

Двигательные рефлексы являются показателем деятельного состояния нервной системы.

Все современные представления о рефлексе возникли на основе изучения двигательных рефлексов скелетной мускулатуры, так как: 1) скелетная мышца представляет собой функционально подвижный орган, в наибольшей степени соответствующий подвижности процессов в центральной нервной системе, 2) сокращение мышцы и ее напряжение легко измерить, а также одновременно регистрировать биотоки в двигательном нерве и таким образом изучать поступление к ней нервных импульсов из центральной нервной системы. Большая часть центробежных нейронов спинного мозга проводит нервные импульсы к скелетным мышцам туловища и конечностей.

Когда раздражение рецепторов вызывает по двигательным нервам сокращения скелетной мускулатуры, рефлекс называется *соматическим*.

Когда же раздражение рецепторов вызывает изменения деятельности органов по симпатическим или парасимпатическим нервам, рефлекс называется *вегетативным*.

Таблица некоторых соматорецептивных рефлексов человека

Название рефлекса	Способ обнаружения	Двигательный эффект	Уровень рефлекторной дуги
Анальный	Введение пальца в прямую кишку	Сокращение сфинктера	5-й крестцовый сегмент
Ахиллов	Постукивание по ахиллову сухожилию	Сокращение икроножных мышц	1-й и 2-й крестцовые сегменты
Глоточный	Прикосновение к задней стенке глотки	Кашлевое движение	Чувствительные и двигательные ядра языко-глоточного нерва
Коленный	Постукивание по сухожилию четырехглавой мышцы бедра	Разгибание в коленном суставе	2-4-й поясничные сегменты
Локтевой	Постукивание по сухожилию двуглавой мышцы плеча	Сгибание в локтевом суставе	5-й и 6-й шейные сегменты
Роговичный	Прикосновение к роговой оболочке	Смыкание век	Ядра тройничного и лицевого нервов
Сосательный (нормально имеется лишь в младенческом возрасте)	Прикосновение к губам	Присасывающие движения	Ядра тройничного и лицевого нервов
Чихательный	Щекотание слизистой оболочки носа	Чихание	Ядра тройничного и блуждающего нервов

Рефлекторная дуга. В естественных условиях рефлекс всегда вызывается раздражением рецептора или группы рецепторов. Группа рецепторов, раздражение которых вызывает данный рефлекс, называется *рецептивным полем рефлекса*. Например, при раздражении определенного участка кожи можно получить сгибательный рефлекс, при раздражении другого участка кожи — разгибательный рефлекс, при почесывании определенного участка кожи спины — чесательный рефлекс. Все эти участки являются рецептивными полями рефлекса.

Рецептивные поля различных рефлексов не ограничены друг от друга, а накладываются одно на другое. С одного и того же рецептивного поля можно получить разные рефлексы в зависимости от силы раздражения или от состояния центральной нервной системы. Но при одинаковой силе раздражения и при одинаковом состоянии центральной нервной системы получается один и тот же рефлекс.

Раздражение рецепторов вызывает процесс возбуждения в центростремительном нейроне. Клетка этого нейрона расположена в спинномозговом, межпозвоночном узле. Возбуждение из рецептора по аксону этого нейрона доходит до спинномозгового узла, проходит через тело клетки этого нейрона и поступает в спинной мозг по короткому нервному отростку этого же нейрона, который входит в состав задних корешков. Таким образом, *центростремительный путь состоит из одного нейрона*. Вступивший в спинной мозг дендрит центростремительного нейрона может состоять в контакте с находящимся в передних рогах спинного мозга телом клетки центробежного двигательного нейрона. Возбуждение через синапс переходит в центробежный нейрон. Аксон этого центробежного нейрона входит в состав передних корешков и далее по смешанному нерву достигает концевой двигательной пластинки, через которую возбуждение переходит на поперечнополосатую мышцу. Таким образом, *центробежный путь тоже состоит из одного нейрона*. Весь путь, по которому возбуждение переходит от рецептора через центральную нервную систему в мышцу, обозначается как *рефлекторная дуга*. Рефлекторная дуга схематически состоит не меньше чем из двух нейронов.

Предполагается, что проприорецептивные рефлексы — коленный, локтевой, ахиллов и другие сухожильно-мышечные рефлексы имеют в спинном мозгу двухнейронные рефлекторные дуги. Однако в большинстве случаев рефлекторная дуга состоит не из двух, а из трех и более нейронов. Короткий нервный отросток центростремительного нейрона доходит только до задних рогов, в которых расположено тело вставочного нейрона. Аксон этого нейрона на данной стороне либо на противоположной стороне соприкасается с клеткой центробежного нейрона передних рогов. В трехнейронной дуге, следовательно, имеются два синапса (рис. 192).

Все части рефлекторной дуги необходимы для получения рефлекса. При выключении рецептивного поля срезанием кожи, удалением или разрушением органа чувств или отравлением наркотическим веществом рефлекс не получается. Невозможно также получить рефлекс при перерезке центростремительного нерва или при временном перерыве его проводимости действием наркотических веществ (кокаин, новокаин и др.). Рефлекс не может быть вызван и

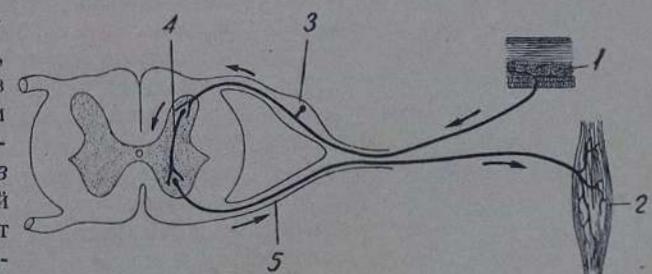


Рис. 192. Рефлекторная дуга.

1 — рецепторы кожи; 2 — скелетная мышца; 3 — центростремительный нейрон; 4 — вставочный нейрон; 5 — центробежный нейрон.

после разрушения определенных сегментов спинного мозга, участвующих в осуществлении данного рефлекса (см. таблицу).

Точно так же рефлекторная деятельность определенного органа не может осуществляться после перерезки подходящих к нему центробежных нервов.

Описанная выше схема основного типа строения рефлекторной дуги соматического рефлекса и необходимость сохранности и нормального функционирования всех ее частей для получения рефлекса относится также и к рефлекторной дуге вегетативного рефлекса.

Закон одностороннего проведения по рефлекторной дуге. Задние корешки содержат центростремительные волокна, а передние — центробежные волокна. Доказано, что после перерезки задних корешков теряется способность к восприятию раздражений рецепторов кожи, но сохраняется способность к движениям, а после перерезки передних корешков теряется способность к движениям, а способность к восприятию раздражений кожи сохраняется (рис. 193). После перерезки задних корешков нарушается координация движений. Это

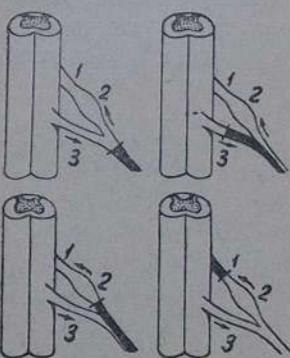


Рис. 193. Схемы перерождения спинномозговых корешков после различных перерезок.

1 — задний корешок; 2 — спинномозговой узел; 3 — передний корешок. Чёрным отмечена перерожденная часть первых волокон.

У низших позвоночных не наблюдается такого четкого распределения центростремительных и центробежных волокон между задними и передними корешками. Однако и у высших позвоночных существуют кажущиеся и истинные исключения из этого закона. Кажущимся исключением является возвратная чувствительность. Иногда раздражение переднего корешка вызывает чувство боли. Это объясняется тем, что часть центростремительных волокон из рецепторов мозговых оболочек проходит в составе передних корешков, а потом поворачивает в задние корешки и вступает в спинной мозг по задним корешкам. Эта возвратная чувствительность исчезает при перерезке 2—3-x задних корешков.

Из закона одностороннего проведения по рефлекторной дуге имеются исключения, а именно: центробежные импульсы по сосудорасширяющим волокнам направляются к гладким мышцам кровеносных сосудов по задним, а не по передним корешкам. Такое проведение в обратном направлении называется **антидромным** (анти — против, дромос — бег).

Доказано также, что у млекопитающих по задним корешкам направляются антидромные центробежные нервные импульсы, которые вызывают не только расширение сосудов, но и изменяют возбудимость двигательного нерва и регулируют трофику мышц. Антидромные волокна задних корешков вызывают также особое тоническое сокращение скелетной мускулатуры после перерождения двигательного нерва.

С другой стороны, имеются указания на то, что центростремительные волокна внутренних органов вступают в спинной мозг не по задним, а по передним корешкам.

Таким образом, у высших позвоночных имеются существенные исключения из закона. Можно считать, что в процессе филогенетического развития разграничение чувствительных и двигательных волокон по задним и передним корешкам все возрастает, однако полного их разграничения нет и на высших этапах развития нервной системы.

Проводящие пути спинного мозга

Нервные импульсы, поступающие в спинной мозг из рецепторов, по коротким путям передаются на центробежные нейроны нервных центров спинного мозга. Одновременно по длинным восходящим проводящим путям центростремительные импульсы передаются и в головной мозг. Центробежные нейроны спинного мозга получают также нервные импульсы не только из центростремительных нейронов, но и по нисходящим проводящим путям головного мозга. Следовательно, спинной мозг связан с головным мозгом восходящими и нисходящими проводящими путями. Вторая функция спинного мозга и заключается в проведении нервных импульсов по этим проводящим путям (рис. 194).

Изучение проводящих путей спинного мозга производится многими способами, из которых главнейшими являются: 1) способ дегенерации с наблюдением одновременного исчезновения функций и 2) способ изучения появления миэлиновых оболочек с одновременным наблюдением появления и развития функции.

Первый способ заключается в изучении хода перерождения нервных волокон гистологическими методами после различных перерезок.

Так как перерождение происходит в тех волокнах, которые отделены от нервных клеток, то если перерождаются волокна выше места перерезки по направлению к головному мозгу, то, следовательно, они входят в состав центростремительных восходящих путей и их клетки находятся в спинномозговых узлах. Если же перерождаются волокна ниже места перерезки, то, следовательно, они входят в состав нисходящих центробежных путей и дающие им начало нервные клетки находятся в головном мозгу. Физиологическое значение перерожденных волокон определяется по расстройствам чувствительности или движения. Способ изучения появления миэлиновых оболочек основан на том, что появление миэлиновых оболочек у первых волокон, входящих в состав проводящих путей, происходит в различные сроки. С появлением этих оболочек связано развитие чувствительности и движений.

Восходящие проводящие пути. Нервные волокна, входящие в состав этих путей, являются либо отростками клеток спинномозговых узлов, либо отростками нервных клеток серого вещества спинного мозга, с которыми соприкасаются центростремительные нейроны.

Восходящие пути задних столбов. 1. Нежный пучок расположен в задних столбах ближе к средней линии. В состав этого пучка входят волокна, отходящие от 19 нижних сегментов спинного мозга (1 копчикового, 5 крестцовых, 5 поясничных и 8 нижних грудных). Это наиболее длинные волокна, проводящие импульсы от нижних конечностей и нижней части туловища.

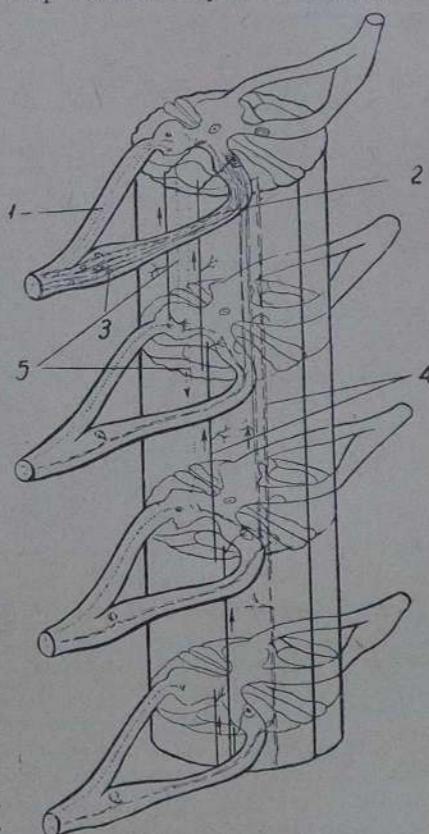


Рис. 194. Проводящие пути спинного мозга.

1 — двигательные волокна передних корешков;
2 — центростремительные волокна задних корешков; 3 — спинномозговой узел; 4 — центростремительные пучковые волокна; 5 — центробежные пучковые волокна.

2. Клиновидный пучок расположен в задних столбах сбоку от первого пучка. В его состав входят волокна, отходящие от 12 верхних сегментов спинного мозга (4 верхних грудных и 8 шейных). Это волокна, проводящие импульсы от верхних конечностей и верхней части туловища (рис. 195).

Волокна обоих пучков проводят импульсы из рецепторов кожи (осезания и давления) и рецепторов мышц и суставов (проприорецептивные импульсы). Короткие волокна пучков поднимаются только на несколько сегментов и вступают в контакт с вставочными клетками или центробежными нейронами спинного мозга. Длинные волокна пучков, не перекрещиваясь в спинном мозгу, доходят до продолговатого мозга, где начинается второй центростремительный нейрон, который после перекреста направляется к зрительным буграм, где начинается третий нейрон, проводящий центростремительные импульсы к коре больших полушарий (рис. 196).

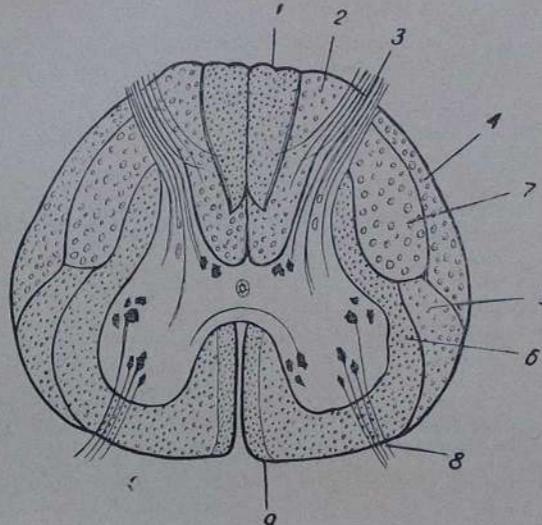


Рис. 195. Поперечный разрез спинного мозга.
1 — нежный пучок; 2 — клиновидный пучок; 3 — задние корешки; 4 — задний спинно-мозжечковый пучок; 5 — передний спинно-мозжечковый пучок; 6 — спинно-таламический пучок; 7 — боковой кортико-спинальный пучок; 8 — передние корешки; 9 — передний кортико-спинальный пучок.

наются от клеток задних рогов, а также от спайковых клеток переднего рога, большей частью перекрещиваются в спинном мозге и направляются к мозжечку.

Оба нервных пути проводят проприорецептивные импульсы в мозжечок. Повреждения этих путей сопровождаются нарушением тонуса и координации движений.

3. Спинно-таламический путь начинается от клеток задних рогов спинного мозга. Располагается кнутри от переднего спинно-мозжечкового. Волокна его перекрещиваются в спинном мозгу. Часть волокон болевой чувствительности не перекрещивается. Боковая часть этого пути проводит импульсы от болевых и температурных рецепторов, а брюшная часть — импульсы от рецепторов осезания и давления. По спинно-таламическому пути волокна доходят до клеток зрительных бугров.

Нисходящие проводящие пути. 1. Кортико-спинальный передний, или прямой пирамидный, путь.

2. Кортико-спинальный боковой, или перекрещенный пирамидный, путь. Оба пути представляют собой нервные волокна больших пирамидных двигательных клеток коры больших полушарий. Эти волокна направляются книзу в переднем отделе мозгового ствола. Приблизительно $\frac{1}{3}$ нервных волокон, входящих в состав переднего, или прямого пирамидного, пути, не

перекрещивается в продолговатом мозгу. Переход волокон этого прямого пути на противоположную сторону спинного мозга происходит каждый раз на уровне тех сегментов спинного мозга, в которых они вступают в связь с двигательными клетками передних рогов. Однако часть волокон прямого пирамидного пути остается неперекрещенной. Этот прямой двигательный путь имеется только у человекообразных обезьян и человека. Около $\frac{4}{5}$ нервных волокон, входящих в состав бокового пирамидного пути, на уровне нижней трети продолговатого мозга перекрещивается, т. е. переходит на противоположную сторону спинного мозга. В самом спинном мозге волокна бокового пучка оканчиваются на двигательных клетках переднего рога своей стороны.

