических нервов, сенсорных трактов и ядер или других сенсорных структур. Вызванные потенциалы принято разделять на две группы: первичные ответы и вторичные ответы. *Первичные ответы* представляют собой двухфазные, позитивно-негативные (рис. 11.8) колебания, которые регистрируются в проекционных зонах коры при раздражении специфических афферентов. Первичные ответы характеризуются коротким латентным 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 первичных ответов 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

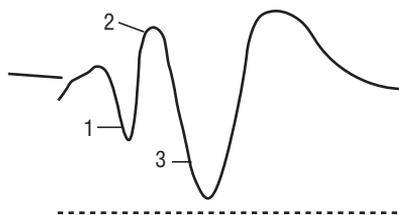


Рис. 11.8. Вызванный потенциал и его фазы: 1 — позитивная фаза первичного ответа; 2 — негативная фаза первичного ответа; 3 — вторичный ответ

нейронов, расположенных в изучаемом участке коры. По-видимому, начальная позитивная фаза первичных ответов обусловлена суммацией синаптических потенциалов тел и базальных дендритов пирамидных клеток. Негативная фаза связана с активацией апикальных дендритов этих же нейронов в поверхностных слоях коры.

Вторичные ответы, которые также включают ассоциативные ответы как самостоятельную категорию, в отличие от первичных, довольно изменчивы по форме, обладают большей чувствительностью к наркозу, большим скрытым периодом и исчезают при частоте раздражения более 5 имп./с. 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 вторичные ответы 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*. Ее регистрируют от поверхности головы в зоне лобных и теменных долей, она представляет собой медленное негативное колебание с амплитудой порядка 40 мкВ. Волна ожидания предшествует движению, которое должен произвести испытуемый, и, по-видимому, является электрофизиологическим отражением процессов подготовки к целенаправленному движению.

11.4.4. Постоянные потенциалы коры головного мозга

Обычно между поверхностью коры и нижележащим белым веществом или между корой и удаленным от нее индифферентным электродом существует постоянная разность потенциалов порядка нескольких милливольт. Эти постоянные, или стационарные, потенциалы также *изменчивы*, хотя частота их колебаний значительно ниже, чем у электрокортикограммы. Во сне потенциал поверхности коры становится положительным, а при пробуждении или увеличении поведенческой активности бодрствующего животного — более отрицательным. Сдвиги в отрицательную сторону обусловлены прежде всего деполяризацией апикальных дендритов в слоях I и II, вызванной активностью неспецифических таламических афферентов. Косвенно на длительность и амплитуду постоянных потенциалов влияют глиальные клетки, хотя сами они постсинаптические потенциалы не генерируют.

11.4.5. Исследование структур и функций мозга с помощью анализа изображений

Методы анализа изображений (рис. 11.9) очень важны для теории и практической медицины. Сюда относятся рентгенологическая КТ, позитронно-эмиссионная томография, магнитно-резонансная томография. Основную роль в их разработке и дальнейшем развитии сыграло появление компьютеров, позволяющих обрабатывать большие объемы информации.

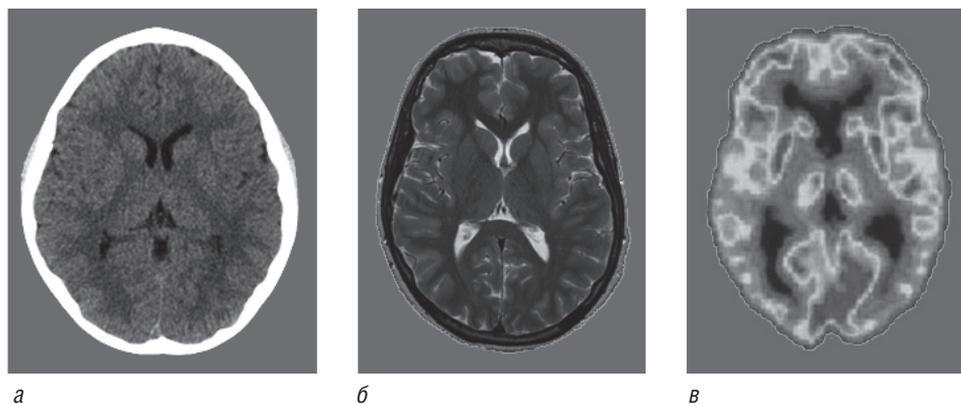


Рис. 11.9. Изображения головного мозга, полученные различными методами нейровизуализации: *а* — компьютерной томографией; *б* — магнитно-резонансной томографией; *в* — позитронно-эмиссионной томографией

