

В.В. Шульговский

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

УЧЕБНИК

BOOK.ru

ЭЛЕКТРОННО-БИБЛИОТЕЧНАЯ СИСТЕМА

КНОРУС • МОСКВА • 2017

УДК 612(075.8)
ББК 28.707.3я73
Ш95

Рецензенты:

А.М. Черноризов, заведующий кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ им. М.В. Ломоносова, проф.,

А.А. Каменский, заведующий кафедрой физиологии человека и животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, проф.

Шульговский, Валерий Викторович.

Ш95 **Нейрофизиология**: учебник / В.В. Шульговский. — Москва: КНОРУС, 2017. — 272 с. — (Бакалавриат).

ISBN 978-5-406-05953-1

Изложены современные представления о функции клеток и нервной регуляции, а также о комплексной иерархической регуляции основных видов деятельности организма. В основу книги положены курсы лекций, прочитанных автором в течение ряда лет в МГУ им. М.В. Ломоносова и других вузах.

Соответствует ФГОС ВО последнего поколения.

Для студентов, аспирантов педагогических и гуманитарных университетов.

УДК 612(075.8)
ББК 28.707.3я73

Шульговский Валерий Викторович

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

Изд. № 14926. Формат 60×90/16. Гарнитура «PetersburgC».

Усл. печ. л. 17,0. Уч.-изд. л. 16,5.

ООО «Издательство «КноРус».

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: 8-495-741-46-28.

E-mail: office@knorus.ru <http://www.knorus.ru>

Отпечатано в АО «Т8 Издательские Технологии».

109316, г. Москва, Волгоградский проспект, д. 42, корп. 5.

Тел.: 8-495-221-89-80.

ISBN 978-5-406-05953-1

© Шульговский В.В., 2017

© ООО «Издательство «КноРус», 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	7
Введение	8
Почему нужно знать физиологию головного мозга психологу?.....	8
Успехи в исследовании мозга человека в настоящее время.....	12
Нейробиологический подход к исследованию нервной системы человека.....	18
 ЧАСТЬ I. ФИЗИОЛОГИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА	23
 Глава 1. РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА	24
1.1. Формирование мозга от момента оплодотворения до рождения	24
 Глава 2. КЛЕТКА — ОСНОВНАЯ ЕДИНИЦА НЕРВНОЙ ТКАНИ	30
2.1. Нейрогенетика	31
2.2. Глия — морфология и функция	37
2.3. Нейрон	39
2.4. Возбуждение нейрона.....	42
2.5. Проведение возбуждения.....	46

2.6. Синапс.....	49
2.7. Медиаторы нервной системы	55
2.8. Опиатные рецепторы и опиоиды мозга.....	63
Глава 3. АКТИВИРУЮЩИЕ СИСТЕМЫ МОЗГА.....	66
3.1. Физиологические механизмы сна.....	66
3.2. Современные представления о механизмах сна	73
3.3. Психическая активность во сне	77
Глава 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ И ИНСТИНКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ	81
4.1. Периферическая часть вегетативной нервной системы	81
4.2. Вегетативные центры мозгового ствола	87
4.3. Лимбическая система головного мозга	87
4.4. Физиология гипоталамуса	90
4.5. Контроль функций эндокринной системы	92
4.6. Регуляция температуры тела.....	99
4.7. Контроль водного баланса в организме	100
4.8. Регуляция пищевого поведения	100
4.9. Регуляция полового поведения	103
4.10. Нервные механизмы страха и ярости	106
4.11. Физиология миндалина	106
4.12. Физиология гиппокампа.....	107
4.13. Нейрофизиология мотиваций.....	108
4.14. Стресс.....	110
ЧАСТЬ II. КОГНИТИВНЫЙ МОЗГ.....	112
Глава 5. ФИЗИОЛОГИЯ ДВИЖЕНИЙ	114
5.1. Рефлекторный уровень организации движений.....	116
5.2. Физиология мозжечка	144
5.3. Нейрофизиология стриарной системы	153
5.4. Нисходящие системы двигательного контроля.....	157

Глава 6. ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.....	170
6.1. Нейрофизиология зрительной системы.....	178
6.2. Нейрофизиология слуховой системы	197
6.3. Нейрофизиология соматосенсорной системы.....	205
6.4. Нейрофизиология сенсорных путей спинного мозга.....	209
6.5. Физиология тройничного нерва.....	214
6.6. Нейрофизиология обонятельной системы	220
6.7. Нейрофизиология вкусовой системы.....	225
 Глава 7. ВЫСШИЕ ФУНКЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ	229
7.1. Асимметрия полушарий головного мозга человека.....	232
7.2. Височные отделы мозга и организация слухового восприятия.....	237
7.3. Затылочные отделы мозга и зрительное восприятие.....	239
7.4. Участие коры в организации наглядных пространственных синтезов.....	243
7.5. Лобные доли мозга и регуляция психической деятельности человека.....	245
 Заключение	248
 Приложения	252
Приложение 1. Координаты, используемые в анатомии и физиологии.....	252
Приложение 2. Функциональная анатомия мозжечка.....	253
Приложение 3. Дерматомы тела человека	254
Приложение 4. Базальные ганглии головного мозга человека.....	255
Приложение 5. Доли больших полушарий мозга человека	256
Приложение 6. Желудочки головного мозга человека.....	257
Приложение 7. Кровоснабжение головного мозга человека	258
Приложение 8. Периферическая вегетативная нервная система человека	260
Приложение 9. Лимбическая система головного мозга человека....	261