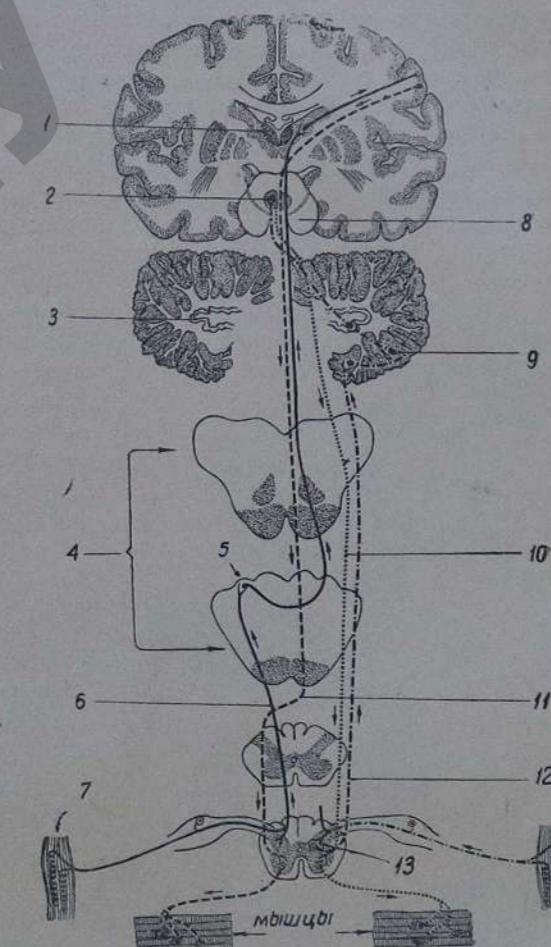
Оба эти пути являются филогенетически новой проводящей системой, которая появляется только у млекопитающих и достигает наивысшего развития у человека.

У собак масса волокон пирамидных путей составляет 10% всего количества белого вещества спинного мозга, у обезьян 20%, а у человека — почти 30%.

По пирамидным путям проводятся центробежные импульсы из коры больших полушарий к двигательным нейронам передних рогов спинного мозга, вызывающие и тормозящие сокращения скелетной мускулатуры. Благодаря перекрещиванию пирамидных путей каждое большое полушарие головного мозга иннервирует мускулатуру противоположной части тела.

Оба пирамидных пути вдоль спинного мозга постепенно уменьшаются в толщине. Передний пирамидный путь исчезает в средних или в нижних грудных сегментах, а боковой путь достигает нижнего конца спинного мозга. Особенно резко оба пирамидных пути убывают после шейного отдела. Оба пути одной половины спинного мозга в верхних шейных сегментах содержат 70 100 волокон, а в верхних грудных сегментах уже только 30 500. Эта быстрая убыль в количестве нервных волокон пирамидных путей после их окончания у двигательных клеток передних рогов, иннервирующих руки, связана с огромным значением рук в жизни человека.

При поражении пирамидных путей на одной стороне наступает паралич половины тела. Если это поражение произошло выше перекреста бокового



пирамидного пути, то паралич произвольных движений наблюдается на противоположной половине тела, а если ниже, в верхней части шейного отдела, то произвольные движения парализуются на той же стороне. Перерождения мышц и утраты рефлексов не бывает. Наоборот, спинномозговые рефлексы даже значительно повышаются вследствие того, что прекращается задерживающее влияние на них центров головного мозга. Показателем перерыва пирамидных путей является появление рефлекса Бабинского — при раздражении подошвы разгибание большого пальца и веерообразное расхождение остальных пальцев ноги (рис. 197). В отличие от человека перерезка пирамидных путей у собак и обезьян не лишает их способности производить произвольные движения. Это указывает на то, что пирамидные пути играют у человека основную роль в передаче импульсов с коры больших полушарий на двигательные клетки передних рогов спинного мозга. Вместе с тем значительная роль принадлежит и другим путям, которые способны брать на себя функцию пирамидных путей.

3. Рубро-спинальный путь (путь из красного ядра, рубер — красный). Состоит из длинных отростков нервных клеток красного ядра, находящегося в среднем мозге, которые перекрещиваются недалеко от красного ядра. Эти волокна после прохождения продолговатого мозга располагаются в боковых столбах спинного мозга впереди от бокового пирамидного пути и вступают в контакт с двигательными клетками передних рогов. Ввиду того, что красное ядро связано с мозжечком, этот путь может служить нисходящим путем для мозжечка. Так как красное ядро связано также с корой больших полушарий, то при разрушениях пирамидных путей рубро-спинальные пути проводят двигательные импульсы с коры больших полушарий в спинной мозг и таким образом восстанавливают произвольные движения.

4. Вестибуло-спинальный путь (из преддверия уха, вестибулом — преддверие). Состоит из нервных волокон клеток бокового ядра вестибулярного нерва той же стороны, которые получают волокна из лабиринта, а также от мозжечка и участвуют в регуляции мышечного тонуса. В спинном мозге этот путь располагается в передней части боковых столбов.

Кроме этих нисходящих путей, имеются еще другие пути, соединяющие средний и продолговатый мозг со спинным мозгом.

Спинно-мозжечковые, рубро-спинальные и вестибуло-спинальные пути состоят из толстых волокон группы А. Пирамидные пути и нежный и клиновидный пучки состоят из более тонких волокон той же группы. Скорость проведения импульсов в спинно-мозжечковом и вестибуло-спинальном путях доходит до 140 м/сек, в пучках нежном и клиновидном — до 70 м/сек, а в пирамидных путях 18—65 м/сек.

Результаты перерезки спинного мозга. После поперечной перерезки или повреждения половины спинного мозга ниже места разрушения происходят следующие нарушения движений и чувствительности. На стороне перерезки или повреждения теряется способность к произвольному движению и исчезает проприорецептивная чувствительность (мышечное чувство), болевая и температурная чувствительность сохраняется, чувства осознания и давления уменьшаются. На стороне, противоположной перерезке, сохраняется способность к произвольным движениям, но исчезает болевая и температурная чувствительность. Эти результаты обусловлены тем, что одни проводящие пути перекрещиваются,

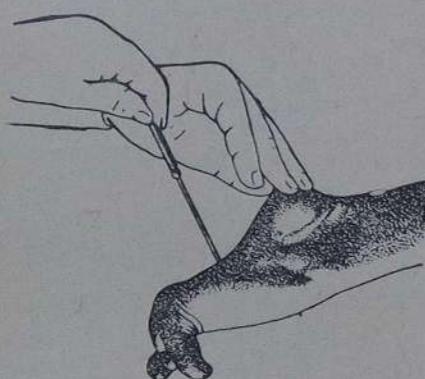


Рис. 197. Рефлекс Бабинского.

а другие не перекрещиваются. Результаты перерезки зависят от места перекреста путей.

Развитие проводящих путей. В течение 2-го и 3-го месяцев внутриутробной жизни спинной мозг занимает весь позвоночник, а начиная с 4-го месяца позвоночник развивается быстрее, поэтому на 6-м месяце конец спинного мозга доходит до крестца, при рождении — до 3-го поясничного позвонка.

Миелинизация волокон у зародыша происходит не одновременно. По исследованиям В. М. Бехтерева ранее других на 5-м месяце покрывается миелиновой оболочкой рубро-спинальный путь, начиная с 6-го месяца появляется миелиновая оболочка в волокнах заднего мозжечкового пути, а волокна переднего мозжечкового пути миелинизируются позднее и не вполне покрыты миелином к моменту рождения. По исследованиям В. М. Бехтерева, Попова и других авторов, волокна задних столбов покрываются миелином в разные сроки, волокна нежного пучка миелинизируются позднее волокон клиновидного пучка. К моменту рождения задние столбы уже покрыты миелином.

Позднее всех миелинизируются пирамидные пути. Они начинают покрываться миелином через 5—6 месяцев после рождения, а полное их развитие заканчивается на 2-м году после рождения. С развитием пирамидных путей связано появление у ребенка первых произвольных движений.

Таким образом, у ребенка вначале развиваются чувствительные пути, а затем уже начинают развиваться основные двигательные пути, по которым вызываются произвольные движения. Двигательные пути непроизвольных движений развиваются в филогенезе значительно раньше пирамидных путей (рис. 198).

Спинальный шок. После отделения спинного мозга лягушки от продолговатого происходит потеря тонуса мускулатуры, возбудимости рецепторов и спинномозговых рефлексов. Это явление обозначается как *шок* (шок — удар, потрясение). Чем выше развита нервная система животного, тем продолжительнее шок. Явления шока наблюдаются в органах, расположенных ниже уровня перерезки, и отсутствуют в органах выше уровня перерезки.

Так, например, у обезьян после перерезки спинного мозга в нижней части шейного отдела наступает глубокий паралич части туловища и нижних конечностей, резкое расширение сосудов ниже перерезки, падение кровяного давления и теплообразования, увеличение теплоотдачи, потеря тонуса мышц, отсутствие двигательных рефлексов даже при самых сильных раздражениях и рефлексов мочеиспускания и дефекации.

Главную роль в явлениях шока играет прекращение притока импульсов из высших отделов нервной системы и связанных с ними органов чувств. Эти импульсы поддерживают возбудимость спинного мозга. Чем выше развито животное, тем большее значение для его жизнедеятельности имеют импульсы от высших органов чувств и поэтому тем резче выражается шок. У человека после повреждения спинного мозга шок выражен больше, чем у обезьяны, и продолжается от 1 до 3 недель.

В это время ниже места повреждения отсутствует чувствительность, нет произвольных движений, мышцы расслаблены и лишены тонуса, отсутствуют все рефлексы, кроме рефлексов на сфинктеры мочевого пузыря и прямой кишки. Поэтому уже с 3-го дня после повреждения сфинктеры мочевого пузыря

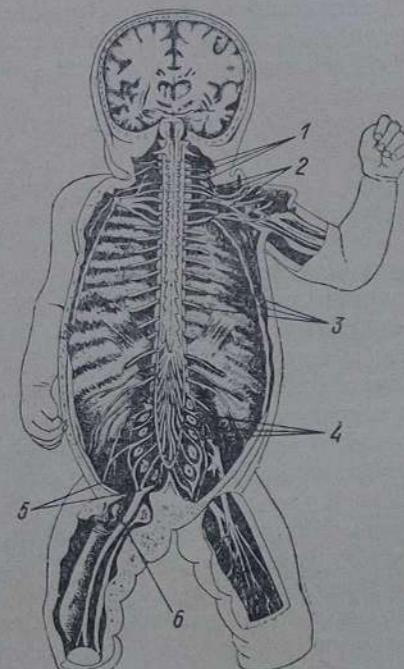


Рис. 198. Спинномозговые нервы новорожденного спереди.

1 — шейное сплетение; 2 — плечевое сплетение; 3 — грудные нервы; 4 — поясничное сплетение; 5 — крестцовое сплетение; 6 — седалищный нерв.

и прямой кишки сильно сокращаются, что сопровождается задержкой мочи и кала. У лягушек время восстановления рефлексов после спинального шока равняется минутам, у собак — месяцам, у людей — годам. У людей после повреждения спинного мозга и исчезновения шоковых явлений рефлексы медленно восстанавливаются.

В отличие от собаки, шок у человека выражается в большом распространении рефлексов при раздражениях рецепторов и в почти полном отсутствии разгибательных рефлексов. За небольшим исключением при раздражениях, достигающих достаточной силы, происходит сгибание обеих ног, сокращение брюшных мышц, мочевого пузыря и прямой кишки и сильное потоотделение всей части тела ниже места повреждения спинного мозга. Таким образом, координация движений у человека нарушена и возбуждение распространяется по части спинного мозга, отделенной от головного мозга. Почти полное отсутствие разгибательных рефлексов у человека при сохранении этих рефлексов у собаки позволяет заключить, что в процессе филогенеза рефлексы положения тела становятся постепенно функцией верхней части нервной системы в связи с ее усложнением.

Рефлекс как реакция всего организма

Еще в XVIII столетии было обнаружено, что достаточно сохранения отрезка верхней части спинного мозга в несколько миллиметров для того, чтобы получить сгибание передних конечностей у лягушки при раздражении кожи 1-го пальца передней лапки. Однако из этого опыта нельзя сделать вывод, что в естественных условиях соматический рефлекс осуществляется только в пределах одного сегмента спинного мозга. Оказалось, что, ввиду большого богатства нервных связей между сегментами, в осуществлении рефлекса в естественных условиях принимает участие большое количество сегментов.

Чем выше стоит по своему развитию нервная система, тем сложнее она устроена, тем более развиты связи между отдельными ее частями. Ни в коем случае нельзя переносить на человека вышеописанный факт, установленный на лягушке, и считать, что у человека в осуществлении соматического рефлекса участвует только один или даже несколько сегментов спинного мозга. В нормальных условиях в осуществлении любого рефлекторного акта у высших животных и человека участвует не только спинной, но и головной мозг. Так, например, при раздражениях рецепторов обнаруживаются биотоки в головном мозгу. Более того, при раздражениях рецепторов нервные импульсы, поступающие в центральную нервную систему, вызывают возбуждение центробежных нейронов, иннервирующих сердце, сосуды, железы и другие органы. При этом гормоны и другие химические продукты поступают в кровь и объектом их воздействия становится и центральная нервная система.

Поэтому естественный рефлекс является реакцией всего организма, всей центральной нервной системы и представления о двух- и трехнейронной рефлекторных дугах являются схематическими и абстрактными. Эта схематизация необходима в целях детального изучения основных свойств простейшей рефлекторной дуги.

В нормальных условиях возбуждение, поступившее в нервную систему по центростремительному нейрону, распространяется на выше и ниже расположенные сегменты. Этот процесс распространения возбуждения называется *иррадиацией*.

Возбуждение только одной из нервных клеток, расположенных в центральной нервной системе, вызывает изменение функционального состояния других нервных клеток. Каждый рефлекс является поэтому результатом взаимодействия нервных процессов в центральной нервной системе, координации деятельности многих нейронов. Именно благодаря этой координации нейронов, которая возникла в процессе фило- и онтогенетического развития, может осуществляться простой изолированный рефлекс вместо общих массовых рефлек-

торных движений, присущих организмам, у которых нервная система находится на низших ступенях фило- и онтогенеза.

Развитие рефлексов в онтогенезе. Первые рефлекторные движения у зародыша человека возникают уже на 3-м месяце внутриутробной жизни. Медленные движения рук и ног наблюдались даже у шестинедельного зародыша человека.

Наблюдения развития рефлекторных движений в онтогенезе показали, что первыми появляются движения при раздражении рецепторов головы, затем у зародыша появляется совместное движение головы и передней конечности, потом движения туловища и в последнюю очередь движения ног.

Первое быстрое движение головы является результатом филогенеза. Оно имеет большое биологическое значение, так как позволяет животному воспринять изменения окружающего мира с помощью рецепторов головы и воздействовать на него движениями головы, что вооружает животное в борьбе за существование. Движения головы организуют и формируют дальнейшее развитие нервной деятельности и двигательных рефлексов.

Первые рефлекторные движения зародыша являются изолированными сокращениями мускулатуры определенной части тела за счет изолированных уже созревших очагов нервной системы. Так, например, у плода человека существуют рефлекторные хватательные движения пальцев рук, подошвенный рефлекс, коленный рефлекс.

У четырехмесячного человеческого зародыша уже имеются защитные рефлексы. Если ущипнуть ступню на одной стороне, то раздражаемая ножка сгибается, а противоположная ножка разгибается. Иногда при раздражении ножки на противоположной стороне движется ручка. Беременная женщина начинает воспринимать движения плода в конце 4-го или в начале 5-го месяца беременности.

Через некоторое время рефлекторные движения плода теряют свой местный изолированный и быстрый характер и становятся массовыми, распространенными и медленными, длительными.

Движения двухмесячного человеческого зародыша, имеющего длину в 4—5 см, являются очень слабыми, замедленными, асимметричными, аритмичными и некоординированными.

При раздражении любого рецептивного поля получаются сокращения мускулатуры всего туловища и конечностей. Даже слабое давление на стопу начинает вызывать не только сокращение мышц раздражаемой ноги, но и противоположной ноги, рук, туловища и головы. Следовательно, возбуждение сильно иррадиирует по нервной системе и захватывает большую ее часть. Это распространение рефлексов обусловлено объединением отдельных созревших очагов, а длительные затяжные движения можно рассматривать как обобщенный проприорецептивный рефлекс. (А. А. Волохов, 1947.)

В последующем периоде внутриутробного развития иррадиация возбуждения уменьшается и рефлекторные движения из распространенных становятся ограниченными. Постепенно формируются местные координированные движения. Однако иррадиация возбуждения у новорожденного еще значительно больше, чем у взрослого, и у него наблюдаются массовые общие движения мышц туловища, головы и конечностей. Постепенное уменьшение иррадиации возбуждения и появление точных местных движений в процессе онтогенеза связано с появлением миэлиновых оболочек вокруг осевых цилиндров, или миэлинизацией нервных путей.

Миэлинизация начинается у человека на 4—5-м месяце внутриутробной жизни и заканчивается на 2-м году после рождения. В ограничении иррадиации основное значение имеет развитие процесса торможения, без которого невозможна координация движений.

Развитие рефлекторных движений у ребенка. Новорожденный ребенок в первые месяцы жизни почти никогда не бывает неподвижным. Он постоянно

производит различные общие движения, двигает глазами и головой. Все его движения бесцельны, беспорядочны и некоординированы. Даже во сне состояние полной неподвижности продолжается не более 5 мин. Разгибание и сгибание рук и ног новорожденного являются как бы продолжением его внутриутробных движений. Рефлекторная возбудимость новорожденного меньше, чем у детей более старшего возраста. Первый крик новорожденного, чихание, кашель и икота являются рефлекторными актами. Болевой защитный рефлекс имеется уже в первый день рождения. Новорожденный на болевые раздражения отвечает общими движениями тела, рук, ног и криком.

Одним из первых координированных движений является *сосание*. Прикоснение к губам и передней части языка новорожденного любым предметом вызывает сосательные движения. При поглаживании щеки сбоку от рта ребенок поворачивает головку в сторону раздражения. При поглаживании щеки на другой стороне он поворачивает головку обратно.