Компьютерная томография. При КТ через мозг пропускают тонкий пучок рентгеновских лучей, источник которого вращается вокруг головы в заданной плоскости; прошедшее через череп излучение измеряется *сцинтилляционным* счетчиком. Таким образом получают рентгенографические изображения каждого участка мозга с различных «точек зрения». Далее с помощью сложных компьютерных программ по этим данным рассчитывают радиационную плотность ткани в каждой точке исследуемой плоскости. В результате получают высококонтрастное изображение среза мозга в данной плоскости. Доза облучения при этом не больше, чем при обычном рентгенологическом исследовании.

Позитронно-эмиссионная томография. При этой методике используют радиоизотопы биологически важных атомов (^{18}F , ^{15}O , ^{13}N , ^{11}C), испускающие позитроны. Каждый позитрон, пройдя короткий (2–8 мм) путь, сталкивается с электроном; при этом обе частицы взаимоуничтожаются с испусканием двух γ -лучей под углом ровно 180° . Эти лучи улавливаются фотодетекторами, расположенными вокруг головы, причем их регистрация происходит лишь в том случае, когда два детектора, расположенные точно друг против друга, возбуждаются одновременно. На основании полученных данных строят изображение, которое отражает различия в радиоактивности разных участков исследуемого объема ткани. Если изотоп включается в такие вещества, как вода, глюкоза, аминокислоты или другие биологические важные молекулы, можно изучать их распределение в мозге. Поскольку период полураспада используемых изотопов мал, поблизости от установки ПЭТ должен находиться циклотрон, на котором их получают, поэтому вся эта процедура очень дорога.

Магнитно-резонансная томография. Обычно оси вращения различных молекул распределены случайным образом. Однако под влиянием внешнего магнитного поля меняются спины (моменты вращения) ядер. При соответствующих условиях это приводит к резонансу атомных ядер, в результате чего они испускают электромагнитное излучение. Регистрируются появление и затухание

такого резонансного излучения, которые и служат измеряемыми сигналами. Особенно хороший резонатор — это ядро атома водорода в составе воды и многих других молекул организма. В связи с этим методом ядерного магнитного резонанса (ЯМР) в медицине измеряют именно его резонанс, причем изображения можно получать в любых плоскостях. Степень контрастности при ЯМР такая же, как при КТ, и, безусловно, может быть увеличена.

11.5. ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

11.5.1. Кора больших полушарий в онтогенезе

Головной мозг у новорожденных относительно большой, отношение его массы к массе тела в среднем соответствует 1:8, у взрослых — 1:40. Абсолютная масса мозга новорожденного составляет 340–400 г, в возрасте одного года — 680–750 г, 4 лет — 1100–1205 г, 7–10 лет — 1300 г, взрослого — 1400 г. К 9 мес жизни масса мозга удваивается, а к 3 годам — утраивается.

К моменту рождения в больших полушариях имеются почти все крупные борозды. К 7 годам жизни развиваются все борозды. Поверхность больших полушарий новорожденного составляет всего 10–11% поверхности мозга взрослого человека, в возрасте 2–4 мес увеличивается до 50%.

Цитоархитектоническая дифференцировка коры начинается на 7-м месяце внутриутробной жизни и завершается к моменту рождения. После рождения в различных зонах коры происходит дальнейшая дифференцировка слоев коры. У новорожденных количество нейронов в коре такое же, как и у взрослых. Однако клетки менее дифференцированы, малого размера, с малым количеством дендритов и слабым развитием синапсов. Кора у новорожденного значительно тоньше, чем у взрослого человека.