У новорожденного существует рефлекс глотания и другие рефлексы, которые в дальнейшем пропадают. К ним относится, например, *рефлекс Бабинского*. Он указывает на то, что у ребенка еще не функционируют высшие отделы головного мозга.

Кроме того, у новорожденного имеются рефлексы, которые сохраняются в течение всей жизни: коленный, ахиллов, роговичный, зрачковый и др.

В течение бесчисленного ряда поколений организмы животных при посредстве органов чувств и нервной системы в процессе приспособления к внешней среде приобретали способность производить целесообразные соматические и вегетативные рефлексы в ответ на разнообразные воздействия внешнего мира и изменения внутреннего состояния организма.

Эти изменения в строении и функциях нервной системы наследовались, что позволяет только что родившемуся высокоорганизованному живому существу производить различные движения без обучения. Многие из этих рефлексов (защитный, сосания, глотания и другие) являются биологически целесообразными, так как обеспечивают защиту тела от повреждений и разрушений, захватывание, поглощение и усвоение пищи и т. д., способствуя сохранению существования отдельного организма и вида.

В процессе индивидуальной жизни появляются многочисленные новые приобретенные рефлексы. Благодаря унаследованным рефлексам и приобретенной рефлекторной деятельности организм приспособлен к борьбе за жизнь в меняющихся условиях окружающей его среды. Каждый рефлекс является исторически выработавшимся приспособлением организма. Тяжелые нарушения рефлекторной деятельности ведут к невозможности существования без специального ухода окружающих.

Основные свойства нервных центров

Рефлексы являются чрезвычайно сложными процессами, в которых различаются три этапа: 1) восприятие раздражения рецептором и передача нервных импульсов по центростремительным путям в нервную систему; 2) развертывание нервного процесса в пределах центральной нервной системы и 3) проведение нервных импульсов по центробежным путям, вызывающее или изменяющее функцию органа. Необходимо указать, что в некоторых случаях может отсутствовать первое или третье звено рефлекса. Так, например, первое звено рефлекса иногда отсутствует, когда нервный процесс в центральной нервной системе возникает при непосредственных воздействиях на нервную систему; третье звено отсутствует при торможении рефлекса или невозможности функционирования рабочего органа. Однако и в случае отсутствия одного из звеньев рефлекса, происходящий физиологический акт является рефлекторным, так как основным признаком рефлекса является протекание нервного процесса в нервной системе или в нервных центрах. Этот процесс вызван раздражением.

Нервным центром называется группа нейронов, расположенная в центральной нервной системе и участвующая в осуществлении данного рефлекса.

Нервный центр не всегда ограничен анатомически в одном пункте нервной системы. Так, например, пищевой центр расположен в различных отделах нервной системы. Более того, одни и те же нейроны могут входить в состав разных нервных центров и участвовать в осуществлении разных рефлексов. Так, например, нейроны, иннервирующие мускулатуру языка, участвуют в рефлексе сосания, глотания, в рефлекторных движениях речи и др. В акте ходьбы взаимодействуют друг с другом многие нейроны спинного мозга, которые участвуют также в движениях ног, не связанных с ходьбой и т. д.

Следовательно, нервный центр является прежде всего понятием не анатомическим, а физиологическим и представляет собой *временное объединение нейронов, участвующих в выполнении рефлекса*. Вместе с тем существует и ограниченное расположение нейронов, выполняющих определенную рефлекторную функцию. Так, например, дыхательный центр, рефлекторно регулирующий сокращения дыхательной мускулатуры, расположен в определенном участке продолговатого мозга. Однако и в этом случае дыхательный центр не ограничен продолговатым мозгом, так как нейроны, непосредственно вызывающие сокращения дыхательной мускулатуры, расположены в спинном мозгу, а высшие центры дыхания расположены в высших отделах головного мозга. Поэтому при употреблении термина *нервный центр* пользуются и анатомическим понятием центра и физиологическим понятием. Однако, основным является физиологическое понятие нервного центра как динамического объединения нейронов.

В осуществлении рефлекса участвуют не только воспринимающие органы — рецепторы, нервные волокна, передающие нервные импульсы, и функционирующие органы, но и нервные клетки и синапсы, находящиеся в нервных центрах. Поэтому главнейшие особенности передачи нервных импульсов по рефлекторной дуге обусловлены физиологическими свойствами нервных клеток и синапсов, находящихся в нервных центрах.

Основными свойствами нервных центров являются: 1) одностороннее проведение возбуждения; 2) задержка проведения возбуждения во время рефлекса; 3) трансформация ритма; 4) последействие; 5) суммация возбуждения и облегчение проведения; 6) конвергенция; 7) изменения возбудимости; 8) центральное возбуждение; 9) торможение рефлексов; 10) иррадиация возбуждения и торможения; 11) утомление нервных центров; 12) чувствительность к недостатку кислорода и нарушениям кровоснабжения.

1. Одностороннее проведение возбуждения. По рефлекторной дуге возбуждение проводится только в одном направлении — от рецептора через центральную нервную систему в рабочий орган.

2. Задержка проведения возбуждения во время рефлекса. Задержка проведения возбуждения, скрытый или латентный период рефлекса значительно продолжительнее, чем при раздражении нервно-мышечного препарата. Это объясняется тем, что латентный период рефлекса складывается из следующих отрезков времени: а) время проведения возбуждения по центростремительному пути, б) время проведения возбуждения по центральной нервной системе и в) время проведения возбуждения по центробежному пути.

Так, например, латентный период сгибательного рефлекса равен 10,4 миллисекундам. Из них на проведение возбуждения по центростремительному пути со скоростью 31,6 м/сек падает 4,4 миллисекунды, на проведение возбуждения по центробежному пути со скоростью 93 м/сек — 2,1 миллисекунды, а всего на проведение возбуждения по периферическим путям — 6,5 миллисекунды. Следовательно, на проведение возбуждения по центральной нервной системе затрачено 10,4 — 6,5 = 3,9 миллисекунды. Время прохождения возбуждения по центральной нервной системе называется *центральным временем рефлекса*.

Продолжительность центрального времени рефлекса зависит от количества нейронов и синапсов. Чем больше нейронов и синапсов имеется на пути проведения возбуждения по центральной нервной системе, т. е. в рефлекторной дуге, тем продолжительнее центральное время, так как в каждом нейроне и особенно в каждом синapse происходит задержка проведения возбуждения.

Наименьшим является центральное время рефлекса при двухнейронной рефлекторной дуге, в которой имеется только один синапс.

Самым коротким является время сухожильных рефлексов, например коленного, — 5,3 миллисекунды, из которых на проведение возбуждения по периферическим путям приходится 3,1 миллисекунды, а на центральное время 2,2 миллисекунды. При повторении раздражения это время может уменьшиться до 1 и даже до 0,5 миллисекунды. Особенно продолжительно центральное время рефлекса при слабых раздражениях. При сложных рефлексах центральное время рефлекса увеличивается до 10—20 и даже до 500 миллисекунд.

3. Трансформация ритма. Нервные центры отличаются своей способностью изменять, трансформировать ритм падающих на них раздражений. Частота нервных импульсов, которые в естественных условиях возникают в центробежных нейронах, колеблется от 1—2 до 200 в 1 сек., в среднем 30—70 в 1 сек. при тетанических рефлекторных сокращениях и 7—20 в 1 сек. при тонических рефлекторных сокращениях.

Способность к трансформации поступающих в нервные центры импульсов выражается в том, что: а) не каждый поступающий по центростремительному нерву импульс вызывает импульс в центробежном нейроне; б) на один центростремительный импульс нервный центр может ответить серией центробежных импульсов, или, как говорят, на один выстрел в нервную систему она отвечает пулеметной очередью; в) нервный центр может дать несколько серий центробежных импульсов и после прекращения притока центростремительных импульсов.

Вместе с тем следует учесть, что трансформации ритма может и не быть, и на залп центростремительных импульсов нервный центр ответит соответствующим по ритму залпом центробежных импульсов.

Величина ответной рефлекторной реакции зависит от количества центробежных нейронов, находящихся в состоянии возбуждения, от их физиологического состояния, от частоты импульсов, возникающих в каждом центробежном нейроне, от совпадения во времени (синхронности) центробежных импульсов, поступающих в рабочий орган.

4. Последействие. Последействие выражается в том, что рефлексы продолжаются еще некоторое время по окончании действия раздражителя. Впервые последействие двигательных рефлексов было описано И. М. Сеченовым. Чем сильнее раздражение и чем продолжительнее оно действовало на рецепторы, тем больше последействие. Последействие может во много раз превышать время раздражения рецепторов. Последействие объясняется тем, что возбуждение нервных клеток и синапсов продолжается и по окончании раздражения рецепторов.

5. Суммация возбуждения и облегчение проведения. Суммация возбуждения в нервных центрах обнаруживается при действии на рецепторы слабых раздражений. Одиночное слабое подпороговое раздражение рецептора не вызывает рефлекса, а несколько таких же раздражений, следующих друг за другом с короткими промежутками времени, вызывают рефлекс. Этот факт был впервые установлен И. М. Сеченовым (1863). Суммирование подпороговых раздражений одного рецептора или одного центростремительного нейрона обозначается как последовательная суммация, а суммирование подпороговых раздражений разных рецепторов или разных центростремительных нейронов — как пространственная суммация. Незначительная суммация возбуждения имеет место и в рецепторах, но основным местом суммации возбуждения являются нервные центры. Это доказывается тем, что охлаждение рецептивного поля

кожи почти не отражается на количестве подпороговых раздражений, вызывающих рефлекс, а охлаждение спинного мозга значительно увеличивает число подпороговых раздражений, необходимых для получения рефлекса. Суммацию возбуждения можно рассматривать как результат накопления в нервных центрах местных возбуждений. Когда в результате суммации возбуждение достигает пороговой силы, получается рефлекс. Несомненно имеет значение ритм подпороговых или пороговых раздражений. Если каждый новый импульс поступает в период экзальтационной фазы от предыдущего импульса, то суммация возбуждений облегчается. Возбуждение нервного центра вызывает повышение его возбудимости, а также может сопровождаться повышением возбудимости других центров. Это повышение возбудимости может долго сохраняться. Поэтому облегчается проведение возбуждения по уже проторенным путям при последующих раздражениях.

6. Конвергенция (кон — вместе, верго — склоняю) возбуждений состоит в том, что раздражение различных центростремительных путей может вызывать передачу возбуждений на одни и те же центробежные двигательные нейроны. Количество синапсов на двигательных нейронах так велико, что раздражение многочисленных рецептивных полей и возникающее при этом возбуждение многих центростремительных волокон может передаваться на одну и ту же группу двигательных нейронов.

Одновременно следует учесть, что раздражение центростремительного нерва не вызывает возбуждения всех находящихся в нервной системе двигательных нейронов определенной мышцы. Количество двигательных нейронов мышцы, возбуждаемых раздражением центростремительного нерва, колеблется от 30 до 80%.

7. Изменения возбудимости. Непосредственно после прохождения нервного импульса отмечается кратковременная абсолютная и более продолжительная относительная рефрактерные фазы. После относительной рефрактерной фазы наступает экзальтационная фаза более длительная в нервных центрах, чем в нервных волокнах. После экзальтационной фазы наблюдается пониженная возбудимость. Изменения возбудимости и лабильности нервных центров определяют ритм и силу рефлекторной реакции. При возникновении в одних участках нервной системы возбуждения, возбудимость этих участков может возрастать. В то же время в других участках нервной системы, в связи с возникновением процесса торможения, возбудимость может падать.

Благодаря тому, что процессы возбуждения и торможения сменяют друг друга, возбудимость нервных центров постоянно изменяется и поэтому не существует постоянного порога рефлекторного раздражения.

Возбудимость синапсов изменяется также под влиянием импульсов, поступающих к ним из рецепторов. Опыты на животных и наблюдения, произведенные на больных людях, позволяют предположить, что синапсы могут находиться в течение многих дней в состоянии резко пониженной возбудимости или, наоборот, в состоянии чрезмерно повышенной возбудимости, что в первом случае сопровождается отсутствием двигательных рефлексов, а во втором случае — усилением рефлекторных движений.

Медиаторы и некоторые лекарственные вещества восстанавливают нормальную возбудимость синапсов. (Н. И. Гращенков, 1941, 1948.)

8. Центральное возбуждение. Возбуждение нервных центров связано с изменением структуры и физиологического состояния нервных клеток и особенно синапсов.

Изменение структуры синапсов, их желатинизация при возбуждении на живом объекте впервые наблюдалась Б. И. Лаврентьевым (1934). Подтверждилось и предположение А. Ф. Самойлова об образовании в синапсах при возбуждении химических веществ. Оказалось, что в сером веществе мозга, состоящем из нервных клеток, содержится значительно больше ацетилхолина и разрушающего его фермента холинэстеразы, чем в белом веществе, состоящем из

нервных проводников. При действии ацетилхолина на мозг возникает возбуждение. Количество ацетилхолина в крови, оттекающей от мозга у человека при его возбуждении, значительно увеличивается. (Н. В. Пучков, 1948.) Согласно химической теории, возбуждение возникает в результате достаточного накопления в синапсах медиатора возбуждения — ацетилхолина.

Согласно электрической теории, возбуждение возникает в синапсе вследствие его раздражения биотоком предшествующего нейрона. При подпороговых раздражениях с притеканием каждого импульса электроотрицательность на поверхности синапса увеличивается, пока не возникает возбуждение последующего нейрона.

9. Торможение рефлексов. Процесс торможения в центральной нервной системе, впервые обнаруженный И. М. Сеченовым (1862), был установлен и у животных с постоянной температурой тела (рис. 199). (Л. Н. Симонов, 1866.)

Для осуществления рефлекторных движений необходим не только процесс возбуждения, но и процесс торможения, который, согласно учению Н. Е. Введенского, является фазой возбуждения.

Торможение, как и возбуждение, возникает в нервных центрах рефлекторным путем при раздражении рецепторов или центростремительных нервов. Раздражение одного и того же центростремительного нерва может вызвать либо возбуждение, либо торможение рефлекса, в зависимости от ритма и силы раздражения. Торможение вызывается более частым ритмом раздражения и более сильным раздражением. Еще И. М. Сеченов при раздражении центростремительного нерва установил, что «один и тот же нерв при слабом раздражении вызывает движение, а при сильном не вызывает его». И. М. Сеченовым установлено также, что сильное и продолжительное раздражение центростремительного нерва вызывает торможение двигательного рефлекса (1868). Следовательно, при одновременном раздражении двух рецептивных полей или двух центростремительных нервов рефлекс, вызванный более сильным раздражением, затормозит рефлекс, полученный при более слабом раздражении. Однако при одновременных или повторных слабых раздражениях одного или нескольких рецептивных полей или раздражениях средней силы может наступить и усиление рефлекторных движений вследствие суммации возбуждения.

Торможение постоянно сопутствует возбуждению и так же, как и возбуждение, может суммироваться в нервных центрах.

Торможение, согласно химической теории, является результатом накопления больших количеств медиатора ацетилхолина, который в меньших концентрациях вызывает возбуждение, а в больших торможение.

Например, недавно установлено, что при раздражении промежуточного мозга, вызывающем торможение рефлексов спинного мозга, образуется ацетилхолин, который обнаружен в крови, оттекающей от промежуточного мозга. (Г. Н. Кузьменко, 1950.)

Согласно электрической теории, торможение является результатом анэлектротона, возникающего благодаря суммации следовых положительных потенциалов. Следует, однако, учесть, что электрические явления приводят к изменению содержания ацетилхолина.

10. Иррадиация возбуждения и торможения. Процессы возбуждения и торможения распространяются в нервных центрах.

Особенно ясно обнаруживается иррадиация возбуждения, наступающая вследствие увеличения силы раздражения. При слабом раздражении рецепторов наблюдается незначительный рефлекс, так как рефлекторное движение огра-

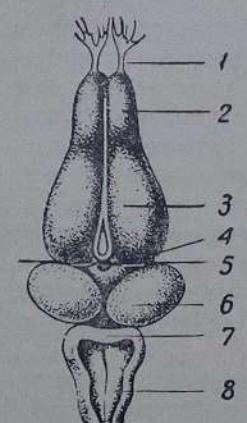


Рис. 199. Головной мозг лягушки.

1 — обонятельный нерв;
2 — обонятельная доля;
3 — большая полушария;
4 — промежуточный мозг;
5 — разрез головного мозга, произведенны И. М. Сеченовым, на который накладывается кристалл поворенной соли;
6 — зрительные бугры; 7 — мозжечек;
8 — продолговатый мозг.

ничивается небольшой группой мышц. При усилении раздражения рецепторов может наступить общая рефлекторная двигательная реакция. Величина рефлекса зависит от количества двигательных нейронов, находящихся в состоянии возбуждения. При слабом раздражении рецепторов количество возбужденных центробежных нейронов невелико, а при усилении раздражения рецепторов количество возбужденных нейронов, благодаря иррадиации возбуждения, все более возрастает и поэтому начинают сокращаться все большие массы мускулатуры.

Процесс иррадиации возбуждения по нервным центрам увеличивается также при возрастании продолжительности раздражения рецепторов. При этом также все больше и больше центробежных нейронов приходит в состояние возбуждения. Торможение ограничивает иррадиацию возбуждения, пропуская возбуждение по определенным нервным путям.

11. Утомление нервных центров. При сравнении скорости наступления утомления в отдельных звеньях рефлекторной дуги оказывается, что на первом месте по скорости наступления утомления стоят нервные центры и концевые двигательные пластиинки. В нервных центрах центростремительные нейроны утомляются значительно раньше, чем центробежные. Это доказывается интересным опытом Н. Е. Введенского (1906). Если раздражать в частом ритме центростремительный нерв, то можно получить рефлекторные сокращения сгибателей колена, которые быстро прекращаются вследствие утомления. Если же, продолжая раздражение этого нерва, присоединить раздражение другого центростремительного нерва, который также вызывает рефлекторное сокращение этих мышц, то рефлекторные сокращения восстанавливаются с прежней силой. Так как центростремительных нейронов значительно больше, чем центробежных, то, когда они утомляются один за другим, общий для них центробежный нейрон все еще остается неутомленным. Этот факт подтверждается и при раздражении различных рецептивных полей, однако в этом случае добавляется падение возбудимости рецепторов (адаптация).

Не при всех рефлекторных сокращениях утомление наступает одинаково быстро. Тетанические рефлекторные сокращения прекращаются быстрее. Тонические рефлексы продолжаются без признаков утомления в течение многих часов.

12. Чувствительность к недостатку кислорода и нарушениям кровоснабжения. Нервные центры особенно обильно снабжаются кровью и потребляют кислорода в 10—20 раз больше, чем другие ткани. Обмен веществ нервных центров в покое значительно выше, чем обмен веществ в нерве. Еще больше возрастает обмен веществ в нервных центрах во время их деятельности. Так, например, потребление кислорода в спинном мозге во время рефлекторного возбуждения увеличивается в 3—4 раза. Поэтому нервные центры чрезвычайно чувствительны к нарушениям кровоснабжения и к кислородному голоданию, так например, падение кровяного давления вызывает потерю сознания.

Нормальное функционирование нервной системы в значительно большей степени, чем функционирование других систем организма, зависит от достаточного кровоснабжения и доставки достаточного количества кислорода. Сердце человека может возобновить свою работу при восстановлении кровообращения почти через сутки после его прекращения. Нервная система человека необычайно изменяется уже через короткое время после прекращения кровоснабжения и доставки кислорода. Нервные центры спинного мозга погибают через 40—60 мин., нервные центры низших отделов головного мозга через 25—35 мин., а нервные клетки коры больших полушарий разрушаются через 5—6 мин. после прекращения кровоснабжения.

Нервные центры молодых животных не разрушаются и при более продолжительном прекращении кровообращения.

Нервные центры более чувствительны к действию некоторых ядов, чем другие ткани. Эти яды называются нервными ядами (наркотики, алкоголь и др.).

При действии наркоза деятельность нервных центров временно парализуется. Другие яды, как например стрихнин, повышают возбудимость нервных центров.

Особенно чувствительны к действию ядов высшие отделы головного мозга. Наркоз резко уменьшает обмен веществ нервных центров и потребление ими кислорода. Стрихнин, наоборот, повышает обмен веществ и потребление кислорода в нервных центрах.

Некоторые нервные яды оказывают избирательное действие на различные отделы нервной системы, что свидетельствует о различии химических процессов в разных участках нервной системы.

Координация рефлексов

Согласованность сокращений отдельных мышц или мышечных групп, обусловленная взаимодействием процессов возбуждения и торможения в нейронах центральной нервной системы, называется координацией.

Координация свойственна не только сложным рефлексам, при которых в нервной системе образуется большое число взаимодействующих очагов возбуждения, но и самым простым рефлексам.

Начало изучению взаимодействия нервных процессов, обеспечивающих выполнение координированных рефлекторных актов, положила школа И. М. Сеченова. Н. Е. Введенский впервые открыл, каким образом осуществляется взаимодействие двух очагов возбуждения в нервных центрах коры больших полушарий головного мозга.

При одновременном раздражении обоих полушарий Н. Е. Введенский установил, «что если раздражать с одной стороны точку для сгибателей, то это оказывается на эффектах раздражений, прикладываемых к другому полушарию, таким образом, что на другом полушарии понижается раздражительность одноименной с ней точки и, наоборот, повышается для точки антагонистической, т. е. для разгибателей». (1896.) В дальнейшем немецкий физиолог Г. Геринг и английский физиолог Ч. Шеррингтон повторили опыт Н. Е. Введенского. Обнаруженный Н. Е. Введенским факт взаимного влияния нервных центров сгибателей и разгибателей Шеррингтон описал как явление взаимосочетанной или реципрокной иннервации (реципроко — течь то вперед, то назад), не упомянув Н. Е. Введенского, впервые открывшего это явление.

Совершенно ясно, что реципрокная, или взаимосочетанная, иннервация основана на существовании центрального торможения.

Взаимосочетанная иннервация. Мышицы, принимающие участие в любом координированном акте, делятся на две группы: 1) синергисты (син — вместе, эргон — работа) и 2) антагонисты (анти — против, агон — борьба).

Синергистами называются мышицы, которые одновременно совместно участвуют в производстве данного движения, так как их сокращение вызывает движение одного характера, например, короткая, длинная и большая мышцы, приводящие бедро.

Антагонистами называются мышицы, одновременное сокращение которых делает невозможным производство данного движения, так как их сокращение вызывает движения противоположного характера, например, сгибатели и разгибатели, приводящие и отводящие мышцы.

Антагонистические мышицы могут стать синергистами при выполнении других движений; например, сгибатели и разгибатели становятся синергистами при отведении и приведении или разгибатели обоих ног становятся синергистами во время стояния.

Координация движений обусловлена взаимосочетанной иннервацией мышц антагонистов, которая основана на том, что один и тот же центробежный нейрон при различных условиях может находиться как в состоянии возбуждения, так и в состоянии торможения.

Взаимосочетанную иннервацию легко обнаружить на животном, у которого спинной мозг отделен от головного мозга (спинальное животное).

При раздражении центростремительного нерва на стороне раздражения наступает рефлекс сгибания, вследствие сокращения на этой стороне сгибателей и расслабления разгибателей.

Одновременно на стороне, противоположной раздражению, наступает рефлекс разгибания, вследствие сокращения разгибателей и расслабления сгибателей.

При раздражении центростремительного нерва на противоположной стороне наблюдаются обратные отношения. Теперь на той стороне, которая раздражалась первой, наступает рефлекторное разгибание, а на второй стороне, где раздражается центростремительный нерв, — рефлекторное сгибание.

Эти взаимообратные сокращения мышц обусловлены взаимосочетанными процессами в центробежных нейронах или в нервных центрах антагонистических мышц.

На стороне раздражения центростремительного нерва нервный центр сгибательных мышц приходит в состояние возбуждения. В то же время на этой же стороне нервный центр разгибательных мышц приходит в состояние торможения. На стороне противоположной раздражению наблюдаются обратные отношения — заторможен нервный центр сгибательных мышц и возбужден нервный центр разгибательных мышц (рис. 200). Когда производится раздражение на второй стороне, процессы возбуждения и торможения в центробежных нейронах меняются местами, возбуждение центробежных нейронов переходит в торможение и наоборот. Следовательно, возбуждение нервного центра сгибателей сопровождается торможением нервного центра разгибателей и наоборот.

Таким образом, факт, открытый Н. Е. Введенским на головном мозге, является общим для всей нервной системы и обнаруживается также на спинном мозге. Этот факт объясним на основе учения о парабиозе.

Ясно, что только при взаимосочетанных отношениях возбуждения и торможения в центробежных нейронах можно производить координированные рефлекторные акты сгибания или разгибания.

Результаты раздражения центростремительных нервов зависят от частоты и силы раздражения.

Так, например, при слабом раздражении центростремительного нерва вызывается сокращение разгибателей бедра на стороне раздражения, а сильное раздражение центростремительного нерва вызывает сильное расслабление тех же разгибателей бедра.

Более сильное раздражение центростремительного нерва вызывает более сильное торможение сгибателей на противоположной стороне.

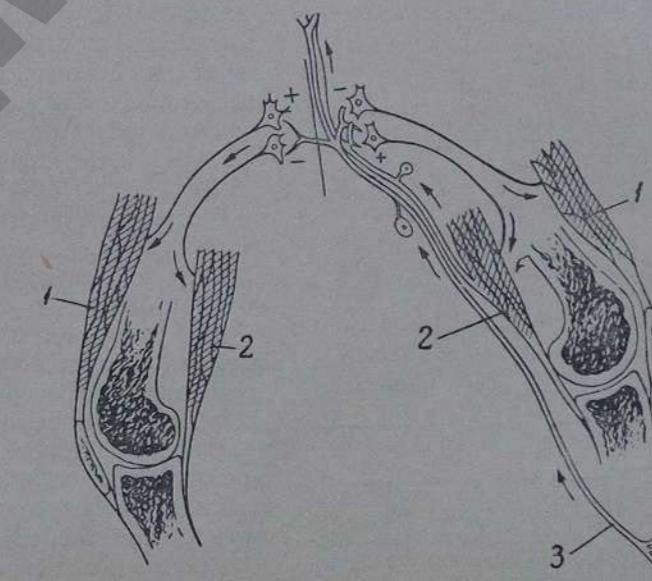


Рис. 200. Схема взаимосочетанной иннервации мышц антагонистов.

1 — разгибатель колена; 2 — сгибатель колена; 3 — центростремительный нерв. Знаком плюс (+) отмечено возбуждение двигательных нейронов, знаком минус (-) — торможение.

При повторных раздражениях центростремительных нервов происходит суммация возбуждения и торможения в нервных центрах. Взаимосочетанные отношения существуют при всяком нормальном рефлекторном акте. Например, при отведении глаза книзу расслабляется мышца, поворачивающая глаз внутрь; сокращение мышц, опускающих нижнюю челюсть, сопровождается расслаблением мышц, поднимающих нижнюю челюсть и т. д.

Возникающие в процессе онтогенеза изолированные движения одной конечности сменяются одновременным сгибанием и разгибанием двух конечностей. Эта смена раньше наступает на передних конечностях, а позднее на задних конечностях. После этого вскоре возникают взаимосочетанные отношения в рефлексах сначала передних, а затем задних конечностей.

В более позднем периоде эти отношения становятся все более отчетливо выраженными, появляются явления отдачи (см. ниже), а в последние дни перед рождением появляются также и ритмические движения.

У новорожденных взаимосочетанные отношения лучше выражены, чем во время внутриутробного развития и с возрастом достигают уровня, свойственного взрослым. (А. А. Волохов, 1947.)

Вторичные проприорецептивные импульсы. После прекращения рефлекса может наблюдаться не возврат к тому состоянию мышц, которое было до раздражения, а противоположный рефлекс. Так, например, после сильного рефлекторного сгибания, вызванного раздражением центростремительного нерва, может наступить сильное рефлекторное разгибание конечности или после сильного рефлекторного опускания нижней челюсти, вызванного сокращением мышц, опускающих ее, может наступить сильное смыкание челюстей вследствие сокращения мышц, поднимающих челюсть. Это явление называется *отдачей* (рис. 201). Отдача является рефлекторным актом, который вызывается раздражением проприорецепторов расслабленной и растянутой мышцы. Это раздражение проприорецепторов вызывает приток вторичных центростремительных проприорецептивных импульсов к нервному центру растянутой мышцы, что приводит к ее сокращению после расслабления. Латентный период

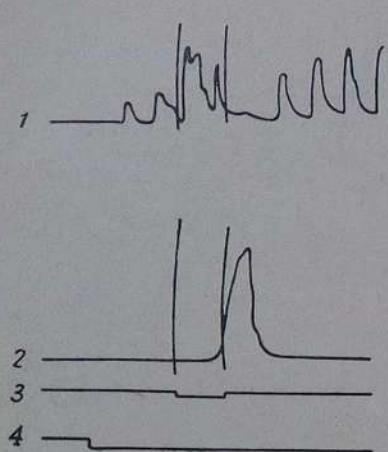
Рис. 201. Торможение вслед за возбуждением и сокращение отдачи (по А. А. Ухтомскому и Ветюкову).

1 — кривая сокращения сгибателя колена; 2 — кривая сокращения разгибателя колена; 3 — отметка раздражения второго центростремительного нерва; 4 — отметка раздражения первого центростремительного нерва. Присоединение раздражения второго нерва во время раздражения первого нерва вызывает вначале усиление возбуждения сгибателя, затем торможение сгибателя, во время которого возбуждается разгибатель.

рефлекса отдачи больше, чем латентный период обычного рефлекса и может превышать 200 миллисекунд. *Рефлекс отдачи легко тормозится.*

Явление отдачи облегчает осуществление *цепных рефлексов* или сложных движений, в которых один рефлекс приводит к возникновению противоположного ему рефлекса, который, в свою очередь, вызывает третий рефлекс и т. д. Эти цепные рефлексы составляют *локомоции* — сложные сочетания нервных процессов и сокращений мышц, обеспечивающие поддержание позы и перемещение тела в пространстве.

Переход от местного сгибательного рефлекса в сложный рефлекторный ряд локомоторных движений можно проследить в опыте на собаке, у которой перерезан спинной мозг на границе грудного и поясничного отделов и, следовательно, выключено влияние головного мозга. У такого животного при однократном раздражении рецепторов одной из задних конечностей можно вызвать сгибательный рефлекс. Это сгибание вызовет разгибание противоположной конечности, которое перейдет вследствие отдачи в сгибание и вызовет разги-



бание первой конечности и т. д. Попеременное сгибание и разгибание конечностей будет в правильном ритме продолжаться без повторных раздражений в течение долгого времени, десятками минут до 1 часа. Этот ритмический рефлекс обозначается как „маятниковое движение“, и ритм его отличается такой правильностью, что оно называется также „рефлекторный отмечник времени“. Локомоторный рефлекс шагания постепенными переходами можно перевести в бег. Таким образом, основные нервные механизмы ходьбы и бега обеспечиваются у животных поясничными сегментами спинного мозга без участия головного мозга. Роль вторичных проприорецептивных импульсов может быть обнаружена и в сухожильных рефлексах, и в этом случае растяжение мышцы, вызванное первичными проприорецептивными импульсами, сопровождается раздражением ее проприорецепторов и образованием вторичных проприорецептивных импульсов, которые дают рефлекс отдачи, т. е. после растяжения мышцы наступает ее сокращение.

Проприорецептивные импульсы, возникающие в самой мышце, рефлекторно регулируют степень ее напряжения и сокращения. Этот *собственный рефлекс мышцы* — рефлекторная саморегуляция ее деятельности имеет большое биологическое значение, так как позволяет автоматически регулировать тонус и сокращение мыши в соответствии с потребностями организма. Собственные рефлексы мышц дают возможность активно удерживать положение тела, оказывая противодействие постоянно действующей на организм силе тяжести.

Характерной особенностью проприорецепции, отличающей ее от других видов рецепции, является *отсутствие адаптации* или *падение возбудимости* рецепторов через короткое время после начала действия раздражителя. Именно отсутствие адаптации у проприорецепторов является биологически целесообразным, так как благодаря ее отсутствию проприорецепторы находятся в постоянной готовности активно рефлекторно противодействовать малейшей деформации в мышцах, как, например, при колебаниях центра тяжести тела, что позволяет организму поддерживать постоянную позу.

Совместно с кожными экстерорецептивными рефлексами собственные рефлексы мышц обеспечивают разгибательные рефлексы — *движения организма к предметам окружающего мира*, его стремление сблизиться с раздражителем, схватить предмет, усилить соприкосновение с ним. Например, прикосновение к ладони или к подошве вызывает разгибательный рефлекс в ответ на растяжение разгибательной мышцы. Биологическое значение этого рефлекса очень велико не только для борьбы за существование животных и переделки окружающего мира человеком, но и для развития рецепции и нервной системы.

Вторичные проприорецептивные импульсы необходимы для осуществления координации. Выключение проприорецептивных импульсов перерезкой центростремительных нервов или при заболеваниях центростремительных путей приводит к потере координации и нарушению движений. Движения становятся неточными, порывистыми. Это нарушение координации является следствием невозможности точно рефлекторно регулировать движения по двигательным нейронам, благодаря отсутствию притока в нервную систему центростремительных проприорецептивных нервных импульсов, сигнализирующих о состоянии мускулатуры и всего аппарата движения. Нарушение ходьбы при выключении проприорецептивных импульсов обозначается как *атаксия* (а — не, таксис — порядок) — отсутствие правильного порядка сокращений мышц, расстройство координации движений.

При перерезке центростремительных нервов конечности прекращается приток центростремительных импульсов в нервную систему. Это прекращение притока импульсов из конечности в центральную нервную систему сопровождается нарушением ее движений. Конечность длительное время находится то в согнутом, то в разогнутом положении. Движения такой конечности производятся во время еды, при спокойном дыхании при каждом вдохе, при легком вздрагивании животного от стука и т. д. Эти нарушения движений Л. А. Орбели

объясняет выпадением вторичных проприорецептивных импульсов из конечности, которые в нормальных условиях тормозят действие на эту конечность нервных импульсов из других участков тела и создают тем самым возможность производить ею точные движения. (1924.)

В последнее время установлено, что проприорецептивные импульсы скелетных мышц рефлекторно изменяют также деятельность внутренних органов — сердца, желудка и др.

Таким образом, нервная система координирует не только сокращения мускулатуры, но и изменяет в соответствии с притоком проприорецептивных импульсов деятельность внутренних органов.