В процессе онтогенеза развитие старой коры заканчивается раньше, чем развитие филогенетических молодых областей. Формирование коры в значительной мере зависит от становления функции органов чувств. В затылочной доле раньше формируется поле 17, которое выполняет функцию предметного зрения, поля 18 и 19, выполняющие более сложные функции, формируются позднее. Развитие височной коры имеет большое значение в процессе становления речи ребенка. Несколько позднее развивается в онтогенезе нижнетеменная область коры, которая выполняет функции понимания, узнавания. В левой нижней лобной извилине (поля 44, 45) локализуется моторный центр речи, который в онтогенезе также сформируется позднее по сравнению с другими полями лобных долей.

11.5.2. Электрические процессы в коре больших полушарий в онтогенезе

Электрическая активность головного мозга плода появляется в возрасте 2 мес, она низкоамплитудная. ЭЭГ плода регистрируется с 5-месячного возраста, имеет прерывистый, нерегулярный характер и представлена импульсами в виде серии с продолжительностью от 3 до 20 с. Периоды отсутствия

активности весьма длительные — от 10 до 2–3 мин. Преобладают диффузные медленные волны частотой 0,5–2 Гц, чередующиеся с более частыми колебаниями. Наблюдается межполушарная асимметрия ЭЭГ. Значительные изменения ЭЭГ отмечаются на 8-м месяце внутриутробной жизни. С этого времени начинает регистрироваться непрерывная электрическая активность коры большого мозга.

ЭЭГ новорожденного представляет также аритмичные колебания, имеющие низкую амплитуду (30–50 мкВ). Преобладают частоты колебаний 1–2 и 4–8 Гц, то есть δ - и θ -ритмы. В этом возрасте наблюдается реакция активации на достаточно сильные раздражения — звук, свет.

ЭЭГ детей грудного и ясельного возраста (до 3 лет) характеризуется наличием θ - и α -ритмов с преобладанием θ -ритма (7–9 Гц), амплитуда волн уже достигает 80 мкВ. Ритмическая электрическая активность коры мозга в состоянии спокойного бодрствования начинает регистрироваться с 2–3 мес постнатальной жизни. В промежутках между сериями волн с частотами 7–8 Гц наблюдаются еще более высокие, но редкие волны с частотой 3–4 Гц, преимущественно в передних областях коры большого мозга. Кроме того, всегда имеются низкие волны с достаточно высокой частотой — 18–25 Гц (β -ритм).

ЭЭГ детей дошкольного возраста (3–7 лет) характеризуется преобладающими α - и θ -ритмами; последний регистрируется в виде групп высокоамплитудных колебаний.

ЭЭГ детей в возрасте 7–10 лет характеризуется преобладанием α -ритма (9 Гц), однако θ -ритм составляет существенную часть (25%) от общего числа колебаний.

ЭЭГ детей в возрасте 10–12 лет выявляет стабильный α -ритм с такой же частотой, как у взрослых (10–12 Гц). Колебания θ -ритма составляют всего около 10% общего числа колебаний. К 16–18 годам ЭЭГ подростков по всем параметрам становится идентичной ЭЭГ взрослого человека.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

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.), ассоциативные, а также моторные зоны, которые посылают команды по пирамидным и экстрапирамидным путям в ствол мозга и в спинной мозг. Ассоциативные зоны особенно важны соответственно для следующих интегративных процессов: высших сенсорных функций и речи, высших двигательных функций, памяти и эмоционального (аффективного) поведения.

ЭЭГ — результат регистрации электрической активности с поверхности мозга. В норме у здоровых людей большинство волн ЭЭГ можно разделить

на α -, β -, θ - и δ -ритмы. Важную роль в исследовании структуры и функции мозга играют методы анализа изображений, включающие рентгенологическую КТ, позитронно-эмиссионную томографию, магнитно-резонансную томографию.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что относят к гомотипическому и гетеротипическому изокортексу?
2. Какие области коры больших полушарий относят к сенсорным, моторным и ассоциативным?
3. Охарактеризуйте основные ритмы ЭЭГ.
4. Что такое вызванные потенциалы?