Постоянный приток проприорецептивных импульсов в нервную систему поддерживает **рефлекторный тонус мускулатуры**, благодаря центробежным импульсам, исходящим из спинного мозга и различных отделов головного мозга (продолговатого, среднего и промежуточного). Перерезка центростремительных нервов конечности влечет за собой выпадение тонуса мускулатуры. Без двигательной, моторной иннервации тонус также не существует. Следовательно, для получения тонуса необходима сохранность рефлекторной дуги, так как **тонус вызывается рефлекторно**.

У животного, у которого сохранен только спинной мозг, могут быть получены затяжные тонические рефлексы. После перерезки головного мозга на уровне передних бугров четверохолмия обнаруживается **десциребрационная ригидность** или **контрактильный тонус**. Контрактильный тонус выражается в том, что вся мускулатура находится в состоянии сильнейшего напряжения, особенно напряжена разгибательная мускулатура. Благодаря сильному напряжению шейных мышц голова запрокинута назад, конечности сильно вытянуты. Если произвести разрез по средней трети продолговатого мозга, то контрактильный тонус исчезает. Следовательно, контрактильный тонус осуществляется передней частью продолговатого мозга и средним мозгом. Рефлекторный характер контрактильного тонуса доказывается тем, что он не получается на конечности, лишенной центростремительных нервов, так как для его получения необходим приток импульсов из мышц, сухожилий и суставных сумок. Значение контрактильного тонуса заключается в том, что он, захватывая всю мускулатуру, создает позу стояния и исходное положение для локомоций и рабочих движений. Однако не у всех животных при контрактильном тонусе выступает поза стояния. В зависимости от вида животного оно может прочно фиксировать свои конечности и в других положениях, например, у лазающих обезьян кисти согнуты и они застывают в позе подвешивания, у человекообразных обезьян в нижних конечностях наступает разгибание — рефлекс стояния, а в верхних конечностях — сгибание и приведение — рефлекс хватания и удерживания. Раздражение рецепторов кожи вызывает у животных освобождение от контрактильного тонуса и быстрые координированные движения, т. е. обычные рефлексы. Контрактильный тонус может продолжаться более суток (рис. 202).

При перерезке головного мозга по передней границе промежуточного мозга появляется другая форма тонуса — **восковидная ригидность** или **пластич-**

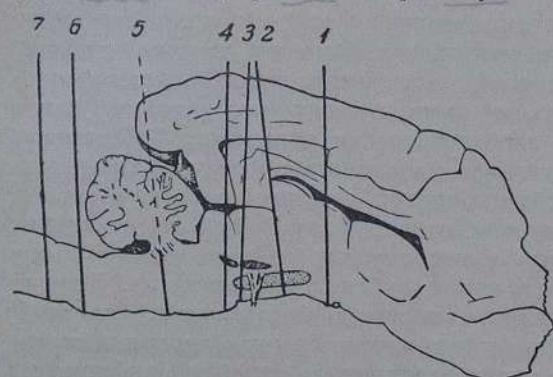


Рис. 202. Результаты различных перерезок спинного мозга кошки.

1 — сохраняет терморегуляцию и нормальную позу; 2 — сохраняет позу; терморегуляция потеряна; 3 — десциребрационная ригидность вследствие выключения красного ядра; 4 — при односторонней перерезке ригидность на той же стороне; 5 — при перерезке сразу над уровнем вестибулярных ядер ригидность еще сохраняется; 6 — ригидность отсутствует; 7 — отсутствие шейных рефлексов; сохранены только функции спинного мозга.

пластичный тонус. Пластичный тонус характеризуется тем, что мускулатура сохраняет приданное ей положение и животное застывает в естественных и неестественных позах. Это состояние сходно с **каталепсией** (каталепсис — захват) — оцепенением, застыванием тела и отдельных его частей при отравлениях некоторыми ядами, при заболеваниях нервной системы или, у здорового человека, в состоянии искусственного сна — гипноза. При каталепсии теряется способность к произвольным движениям. Каталепсия под влиянием внушения продолжается в течение 5—10 и более минут, а при нарушениях нервной системы в течение часов. Пластичный тонус также является **проприорецептивным рефлексом**. У некоторых беспозвоночных животных (членистоногих) состояние многочасового оцепенения представляет собой нормальное физиологическое явление.

При анатомической целости нервной системы пластичный тонус подавляет контрактильный тонус, а контрактильный тонус, в свою очередь, подавляет затяжное последействие рефлексов спинного мозга. Высшие отделы головного мозга регулируют взаимоотношение всех трех видов тонуса, которые непременно, в той или иной степени, участвуют в локомоциях.

Взаимоотношения возбуждения и торможения в нервных центрах. Поступление центростремительных импульсов в нервные центры может вызвать как процесс возбуждения, так и процесс торможения, в зависимости от силы и ритма раздражения и физиологической лабильности нервных центров в момент поступления в них нервных импульсов. Сильное и частое раздражение может вызвать переход возбуждения в торможение. Нервные клетки обладают меньшей лабильностью, чем их нервные отростки — нейриты, поэтому нервные центры легче приходят в состояние торможения, чем нервные волокна. Возбуждение и торможение, как процессы, имеющие одну и ту же природу, постоянно сопутствуют друг другу. На взаимоотношении возбуждения и торможения в нервных центрах основана координация деятельности рабочих органов.

Закономерности, определяющие взаимоотношения возбуждения и торможения, обозначаются как **законы индукции (наведения)**.

Различаются два случая взаимоотношения возбуждения и торможения: **одновременная индукция** и **последовательная индукция**.

Одновременная индукция состоит в том, что при возбуждении одного нервного центра в соседнем центре одновременно возникает торможение и, наоборот, при торможении одного нервного центра в соседнем центре возникает возбуждение.

Так, например, при сгибательном рефлексе возбуждение центра сгибателей вызывает одновременное торможение центра разгибателей, а возбуждение центра разгибателей на противоположной стороне одновременно тормозит центр сгибателей.

Последовательная индукция состоит в том, что возбуждение нервного центра сменяется торможением того же самого центра и, наоборот, торможение нервного центра сменяется его возбуждением.

Так, например, при раздражении центростремительного нерва наступает рефлекс сгибания. При этом центробежные нейроны сгибателей находятся в состоянии возбуждения, а по закону одновременной индукции центробежные нейроны разгибателей находятся в состоянии торможения. Но если после длительного раздражения центростремительного нерва на данной стороне прекратить это раздражение и сразу же начать раздражение центростремительного нерва на противоположной стороне, то для получения разгибания на той стороне, которая раздражалась первой, потребуется меньшая сила тока. Следовательно, после того, как центры разгибателей длительно находились в состоянии торможения, их рефлекторная возбудимость повысилась и их возбуждение облегчается.

На одновременной и последовательной индукции, т. е. на одновременном возникновении противоположного процесса и на последовательной смене одного

процесса другим процессом, основаны мятниковые движения конечностей, наступающие после однократного раздражения у спинального животного, у которого произведен разрез спинного мозга между грудным и поясничным отделами.

Принцип общего конечного пути. Количество центростремительных нейронов, проводящих нервные импульсы из рецепторов, приблизительно в 5 раз больше числа центробежных нейронов. Задние корешки каждой половины тела человека содержат около 634 000, а передние корешки — около 203 700 миелиновых волокон. Кроме того, в задних корешках содержится большое число безмякотных волокон. Поэтому с центростремительными путями возбуждение может передаваться на одни и те же центробежные пути. Эти конечные центробежные пути составляют общий конечный путь для множества центростремительных путей. Устройство нервных путей можно сравнить с воронкой, выходное отверстие которой в пять раз уже входного отверстия. Один и тот же центробежный нейрон входит в состав многих рефлекторных дуг. Одна и та же мышца рефлекторно сокращается при раздражении множества разнообразных рецепторов. Нервные импульсы, поступающие в нервную систему по центростремительным путям, передаются на ограниченное число вставочных нейронов, которые соприкасаются с еще более ограниченным числом центробежных нейронов. Кроме анатомических условий, основную роль в ограничении передачи импульсов на другие пути играет процесс торможения. Принцип общего конечного пути имеет важнейшее биологическое значение. В процессе филогенеза выработались определенные конечные пути, благодаря чему при множестве раздражений рецепторов вызываются определенные рефлексы, играющие роль в борьбе за существование (рефлексы, обеспечивающие захват и поглощение пищи, защитные рефлексы, половые рефлексы и др.). Однако принцип общего конечного пути выдвигает чисто анатомические, статические условия влияния одного рефлекса на другой, исходя из того, что рефлексы борются за общие центробежные нейроны. Он не вскрывает динамики одновременных или последовательных возбуждений в нервной системе.

Объединяющая (интегративная) деятельность нервной системы. Основные свойства нервных центров спинного мозга позволяют только до некоторой степени объяснить, каким образом нервная система выполняет функцию объединения и регулирования всех деятельности организма и его взаимодействия с окружающим миром.

Однако все эти физиологические явления, присущие низшему отделу нервной системы, не в состоянии раскрыть сущность интегративной деятельности нервной системы высших животных и человека (интеграция — объединение в единое целое).

Главное, решающее значение в объединяющей деятельности нервной системы играют процессы, протекающие в высших отделах нервной системы, являющихся высшим этапом филогенеза и онтогенеза. Объединяющая деятельность нервной системы на высших этапах развития мира животных осуществляется корой больших полушарий. Коренные отличия функционирования нервной системы и взаимодействия организма с окружающим его миром на различных ступенях исторического развития определяются законами деятельности головного мозга, открытыми трудами И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского, В. М. Бехтерева и др. Основные законы деятельности коры больших полушарий и ее роль в объединении и регуляции всех функций организма открыл И. П. Павлов.

Пластичность центральной нервной системы

В процессе фило- и онтогенетического развития вырабатывались биологически целесообразные рефлексы и координационные отношения между ними, способствующие сохранению жизни вида и отдельного организма. Однако

в изменяющихся условиях существования иногда возникают нарушения этих приспособлений.

В этих случаях проявляется способность нервной системы преодолевать последствия нарушений естественных связей между определенными нервными центрами и определенными рабочими органами, которые сложились в процессе развития на протяжении многих сотен тысяч лет. Эта приспособляемость нервных центров, так же как и способность к изменению их строения и функций в процессе исторического развития, обозначается как пластичность нервной системы.

Пластичность проявляется в восстановлении деятельности органов при сшивании нервов. Например, при сшивании блуждающего нерва с двигательным нервом после перерождения двигательного нерва и врастания волокон блуждающего нерва в двигательный нерв происходит восстановление движений (рис. 203).

Операции сшивания нервов разного функционального значения вызывают восстановление сокращений мышц у людей. Следовательно, функция нервных

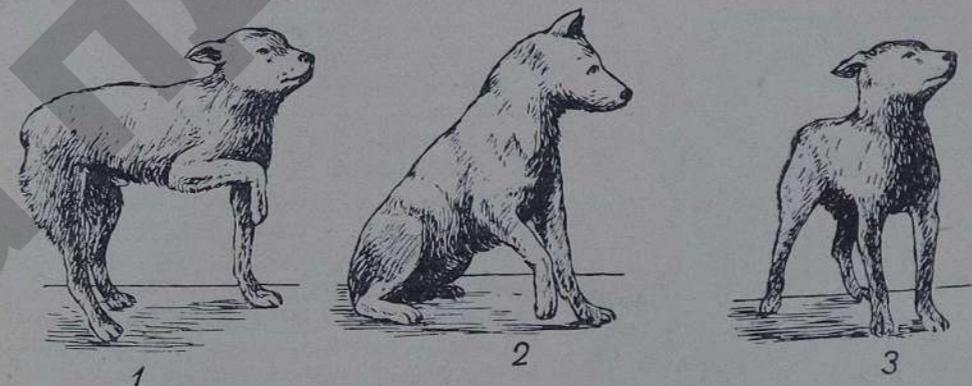


Рис. 203. Изменение состояния конечности в разные сроки после операции сшивания нервов (по П. К. Анохину).

1 — через 15 дней после сшивания центрального конца блуждающего нерва с периферическим концом лучевого нерва; нижняя часть конечности парализована и держится в приподнятом состоянии; 2 — через 2 месяца 15 дней после операции животное начинает наступать на оперированную конечность; 3 — через 4 месяца после операции способность владеть конечностью мало отличается от нормы.

центров не является неизменной. Обнаружено, что в перестройке нервных центров значительную роль играют центростремительные импульсы и изменение отношений между нервными центрами. (П. К. Анохин.)

Согласно теории пластичности немецкого физиолога Бете, высокоразвитая нервная система высших животных не отличается от сетчатой нервной системы низших организмов. По его мнению, все отделы нервной системы равнозначны. Эта теория отрицает историческое развитие нервной системы и роль коры больших полушарий как высшего органа приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям его существования.

Ошибочность этой теории доказана тем, что восстановление функций нервной системы после их нарушения происходит постепенно и медленно, а после удаления коры больших полушарий все выработавшиеся до этой последней операции приспособления исчезают навсегда. (Э. А. Асретян.) Эта решающая роль коры больших полушарий в перестройке функций нервных центров обнаруживается только у высокоразвитых позвоночных. У низших позвоночных удаление больших полушарий головного мозга не оказывает существенного влияния на ход восстановления утраченных функций. Таким образом, отчетливо выступает зависимость пластичности нервной системы от уровня филогенетического развития животного и роль больших полушарий головного мозга, которые по учению И. П. Павлова являются органом тончайшего приспособления организма

к окружающей среде, способным создавать новую, более совершенную объединяющую деятельность всех функций организма.

Учение А. А. Ухтомского о доминанте и его значение для психологии

При взаимодействии двух содружественных рефлексов, которые обладают одним и тем же общим конечным путем, происходит усиление рефлекса. Но раздражение различных рецептивных полей, вызывающих два разных рефлекса, может вызвать торможение одного рефлекса другим. В этом случае в нервной системе возникают два очага возбуждения, один из которых главенствует, доминирует над другим очагом.

Согласно учению о доминанте (1923), вся нервная система представляет собой единое целое и поэтому ни одна рефлекторная дуга не может действовать независимо от всей нервной системы. Однажды начавшийся рефлекс, требующий времени для своего разрешения, изменяет и тормозит другие рефлексы. Очаг доминанты может возникать как в двигательной, так и в чувствительной области; например, жгучая боль (каузальгия) при повреждениях периферических нервов у человека, впервые описанная Н. И. Пироговым, усиливается при самых легких прикосновениях к раненой конечности.

Доминантой (доминаре — господствовать) А. А. Ухтомский обозначает „господствующий очаг возбуждения“, „временно господствующий рефлекс“, которым трансформируется и направляется для данного времени, при прочих равных условиях, работа прочих рефлекторных дуг и рефлекторного аппарата в целом“. Принцип доминанты является „общим рабочим принципом нервных центров“.

Учение о доминанте основную роль отводит не чисто анатомическому принципу общего конечного пути, а динамике одновременных или последовательных возбуждений в нервных центрах. Учение Н. Е. Введенского о парабиозе

раскрывает динамику нервных процессов. В зависимости от лабильности, от физиологического состояния очага доминанты один и тот же раздражитель может действовать на него различным образом, вызывая возбуждение или, наоборот, торможение этого очага.

Чем выше возбудимость и лабильность очага доминанты, тем больше он способен суммировать приходящие к нему раздражения и тем сильнее доминанта. Однако существует предел возбудимости и лабильности. При достижении этого предела повышенной возбудимости и лабильности даже очень слабые посторонние раздражения могут вызвать своеобразное возбуждение очага доминанты, которое выражается в его торможении. Поэтому очаг доминанты нельзя рассматривать только как очаг сильного возбуждения. Очаг доминанты характеризуется, во-первых, способностью к суммированию и накоплению возбуждения при притоке посторонних импульсов и, во-вторых, по мере развития в нем возбуждения, он тормозит другие текущие рефлексы, встречающиеся на общем конечном пути. Следовательно, не всякий очаг возбуждения является доминантным. Посторонние для доминирующего очага раздражители не только не мешают доминанте, но, наоборот, вызывают усиление, подкрепление доминанты и тем самым увеличивают торможение в других сопряженных рефлекторных



А. А. Ухтомский.

дугах. Слабое подпороговое раздражение создает в нем повышение возбудимости для последующих посторонних импульсов. Возбудимость доминирующего очага увеличивается не только благодаря притоку нервных импульсов, но и гуморальным путем.

Таким образом, доминантный очаг характеризуется длительным возбуждением, которое поддерживается слабыми раздражителями и не исчезает сразу после прекращения их действия (инерция доминанты).

Однажды возникшая доминанта обладает значительной инерцией пока не будет выполнен соответствующий доминирующий рефлекс. Если же доминирующий рефлекс не может осуществиться, то его инерция преодолевается лишь активным торможением с другой достаточно устойчивой доминантой. Доминанта характеризуется также способностью к возобновлению.

Учение о доминанте позволяет рассматривать процессы, происходящие в нервной системе, как единое целое, а не изолированно друг от друга. При этом учитывается исходное физиологическое состояние нервной системы и его зависимость от возбуждения нервных центров, от текущих потребностей организма и от истории системы.

Учение о доминанте глубоко проникает в сущность нервных процессов, раскрывает взаимоотношения между любыми нервными центрами, а не ограничивается, как это делает Шерингтон, изолированным анатомическим, статическим рассмотрением взаимосочетанной иннервации мыш-антагонистов. Благодаря существованию доминантных очагов координация движений обусловливает единство и направленность действий организма, которая позволяет в каждый данный момент совершать определенные движения, исключающие другие движения. Выполнение этих направленных действий „достигается распределением тонуса, тетанического сокращения и торможения“ (А. А. Ухтомский).

Учение А. А. Ухтомского о доминанте раскрывает основные закономерности физиологии центральной нервной системы.

Так как учение о доминанте основано на факте притягивания возбуждения из одних очагов мозга в другие и такой же процесс происходит и при образовании условных рефлексов, то это сближает учение о доминанте с учением И. П. Павлова.

Учение И. П. Павлова о главенствующем в данный момент очаге возбуждения в коре больших полушарий, который по закону индукции тормозит окружающие участки коры, и учение А. А. Ухтомского о доминанте раскрывают физиологические механизмы психического акта внимания. „В высших этажах и в коре больших полушарий принцип доминанты является физиологической основой акта внимания и предметного мышления“ (А. А. Ухтомский). Смена одной доминанты на другую доминанту проявляется в переключении внимания. Психологические исследования подтверждают учение о доминанте и показывают, что разнообразные слабые раздражения усиливают концентрацию внимания и что умственная работа протекает в обычной обстановке лучше, чем в абсолютной тишине. Для педагогов очень важным является то, что посторонние раздражения небольшой силы, нарушающие монотонность, увеличивают общий тонус мозга и способствуют концентрации внимания.

Головной мозг. Черепномозговые нервы

Головной мозг состоит из заднего мозга, среднего мозга, промежуточного мозга и переднего мозга (рис. 204).

Средний вес головного мозга взрослого человека 1360 г. Вес головного мозга человека за небольшими исключениями превышает вес мозга животных. Так, например, вес головного мозга лошади — 650 г, гориллы — 400 г, быка — 500 г. У кита головной мозг весит 2800 г, у слона — 4000 г, но отношение веса мозга к весу тела у человека больше, чем у всех животных. Еще более резко выступает преобладание головного мозга человека, если сравнить его вес с весом спинного мозга.

Отношение веса головного мозга к весу спинного мозга равно (у различных животных и человека):

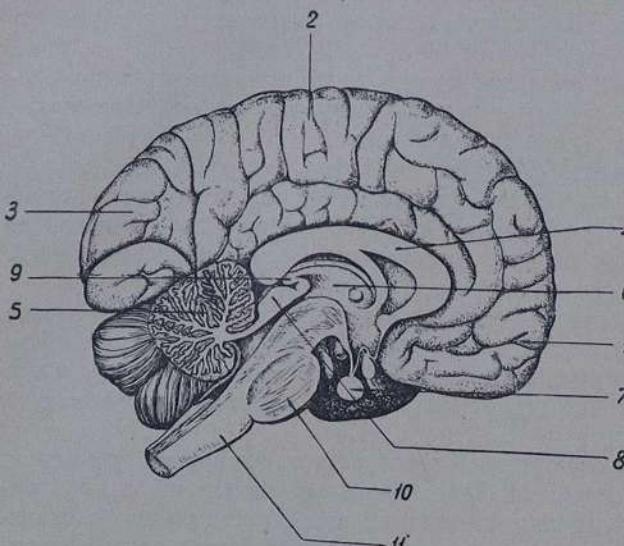


Рис. 204. Головной мозг. Срединная поверхность.

1 — лобная доля полушария большого мозга; 2 — теменная доля; 3 — затылочная доля; 4 — мозолистое тело; 5 — мозжечек; 6 — зрительный бугор; 7 — пришаток мозга; 8 — четверохолмие; 9 — шишковидная железа; 10 — варолиев мост; 11 — продолговатый мозг.

вес головного мозга одаренных людей был и значительно меньше среднего, например, у А. Франса — 1017 г. Однако, есть и предел веса головного мозга, ниже которого умственные способности резко падают. Для взрослого мужчины он равен 1000 г, а для взрослой женщины — 900 г.

У новорожденного головной мозг весит в среднем от 380 до 400 г, у мальчиков на 15—20 г больше, чем у девочек. Относительный вес мозга у новорожденных больше, чем у взрослых. Вес мозга новорожденного по отношению к весу тела равняется 1:7,5—8,5, а у взрослого 1:40—50. В течение первого года жизни головной мозг растет очень быстро. К 6 месяцам — к концу года вес мозга удваивается, к 3—4—5 годам — утраивается, к 9 годам вес мозга увеличивается в 3,5 раза, а затем рост мозга замедляется и достигает наибольшей величины к 25 годам у мужчин и к 20 годам у женщин. С 50 лет вес мозга постепенно падает. Колебания веса мозга для всех возрастов очень велики и особенно до 2-летнего возраста.

От головного мозга отходят 12 пар черепномозговых нервов: 1) обонятельные, 2) зрительные, 3) глазодвигательные, 4) блоковые, 5) тройничные, 6) отводящие, 7) лицевые, 8) слуховые, 9) языко-глоточные, 10) блуждающие, 11) добавочные, 12) подъязычные.

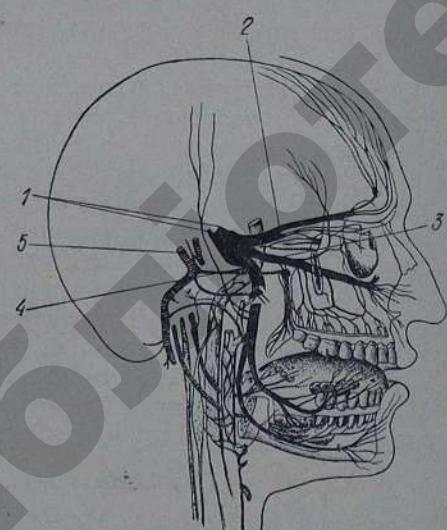


Рис. 205. Тройничный и лицевой нервы.
1 — тройничный нерв; 2 — первая ветвь его; 3 — вторая ветвь его; 4 — третья ветвь его; 5 — лицевой нерв.

Черепахи	1,0
Петуха	1,5
Овцы	2,5
Быка	2,5
Лошади	2,5
Собаки	5,0
Шимпанзе	15,0
Слона	18,0
Человека	49,0

Средний вес головного мозга взрослого мужчины по С. Чернышеву равен 1368 г, а взрослой женщины — 1227 г. Женский мозг приблизительно на 10% весит меньше мужского.

Умственное развитие не-посредственно не связано с весом головного мозга. Вес головного мозга одаренных людей превышал средний вес, например у Тургенева — 2012 г, Бехтерева — 1720 г, Павлова — 1653 г, Менделеева — 1571 г, но

Черепномозговые нервы выполняют те же функции, как и спинномозговые нервы. Они иннервируют голову чувствительными и двигательными волокнами. Центростремительные волокна этих нервов проводят импульсы из органов чувств ротовой полости, кожи головы, органов зрения, слуха, вкуса и обоняния, а центробежные волокна вызывают сокращение мышц лица, языка, глаза и др. Кроме того, у высших позвоночных черепномозговые нервы играют главную роль в регуляции деятельности внутренних органов, которая на низших ступенях развития осуществляется спинномозговыми нервами.

Анатомические различия между черепномозговыми и спинномозговыми нервами заключаются в следующем: 1) черепно-мозговые нервы не имеют такого правильного метамерного расположения, как спинномозговые и 2) черепномозговые нервы не имеют такого четкого деления на спинную и брюшную составные части как спинномозговые (рис. 205).

Задний мозг

В состав заднего мозга входят продолговатый мозг и варолиев мост, которые являются продолжением спинного мозга. Длина продолговатого мозга от 2,5 до 3 см. Вес — около 7 г. Внизу он переходит в спинной мозг, а вверху он граничит с варолиевым мостом. Строение продолговатого мозга сходно со строением спинного мозга и так же, как и спинной мозг, он выполняет две функции: 1) рефлекторную и 2) проводниковую.

Нервные центры. Несмотря на свою малую величину продолговатый мозг и варолиев мост имеют исключительно важное физиологическое значение, что зависит от необходимых для жизни нервных центров, расположенных в этой части мозга. Эти нервные центры, как и в спинном мозге, в основном сохраняют сегментарное расположение. К ним относятся ядра восьми последних черепномозговых нервов, которые являются аналогами спинномозговых нервов. Ядра черепномозговых нервов содержат двигательные и секреторные группы центробежных нейронов. К черепномозговым нервам, как и к спинномозговым, присоединяются симпатические нервные волокна. К центробежным нейронам ядер этих нервов подходят центростремительные волокна, которые являются отростками нервных клеток, расположенных в периферических узлах. Эти узлы аналогичны спинно-мозговым узлам.

В продолговатом мозгу и варолиевом мосту находятся следующие ядра черепномозговых нервов (рис. 206):

5-й — тройничный нерв. Смешанный нерв, состоящий из двигательных и чувствительных нейронов. Двигательные нейроны иннервируют жевательные мышцы. Чувствительные нейроны, которых значительно больше, проводят центростремительные импульсы из рецепторов всей кожи лица и передней части волосистой кожи головы, конъюнктивы (оболочки глаза, покрывающей заднюю поверхность век и переднюю часть глаза включительно до роговицы глазного яблока), слизистых оболочек носа, рта, органов вкуса передних двух третей языка, твердой мозговой оболочки, надкостницы костей лица, зубов.

6-й — отводящий нерв. Исключительно двигательный, иннервирующий только одну мышцу — наружную прямую мышцу глаза.

7-й — лицевой нерв. Смешанный нерв. Почти исключительно двигательный. Двигательные нейроны иннервируют все мимические мышцы лица, мышцы ушной раковины, стремянную, подкожный мускул шеи, шилоподъязычный мускул и заднее брюшко двубрюшного мускула нижней челюсти.

Секреторные нейроны иннервируют слезные железы, подчелюстную и подъязычную слюнные железы. Центростремительные волокна проводят импульсы от органов вкуса.

8-й — слуховой нерв. Чувствительный нерв. Состоит из двух различных ветвей: нерва улитки и нерва преддверия (вестибулярного), различных по функции. Нерв улитки начинается в улитке и является слуховым, а нерв преддверия

начинается в полукружных каналах и аппарате преддверия и участвует в поддержании равновесия тела.

9-й — языкоглоточный нерв. Смешанный нерв. Двигательные нейроны иннервируют шилоглоточную мышцу и некоторые мышцы глотки. Секреторные нейроны иннервируют околоушную слюнную железу. Центростремительные волокна проводят импульсы из каротидного синуса, органов вкуса задней трети языка, зева, слуховой трубы и барабанной полости.

10-й — блуждающий нерв. Смешанный нерв. Двигательные нейроны иннервируют мышцы мягкого нёба, сжимателей глотки и всю мускулатуру горлани, а также гладкую мускулатуру пищеварительного канала, трахеи и бронхов и некоторой части кровеносных сосудов. Двигательные нейроны блуждающего нерва иннервируют сердце. Секреторные нейроны иннервируют железы желудка и поджелудочной железы, а возможно также печень и почки.

Центростремительные волокна блуждающего нерва проводят импульсы из рецепторов мягкого нёба, всей задней поверхности глотки, большей части пищеварительного канала, горлани, легких и дыхательных путей, мышцы сердца, устья аорты и наружного слухового прохода.

11-й — добавочный нерв. Исключительно двигательный, иннервирующий две мышцы: грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную.

12-й — подъязычный нерв. Исключительно двигательный нерв, иннервирующий все мышцы языка (рис. 207).

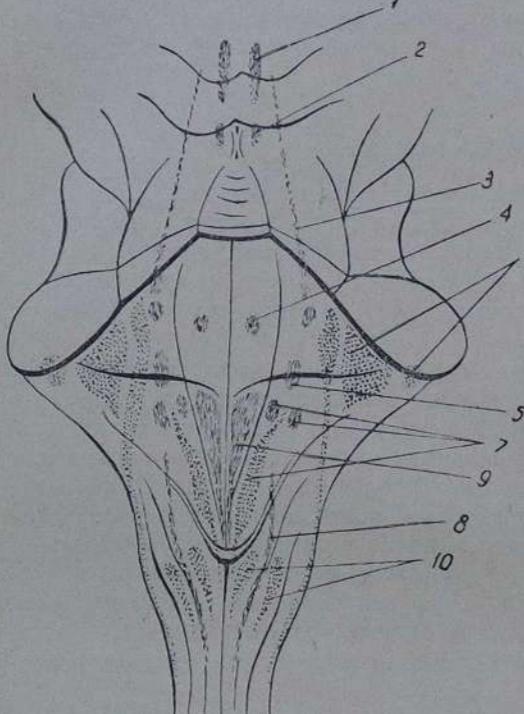
Рефлексы заднего мозга. Задний мозг является частью нервной системы, обеспечивающей рефлекторную саморегуляцию основных функций жизни. Разрушение продолговатого мозга прекращает

Рис. 206. Продолговатый мозг. Вид со стороны дна IV желудочка. Расположение ядер черепномозговых нервов.

1 — глазодвигательный; 2 — блоковый; 3 — тройничный; 4 — отводящий; 5 — лицевой; 6 — слуховой; 7 — языкоглоточный, блуждающий; 8 — добавочный; 9 — подъязычный; 10 — ядра задних пучков.

жизнь, так как вызывает прекращение дыхательных движений, а затем деятельность сердца и кровообращения и т. д.

В продолговатом мозгу и варолиевом мосту находятся следующие важнейшие центры: 1. **Дыхательный центр.** 2. **Ядро блуждающего нерва.** 3. **Глазный сосудодвигательный центр.** 4. **Главная часть пищевого центра,** возбуждаемого гуморальным и рефлекторным путем. В него входят: а) ядра 7-го и 9-го черепномозговых нервов, вызывающие слюноотделение при возбуждении центростремительных волокон 5-го и 9-го нервов; б) ядро 10-го нерва, вызывающее отделение желудочного и поджелудочного соков при возбуждении центростремительных волокон тех же нервов; в) ядра 7-го и 12-го нервов, вызывающие сосание при возбуждении центростремительных волокон 5-го нерва; г) ядра 5-го, 7-го и 12-го нервов, вызывающие жевание при возбуждении центростремительных волокон 5-го и 9-го нервов и д) ядра 7-го, 9-го, 10-го и 12-го нервов, вызывающие глотание при возбуждении центростремительных волокон 5-го, 9-го и 10-го нервов.



5. Центр рвоты, возбуждаемый рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторное возбуждение этого центра вызывается раздражением рецепторов глотки и желудка (механическое и химическое раздражение, сильное давление при переполнении желудка и т. д.), при котором возбуждение поступает в продолговатый мозг по центростремительным волокнам 9-го и 10-го нервов. Рвота вызывается также возбуждением рецепторов внутреннего уха, которое передается по 8-му (вестибулярному) нерву. Через кровь этот центр возбуждается ядовитыми веществами, которые вырабатываются различными микробами, и некоторыми лекарственными веществами. Центробежными являются спинномозговые нервы, вызывающие сокращение диафрагмы и мышц живота, и преимущественно блуждающие и симпатические нервы. Акт рвоты является сложным координированным актом, при котором открывается кардиальный сфинктер, сокращаются

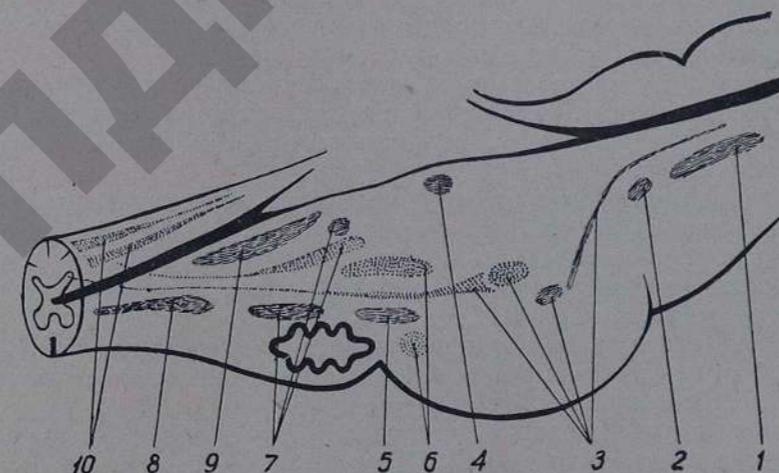


Рис. 207. Продолговатый мозг. Вид сбоку. Расположение ядер черепномозговых нервов.

Обозначения те же. См. рис. 206.

диафрагма и брюшные мышцы, мышцы глотки, языка, рта, происходит антиперистальтика желудка и кишечника и т. д.

Начинается рвота при выдохе. Усиленное дыхание тормозит рвоту.

6. Главный потоотделительный центр, который возбуждается рефлекторным и гуморальным путем, а также при повышении температуры тела при перегревании организма. Через центры спинного мозга он вызывает потоотделение.

7. Центр слезоотделения. Рефлекс вызывается при возбуждении центростремительных волокон 5-го нерва. Центробежные волокна принадлежат ядру 7-го нерва.

8. Центр мигания и закрытия век. Рефлекторно возбуждается при раздражении роговицы и конъюнктивы. Центростремительные волокна проходят в 5-м, а центробежные в 7-м нервах.

9. Центр чихания. Рефлекторно возбуждается при раздражении рецепторов носа. Центростремительные импульсы передаются по 5-му, а центробежные по 9-му, 10-му, 12-му черепномозговым, а также по спинномозговым нервам.

10. Центр кашля. Рефлекторно возбуждается при раздражении слизистой оболочки горлани, трахеи и бронхов. Центростремительные волокна проходят в составе 10-го, а центробежные по 9-му, 10-му и 12-му черепномозговым нервам.

Кроме того, когда при звуке поступают центростремительные импульсы по 8-му нерву (слуховая ветвь), рефлекторно по 6-му нерву отводятся кнаружи глазные яблоки и по 7-му нерву вызывается движение ушных раковин.

При возбуждении полукружных каналов и аппарата преддверия (внутреннее ухо) по 8-му нерву (вестибулярный нерв) поступают центростремительные импульсы, вызывающие тонические рефлексы. Рефлекторная регуляция тонуса происходит также при поступлении в продолговатый мозг центростремительных импульсов из проприоцепторов мышц шеи, лица, туловища и конечностей. Продолговатый мозг участвует в рефлексах положения тела. Сложные координированные акты, выполняемые рефлекторными центрами продолговатого мозга, являются врожденными рефлексами. Эти сложные рефлекторные акты доминируют над филогенетически более древними спинномозговыми рефлексами, регулируют их и включают их в себя как конечное звено цепи рефлексов. Филогенетически более поздние нервные образования продолговатого мозга позволяют осуществлять более быстрые рефлекторные двигательные акты, как, например, бег, прыжки, катание на коньках и т. п.

Проводящие пути продолговатого мозга. Проводящие пути либо проходят через продолговатый мозг, как связывающие спинной мозг с вышерасположенными отделами нервной системы, либо являются проводящими путями самого продолговатого мозга.

Через продолговатый мозг проходят следующие проводящие пути: а) восходящие: 1) нежный пучок, 2) клиновидный пучок, 3) спинно-таламический путь, 4) задний спинно-мозжечковый путь, 5) передний спинно-мозжечковый путь; б) нисходящие: 6) кортико-спинальный передний, 7) кортико-спинальный боковой, 8) рубро-спинальный.

Собственные проводящие пути продолговатого мозга: 1) вестибуло-спинальный путь, 2) оливо-спинальный путь и пути, соединяющие продолговатый мозг и варолиев мост с мозжечком.

Важнейшими ядрами продолговатого мозга являются ядра Бехтерева и Дейтерса и нижняя олива, которые регулируют проприоцептивные тонические рефлексы. Ядра Бехтерева и Дейтерса связывают продолговатый мозг с мозжечком и красным ядром (средний мозг). Из нижней оливы выходит оливо-спинальный путь. Верхняя олива связана с отводящим нервом, что объясняет движения глаз при звуке.

Средний мозг

Над продолговатым мозгом расположен средний мозг. К нему примыкают большой мозг и мозжечек. В состав среднего мозга входят четверохолмия и ножки мозга. Важнейшими образованиями являются красное ядро, которое расположено в заднем отделе мозговой ножки, черное ядро и черное вещество и ядра 3-го (глазодвигательного) и 4-го (блокового) нервов.

Ядра четверохолмия, расположенные на спинальной стороне среднего мозга, соответствуют задним рогам спинного мозга, а расположенные на брюшной стороне красное ядро, черное вещество и ядра 3-го и 4-го черепномозговых нервов соответствуют передним рогам спинного мозга (рис. 208).

В передних буграх четверохолмия оканчивается часть центростремительных нервных волокон, которые являются нейритами вторых нейронов зрительного пути сетчатки. Эти волокна зрительного нерва вступают в контакт с ядрами глазодвигательных нервов, которые расположены в передних буграх. Благодаря этому ядра глазодвигательных нервов рефлекторно возбуждаются, что вызывает движения глаз и сужение зрачка. Так как передние бугры связаны с красным ядром и другими ядрами, то при этом происходят также движения тела. В осуществлении зрачкового рефлекса участвует также серое вещество, расположенное между передними буграми четверохолмия и зрительным бугром. В передаче импульсов из сетчатки в кору больших полушарий, вызывающих зрительные

ощущения, передние бугры четверохолмия не участвуют. Поэтому их удаление у высших животных и человека не вызывает слепоты.

В задних буграх четверохолмия оканчиваются нейриты вторых нейронов слухового пути.

Благодаря этому, при участии задних бугров осуществляются рефлекторные движения уха, головы и тела по направлению к звуку.

Таким образом, не являясь центрами зрения и слуха, четверохолмия при действии на глаз и ухо световых и звуковых раздражителей осуществляют сложные координированные рефлекторные движения поворота туловища, головы, глаз и ушей в сторону раздражителей.

Красное ядро и окружающие его двигательные ядра имеют важнейшее значение для осуществления всех движений, так как они рефлекторно регулируют тонус мускулатуры. При отделении среднего мозга от продолговатого у животных исчезает нормальное распределение тонуса. Система красного ядра является основным центром, управляющим активной позой и позволяющим производить ряд сложных двигательных актов. Красное ядро связано с мозжечком, зрительным бугром, полосатым телом и корой больших полушарий. Оно, в свою очередь, посылает импульсы в спинной мозг по рубро-спинальному пути и в нижнюю оливу. При нарушении целости этих связей красного ядра с продолговатым и спинным мозгом резко усиливаются проприоцептивные рефлексы и развивается десеребрационная гипертония.

Предполагается, что черное вещество является общим центром, координирующим движения акта еды (жевание, глотание и др.), а также центром регуляции пластического тонуса мускулатуры.

Роль продолговатого и среднего мозга в регуляции положения тела

Важнейшее значение в жизни животного имеет регуляция его положения в пространстве. Тело человека, и, до известной степени, тело человекообразных обезьян, когда они становятся на задние конечности, имеет вертикальное положение, а голова обращена теменем вперед. Следовательно, голова ориентирована в пространстве определенным образом. Рефлекторные механизмы, регулирующие положение головы и туловища в пространстве, особенно отчетливо выражены на десеребрированных животных, у которых сохранен средний, продолговатый и спинной мозг. Они называются *установочными рефлексами*.

При повороте головы у десеребрированного животного его конечности меняют свое положение. Это зависит от двух условий: 1) от того, как меняется положение головы в пространстве, 2) от того, как меняется положение головы по отношению к туловищу.

Положение головы теменем вперед рефлекторно регулируется особым проприоцептивным органом — лабиринтом, который находится во внутреннем ухе.

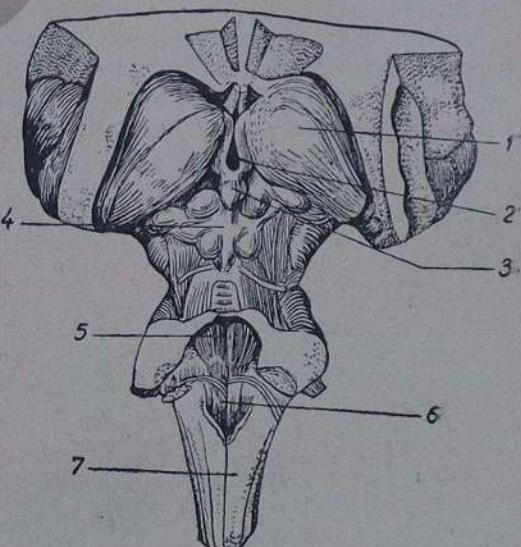


Рис. 208. Мозговой ствол (сверху).

1 — зрительный бугор; 2 — полость третьего желудочка; 3 — щитовидная железа; 4 — четверохолмие; 5 — варолиев мост; 6 — дно ромбовидной ямки; 7 — продолговатый мозг.

Положение туловища по отношению к голове рефлекторно регулируется проприорецептивными импульсами из шейных мышц и сухожилий, связывающих туловище с головой.

Между обоими рефлексами в нормальных условиях обычно существует синергизм. Поворот головы в сторону сопровождается перекручиванием шеи, раздражением шейных проприорецепторов и установкой туловища в симметричное и правильное положение по отношению к голове и конечностей по отношению к туловищу. Эти рефлексы позы, обеспечивающие определенное положение головы и туловища в пространстве, направлены на борьбу с силой притяжения земли.

Лабиринт представляет собой весьма сложно устроенный орган, состоящий из двух частей: филогенетически более древних статоцистных органов преддверия и филогенетически более позднего аппарата полукружных каналов. Статоцистные органы, как древнейшая форма рецепторов, встречаются на самых низших ступенях развития.

Ухо развивается из эктодермы. Вначале оно представляет собой ямку, а затем пузырек, который сообщается с наружной поверхностью. При дальнейшем развитии образуются полукружные каналы и преддверие, состоящее из двух мешочеков: овального — *утрикулус* и круглого — *саккулус* (рис. 209).

Полукружные каналы и преддверие являются различными рецепторами. Полукружные каналы вызывают двигательные рефлексы глаз и конечностей, а преддверие является автоматическим аппаратом для сохранения и выравнивания нормального соотношения между головой и туловищем.

Овальный и круглый мешочки преддверия покрыты изнутри плоским эпителием, за исключением определенных участков, которые называются пятнышками и состоят из эпителия, содержащего опорные и волосковые клетки; по-

следние связаны с центростремительными, нервными волокнами вестибулярного нерва. На поверхности этого эпителия имеется студенистая масса, в которую включены мелкие кристаллики известня или отолиты. Каждый из мешочеков заполнен эндолимфой. У различных животных отолиты либо давят на волосковые клетки, либо растягивают волоски, повисая на них при поворотах головы. Раздражителем для волосковых клеток гребешков, филогенетически более нового образования — полукружных каналов, расположенных в трех взаимоперпендикулярных плоскостях, является движение заполняющей их эндолимфы, возникающее при поворотах головы.

Поэтому при поворотах головы возникают центростремительные импульсы, которые передаются по вестибулярным нервам в продолговатый мозг и вызывают рефлекторное повышение тонуса шейных мышц на стороне поворота, так как каждый лабиринт управляет тонусом мышц своей стороны. Если на одной стороне лабиринт разрушен, то мышцы на другой стороне берут перевес и голова поворачивается в здоровую сторону, а в результате и туловище поворачивается в здоровую сторону. Шейные рефлексы на тонус мускулатуры передних конечностей обнаружены даже у 3—4-месячных зародышей человека.

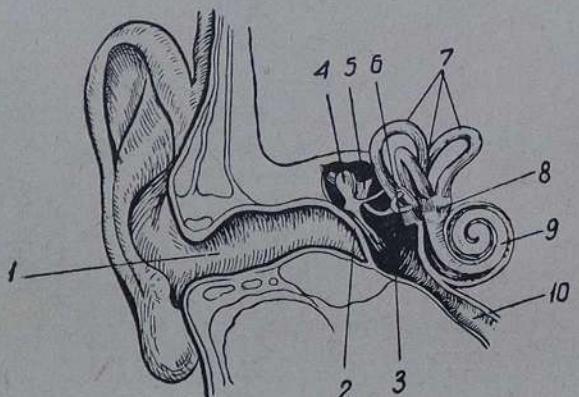


Рис. 209. Разрез уха.

1 — наружный слуховой проход; 2 — барабанная перепонка; 3 — полость среднего уха; 4 — молоточек; 5 — наковальня; 6 — стремечко, упирающееся в овальное окно; 7 — полукружные каналы; 8 — преддверие; 9 — улитка; 10 — слуховая труба.

Такие тонические рефлексы резко выражены у детей, у которых заболевания в области больших полушарий приводят к десеребрации (рис. 210).

У здоровых людей положение тела в пространстве определяет, в первую очередь, зрение, а затем в регуляции положения тела в пространстве и его движениях участвуют импульсы из лабиринтов, проприорецепторов шейных мышц и сухожилий и остальных мышц, и из рецепторов кожи.

Ощущения, возникающие при движениях частей тела, называются *кинестезией*. Эти ощущения особенно тонко различаются у летчиков, у физкультурников, у лиц некоторых профессий, требующих тонких и точных движений. Особенно большая роль принадлежит кинестезиическим ощущениям, возникающим при раздражениях вестибулярного аппарата.

Статоцистный орган воспринимает начало и конец равномерного прямолинейного движения тела, прямолинейное ускорение и замедление, изменения силы тяжести и центробежной силы. Эти восприятия обусловлены тем, что перемещения головы или тела изменяют относительно постоянное давление отолитов и эндолимфы на пятнышки. Порог различения наклона туловища в стороны около 1° , вперед и назад около $1,5-2^{\circ}$. При указанных перемещениях головы и туловища уже возникают тонические рефлексы, восстанавливающие исходное положение. При надавливании отолита утирикулуса на воспринимающие волосковые клетки вестибулярного нерва повышается тонус сгибателей шеи, конечностей и туловища и понижается тонус разгибателей. При отставании отолита, наоборот, понижается тонус сгибателей и повышается тонус разгибателей. Таким образом, регулируется движение туловища вперед и назад. Отолитовый прибор саккулуса регулирует наклоны тела в стороны и участвует в установочных рефлексах, так как увеличивает тонус отводящих мышц на стороне раздражения и приводящих мышц на противоположной стороне.

Тонические рефлексы среднего мозга. Некоторые тонические рефлексы не могут происходить без участия среднего мозга. К этим рефлексам относятся *выпрямительные рефлексы*, которые, так же как и описанные раньше рефлексы позы, представляют собой борьбу животного с действием силы притяжения земли. Животное после удаления всех отделов головного мозга, расположенных над средним мозгом, поднимает голову и становится на ноги.

В существовании этих рефлексов, кроме лабиринтов и проприорецепторов шейных мышц, участвуют рецепторы кожи и сетчатки глаз.

Когда животное лежит на боку, оно выпрямляет голову теменем вперед, благодаря импульсам, поступающим из лабиринтов. Если лабиринты разрушены, то рефлекторное выпрямление головы происходит благодаря одностороннему раздражению рецепторов кожи.

После подъема головы рефлекторно выпрямляется и туловище. Выпрямление туловища также происходит вследствие раздражения проприорецепторов шейных мышц и кожи.



Рис. 210. Характерные тонические рефлексы 4-летнего ребенка, лишенного коры головного мозга.

Выпрямительные рефлексы возникают и тогда, когда вследствие изменения положения головы на сетчатке глаз получаются изображения окружающих предметов, необычно ориентированных по отношению к положению животного. Выпрямительные рефлексы создают соответствие изображений окружающих предметов на сетчатке и положения животного в пространстве. У кошек, собак и обезьян выпрямительные рефлексы с глаз имеются. Выпрямительные рефлексы с глаз отсутствуют у тех видов животных, которые не изменяют положения головы в пространстве (морская свинка, кролик).

Все описанные рефлексы продолговатого и среднего мозга называются *рефлексами позы или статическими*.

Эти рефлексы появляются при отсутствии перемещения тела животного в пространстве.

Статокинетические рефлексы. Кроме статических рефлексов, имеется вторая группа рефлексов, которые появляются при движении тела животного в пространстве. Эти рефлексы называются *статокинетическими*.

Полукружные каналы воспринимают начало и конец равномерного вращательного движения и угловое ускорение благодаря отставанию эндолимфы от стенок полукружных каналов при движениях, вследствие инерции, что воспринимается центростремительными волокнами вестибулярного нерва. При вращении возникают тонические рефлексы. При этом глаза и голова до известного предела медленно отклоняются в сторону, противоположную движению (компенсаторные движения), затем быстро возвращаются в нормальное положение, а потом снова медленно отклоняются в противоположную сторону и т. д.

Эти движения глаз и головы обозначаются как *нистагм*. После прекращения вращения голова и туловище отклоняются в сторону вращения, а глаза в противоположную сторону.

Движения головы облегчают передвижения туловища и конечностей. При нырянии пловец определяет положение головы и выплывает на поверхность благодаря показаниям лабиринтного органа.

При поднимании животного вверх голова у него в начале движения опускается книзу, а передние конечности сгибаются. При быстрой остановке движения вверх голова животного запрокидывается кверху, а передние конечности выпрямляются. При опускании вниз описанные движения наблюдаются в обратном порядке. Эти *лифтинговые рефлексы* получаются с лабиринтов. При резком опускании животного вниз, наблюдается *рефлекс готовности к прыжке*, который заключается в выпрямлении передних конечностей и приведении задних конечностей к туловищу. При свободном падении животного вначале появляется выпрямительный рефлекс головы, затем возникает возбуждение рецепторов шейных мышц, вызывающее рефлекторный поворот туловища в нормальное положение и рефлекс готовности к прыжке, вызываемый с полукружных каналов лабиринтного органа.

Возбуждение лабиринтного органа вызывает особые ощущения. При быстром подъеме лифта и в начале спуска лифта испытывается чувство падения вниз, чувство недостатка опоры и удлинения роста. При внезапной остановке лифта испытывается чувство отяжеления тела, придавливания тела к ногам и уменьшения роста. Вращение вызывает ощущение вращательного движения в соответствующую сторону, а при остановке — в противоположную.

Значение различных отделов нервной системы для получения статических и статокинетических рефлексов заключается прежде всего в том, что чем выше развито животное, тем больше у него нарушаются координированные движения при удалении частей нервной системы, расположенных выше среднего мозга.

Значение мозжечка в координации движений

Мозжечок развивается параллельно со всей центральной нервной системой. Различные его части появляются на разных ступенях развития. Мозжечок или малый мозг занимает большую часть задней черепной ямки. Сверху его прикрывают затылоч-

ные доли большого мозга, а снизу он граничит с продолговатым мозгом и варолиевым мостом. Он разделяется на две боковые части — полушария, в середине которых расположен червь, который является филогенетически самой древней частью мозжечка. По перечный диаметр мозжечка равен 10—11 см, полушарий мозжечка 5—6 см. Вес мозжечка около 150 г.

У взрослого на мозжечок приходится 10,3—10,4% общего веса мозга. У новорожденного в среднем вес мозжечка меньше, но он особенно быстро увеличивается в первые месяцы жизни. К 3 месяцам, а по некоторым авторам к 2 годам, соотношение между весом мозжечка и головного мозга устанавливается такое же, как у взрослых.

С другими частями мозга мозжечок соединен тремя парами ножек. Самые сильные средние ножки мозжечка, соединяющие его с варолиевым мостом, наиболее выдвинуты в стороны. Другие две пары ножек расположены ближе к средней линии и к спине. Особенно близко к средней линии проходят верхние ножки, соединяющие мозжечек

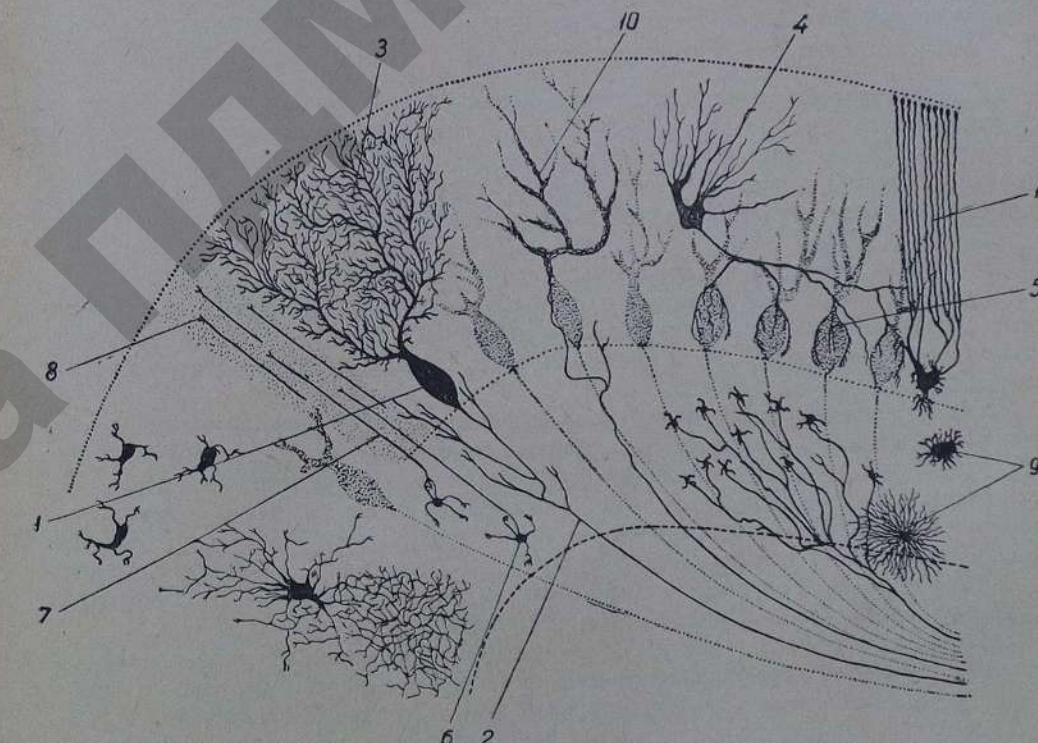


Рис. 211. Схема строения мозжечка.

1 — тело клетки Пуркинье; 2 — нейропластинклетки Пуркинье; 3 — дендриты клеток Пуркинье; 4 — корзинчатые клетки; 5 — отростки корзинчатых клеток, которыми охватываются тела клеток Пуркинье; 6 — малые зерновидные клетки; 7 — нейропластинклетки малой зерновидной клетки; 8 — место его Т-образного ветвления; 9 — глиальные клетки; 10 — лазящие волокна; 11 — глиальные волокна, поддерживающие дендриты клеток Пуркинье.

с четверохолмиями. Нижние ножки — веретчатые тела, соединяют мозжечек с продолговатым мозгом. По этим ножкам в мозжечок поступают центростремительные волокна. В нижней ножке проходит задний спинномозжечковый пучок, короткие нейроны, связывающие мозжечек с находящимися в продолговатом мозгу ядрами нежного и клиновидного пучков, и центростремительные первые волокна из лабиринта. По этим путям в мозжечек поступают проприорецептивные импульсы, сигнализирующие о положении тела в пространстве и о положении всех мышц и суставов. Из лобных и теменных областей коры в мозжечек поступают импульсы по нейронам, которые кончаются в варолиевом мосту на той же стороне. В варолиевом мосту находится второй нейрон, длинный отросток которого проходит через среднюю линию на противоположную сторону и вступает в мозжечек через средние ножки. В верхней ножке проходит путь от переднего четверохолмия и передний спинно-мозжечковый пучок.

Центробежные волокна выходят из находящихся внутри мозжечка зубчатых ядер, пробковидных ядер и шарообразных ядер. Эти волокна направляются через верхние ножки и перекрещиваются в красном ядре среднего мозга, а также в зрительных буграх и подбугровой области. От зрительных бугров новые нейроны направляются в кору больших полушарий, а от красного ядра начинается рубро-спинальный пучок. От ядра крышки волокна идут через нижние ножки в продолговатый мозг.

Сверху мозжечек покрыт серым веществом, образующим кору, под которой находится белое вещество. На коре имеются извилины. Извилины мозжечка отделены друг от друга глубокими бороздами. В каждую извилину входит прослойка белого вещества, которое снаружи покрыто серым веществом, образующим кору мозжечка. В коре мозжечка различаются три слоя: наружный или молекулярный, средний или ганглиозный и внутренний или зернистый (рис. 211).

Наружный слой состоит, главным образом, из безмякотных первых волокон.

Ганглиозный слой представлен одним рядом очень крупных клеток Пуркинье, нейриты которых направляются в белое вещество.

В зернистом слое преобладают мелкие клетки — зерна.

Клетки Пуркинье соединяются с клетками других слоев.

Белое вещество мозжечка состоит из мякотных и отчасти безмякотных первых волокон, которые образуют проводящие пути, соединяющие мозжечек со спинным мозгом и другими отделами головного мозга.

Между извилинами мозжечка находятся прослойки мягкой мозговой оболочки, являющиеся проводниками кровеносных сосудов.

Существовало мнение о том, что мозжечек является органом равновесия. В настоящее время доказано, что у животных, лишенных мозжечка, осуществляются статические и статокинетические рефлексы. Они могут плавать (собаки), летать (птицы), и поэтому мозжечек не может считаться органом равновесия. Эти функции осуществляются средним и продолговатым мозгом (см. выше).

Мозжечек является органом координации произвольных движений.

Удаление мозжечка вызывает следующие расстройства: 1) животное не может стоять и производит непрерывные движения качания головой, туловищем и конечностями; 2) не может координировать движения; 3) теряет тонус мускулатуры; 4) легко утомляется.

Потеря способности стояния объясняется выпадением регулирующего и тормозящего влияния мозжечка на проприорецептивные рефлексы. В результате при удалении мозжечка врожденные лабиринтные и сухожильные рефлексы, восстанавливающие положение тела, оказываются сверх меры сильными, что и вызывает качание. Особенно резко это усиление проприорецептивных рефлексов обнаруживается при движениях. Например, при кормлении животного происходит отбрасывание головы, как только оно наклоняет ее к чашке. Это результат усиления проприорецептивных рефлексов отдачи.

Отсутствие координации у безмозжечковых животных и при заболеваниях мозжечка у людей также является следствием выпадения саморегуляции движений, которые становятся некоординированными и чрезмерно сильными. Каждое сокращение мышцы вызывает рефлекторное сокращение антагониста. При ходьбе большой разбрасывает конечности, ударяет ими о пол, слишком сильно приводит их и т. д. (рис. 212).

Потеря тонуса возникает в результате выключения функции мозжечка, как органа, управляющего тонусом и перераспределяющего его между отдельными мышцами. Эту функцию мозжечек выполняет при участии среднего мозга.

Потеря тонуса мышц обусловлена нарушением проприорецептивных тонических рефлексов, которые регулируются мозжечком (рис. 213).

Раздражение мозжечка вызывает различные изменения тонуса мышц в зависимости от места раздражения.

Быстрое наступление утомления является результатом усиленной мышечной деятельности. (И. А. Барышников, 1946.)

Основная роль мозжечка в координации движений заключается в том, что при его участии кора больших полушарий перераспределяет очаги возбуждения и торможения в спинном мозге. Следовательно, мозжечек участвует в возникновении новых координированных движений, вызываемых корой. Эта роль мозжечка обусловлена тем, что он развивается в филогенезе до известной степени параллельно с лобными и теменными долями коры больших полушарий.

Можно считать, что кора больших полушарий регулирует произвольные движения через новый мозжечек, который соединен с варолиевым мостом сред-

ними ножками, а старый мозжечек регулирует только рефлексы продолговатого и спинного мозга и мышечный тонус.

Мозжечек является также центром вегетативной нервной системы. Все изменения, наступающие в организме при возбуждении вегетативной нервной системы, могут быть получены и при раздражении мозжечка, как например, изменения работы сердца, кровеносных сосудов, деятельности пищеварительного канала,



Рис. 212. Расстройство движений при поражении мозжечка.



Рис. 213. Потеря мышечного тонуса при поражении мозжечка.

нервной системы, мышц, рецепторов. Для регуляции координации движений особенное значение имеет влияние мозжечка на возбудимость рецепторов, возбудимость клеток коры больших полушарий и уровень процессов обмена веществ в скелетных мышцах.

Промежуточный мозг

Выше среднего мозга располагается промежуточный мозг, который состоит из двух зрительных бугров и подбуровой области. Сзади к нему примыкают коленчатые тела. Спереди к промежуточному мозгу примыкают бледное ядро и полосатое тело.

Эти образования являются филогенетически значительно более древними, чем полушария большого (конечного) мозга млекопитающих.

Зрительный бугор представляет собой массу серого вещества, имеющую форму яйца с задним утолщенным концом. В зрительный бугор поступают центростремительные волокна из всех рецепторов тела, кроме органов слуха. Поэтому зрительные бугры являются важнейшим рецепторным центром.

Центростремительные волокна слухового нерва оканчиваются во внутреннем коленчатом теле, часть волокон зрительного нерва оканчивается в наружном коленчатом теле, а другая их часть в подушке зрительного бугра.

В зрительном бугре начинаются новые нейроны, волокна которых направляются: 1) к коре больших полушарий, с которой зрительный бугор связан центростремительными и центробежными волокнами; 2) к подбуровой области, к бледному ядру, к красному ядру, к варолиеву мосту и к продолговатому мозгу и 3) к мозжечку.

Эти обширные связи зрительного бугра с остальными отделами нервной системы обеспечивают осуществление сложных врожденных двигательных и вегетативных рефлексов, выработавшихся в процессе филогенеза.

Раздражение зрительных бугров вызывает сложные двигательные рефлексы (В. М. Бехтерев), а также изменения деятельности внутренних органов вследствие возбуждения центростремительных путей, идущих из зрительных бугров в двигательные и секреторные центры других отделов нервной системы. Повреждения и разрушения зрительных бугров вызывают нарушение координации, параличи, манежные движения и другие двигательные расстройства, которые также объясняются прекращением притока экстерорецептивных и проприорецептивных импульсов. После удаления отделов головного мозга, расположенных над промежуточным мозгом, появляются расстройства движений, которые больше выражены у животных, стоящих на высокой ступени развития.

Обезьяны после этой операции не могут нормально передвигаться и лазать. У человека при разрушениях зрительных бугров наблюдаются насилиственные движения, понижается или теряется чувствительность кожи, возникают самонесильные боли, особенно головные, расстраивается сон.

Подбугровая область также принимает участие в координации движений. При раздражении этой области наблюдаются такие же движения, как и при сильной боли. В этой области находятся три ядра, из которых наиболее важное физиологическое значение имеет ядро серого бугра, являющееся одним из центров регуляции вегетативных функций. При раздражении или разрушении серого бугра наблюдаются расстройства обмена веществ: белкового, жирового, углеводного и водно-солевого. У людей при поражении этой области наблюдается сильная жажда, ненасытное стремление к еде, обильное отделение мочи, малокровие и припадки судорог. Отмечаются также сосудодвигательные расстройства, особенно в желудочно-кишечном тракте и в почках, потоотделение, сокращения кишечника, матки, мочевого пузыря, изменения содержания в крови адреналина, сахара и хлора. Особенно отчетливо выступает значение подбугровой области для терморегуляции, так как при повреждении или удалении серого бугра животное теряет способность терморегуляции.

Коленчатые тела. Внутреннее коленчатое тело проводит слуховые импульсы в кору больших полушарий. При его разрушении, вследствие неполного перекреста волокон, наблюдается неполная глухота на противоположное ухо. Наружное коленчатое тело проводит зрительные импульсы в кору больших полушарий. Вследствие перекреста волокон зрительного нерва при его разрушении наблюдается потеря зрения в половине каждого глаза со стороны, одноименной разрушению.

Полосатое тело. К промежуточному мозгу с каждой стороны примыкает полосатое тело, которое состоит из двух ядер: 1) хвостатого и 2) чечевичного. Хвостатое ядро, непосредственно прилегающее к зрительным буграм, отделено от чечевичного ядра пучком белых нервных волокон, который обозначается как внутренняя капсула. Чечевичное ядро, в свою очередь, делится на 1) скорлупу и 2) бледный шар или бледное ядро (паллидум).

Бледное ядро представляет собой филогенетически более древнее образование, а хвостатое тело и скорлупа — более новые образования. Бледное ядро относится к промежуточному мозгу и представляет собой его главное двигательное ядро. Оно очень богато волокнами, покрытыми миэлином, и отсюда его бледный вид. При раздражении бледного ядра получаются сильные сокращения шейных мышц, конечностей и всего туловища, главным образом, на противоположной стороне. Центростремительные волокна поступают в бледное ядро из зрительного бугра, а центробежные из бледного ядра направляются в группу красного ядра. По этим центробежным волокнам бледное ядро тормозит тонус мускулатуры, вызываемый красным ядром. Выключение бледного ядра сопровождается поэтому резким повышением тонуса мышц, общей скованностью, согнутостью позвоночника, наклонением головы вперед, некоторым

гибанием в локтевом и коленном суставах, прерывистым мышечным напряжением и дрожанием пальцев, замедленностью и бедностью движений, маскообразным лицом, тихой, монотонной речью (паркинсонова болезнь).

При перевозбуждении бледного ядра получаются навязчивые движения рук и главным образом пальцев — атетозы (атетоз — неустойчивый) или всего тела, лица, конечностей, туловища — хорея (хорея — танец). Бледное ядро находится под регулирующим влиянием хвостатого тела и скорлупы чечевичного ядра, которые тормозят указанное перепроизводство движений или гиперкинез, вызываемое бледным ядром (рис. 214).

Зрительный бугор и подбугровую область как рецепторы и бледное ядро как двигательный центр можно объединить в единую, совместно функционирующую таламо-гипоталамо-паллидарную систему. Эта система у высших животных и человека осуществляет многоцепных и системных двигательных рефлексов, связанных с деятельностью внутренних органов (пищевые, половые рефлексы и другие) и с передвижением тела (ходьба, бег, производственные движения и т. п.). При участии этой системы осуществляются инстинкты или врожденные сложные двигательные рефлексы, выработавшиеся в филогенезе.

При участии бледного ядра производятся также все содружественные движения, способствующие выполнению основных движений, например качание рук при ходьбе, фиксирование суставов и т. п., так как для выполнения любого простого или сложного движения необходимо сокращение мышц в определенном сочетании и последовательности.

Следовательно, промежуточный мозг и бледное ядро уточняют и совершенствуют координацию движений, а также согласовывают движения скелетных мышц с вегетативными функциями.

Хвостатое ядро и скорлупа чечевичного ядра развиваются в филогенезе и в онтогенезе значительно позднее бледного ядра. Волокна бледного ядра у человека покрываются миэлином в первые месяцы внутриутробной жизни, а волокна хвостатого ядра и скорлупы покрываются миэлином только через полгода после рождения.

Хвостатое ядро и скорлупа получают центростремительные волокна, преимущественно из зрительных бугров и мозжечка. Большая часть центробежных волокон из хвостатого ядра и скорлупы направляется к бледному ядру, безусловно рефлекторную деятельность которого они регулируют и тормозят. Меньшая часть центробежных волокон направляется к красному ядру. Раздражение передних отделов хвостатого ядра и скорлупы вызывает движения головы и глаз, а задних отделов — движения ног. При поражении хвостатого ядра и скорлупы наступает большей частью падение тонуса, усиление врожденных рефлексов, а также атетоз, хорея. Хорея встречается изредка у детей и подростков от 6 до 15 лет. У взрослых хорея бывает редко. Таким образом, хвостатое ядро и скорлупа являются высшими подкорковыми центрами регуляции движений и вегетативных функций.

У высших животных и человека основная роль в координации движений принадлежит филогенетически и онтогенетически наиболее молодой пирамидной системе.

Пирамидная система начинается в двигательной области коры больших полушарий и без перерыва доходит до двигательных нейронов среднего, продолговатого и спинного мозга (пирамидные пути). Эта наиболее молодая



Рис. 214. Непроизвольные судорожные сокращения мышц руки (атетоз).