Приложение 10. Эндокринная система организма человека.....	262
Приложение 11. Поля Бродмана левого полушария головного мозга человека	263
Словарь физиологических терминов	264
Предметный указатель.....	269

ПРЕДИСЛОВИЕ

Знания физиологии центральной нервной системы являются обязательными для современного психолога. Настоящий учебник написан нейробиологом, который часто общается как с профессиональными психологами, так и студентами факультетов психологии. Это помогло автору написать компактный учебник, не претендующий на полное и углубленное рассмотрение всех аспектов современной нейробиологии. Однако у заинтересованного студента есть возможность обратиться к дополнительной литературе, которая приведена в конце каждой главы, где также сформулировано несколько вопросов для проверки знаний данной главы.

Пособие начинается с «Введения», в котором объясняется, зачем современному психологу нужны знания устройства головного мозга, а также описываются современные нейробиологические подходы при исследовании функций нервной системы.

Основной материал книги разбит на две части — «Физиология головного мозга человека» и «Когнитивный мозг». Автор придерживался рубрикации, в свое время предложенной классиком отечественной психологии профессором Александром Романовичем Лурия в «Основах нейропсихологии» (изд-во Моск. ун-та, 1973). А.Р. Лурия предложил выделять в головном мозге три блока — **активирующий, мотивационно-эмоциональный и когнитивный** мозг. Поэтому первые два блока (активирующий и мотивационно-эмоциональный мозг) помещены в часть I учебного пособия, а когнитивный мозг выделен отдельно в часть II.

В книге даны приложения, в которые вынесены рисунки и схемы, имеющие общий характер. Например, в Приложении 1 с помощью рисунков поясняется система координат, которые используются в анатомии и физиологии, в Приложении 7 приведена схема кровообращения головного мозга человека и т.д.

Завершают учебник словарь физиологических терминов и предметный указатель. Это позволяет не только быстро ориентироваться в тексте, но и использовать книгу как справочник.

Профессор В.В. Шульговский

ВВЕДЕНИЕ

ПОЧЕМУ НУЖНО ЗНАТЬ ФИЗИОЛОГИЮ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПСИХОЛОГУ?

Психология — одна из древнейших наук в современной системе научного знания. Она возникла как результат осознания человеком самого себя. Само название этой науки — психология (*psyche* — душа, *logos* — учение) — указывает, что основное ее предназначение — познание своей души и ее проявлений: воли, восприятия, внимания, памяти и т.д.

Нейрофизиология — специальный раздел физиологии, изучающий деятельность нервной системы, возникла намного позже. Практически до второй половины XIX в. нейрофизиология развивалась как экспериментальная наука, базирующаяся на изучении животных. Действительно, базовые («низшие») проявления деятельности нервной системы одинаковы у животных и человека. К таким функциям нервной системы относятся проведение возбуждения по нервному волокну, переход возбуждения с одной нервной клетки на другую (например, нервную, мышечную, железистую), простые рефлексы (например, сгибания или разгибания конечности), восприятие относительно простых световых, звуковых, тактильных и других раздражителей и многие другие. Только в конце XIX в. ученые перешли к исследованию некоторых сложных функций: дыхания, поддержания в организме постоянства состава крови, тканевой жидкости и некоторых других. При проведении всех этих исследований ученые не находили существенных различий в функционировании нервной системы как в целом, так и ее частей у человека и животных, даже очень примитивных. Например, на заре современной экспериментальной физиологии излюбленным объектом была лягушка. Только с открытием новых методов исследования (в первую очередь электрических проявлений деятельности нервной системы) наступил новый этап в изучении функций головного мозга. Стало возможным исследовать эти функции, не разрушая мозг, не вмешиваясь в его функ-

ционирование, и вместе с тем изучать высшие проявления его деятельности: восприятие сигналов, функции памяти, сознания и многие другие.

Как уже указывалось, психология как наука намного старше, чем физиология, и на протяжении многих веков психологи в своих исследованиях обходились без знаний физиологии. Конечно, это связано прежде всего с тем, что знания, которыми располагала физиология 50—100 лет назад, касались только процессов функционирования органов нашего тела (почек, сердца, желудка и др.), но не головного мозга. Представления ученых древности о функционировании головного мозга ограничивались внешними наблюдениями: они считали, что в головном мозге три желудочка, и в каждый из них древние врачи «помещали» одну из психических функций (рис. В.1).

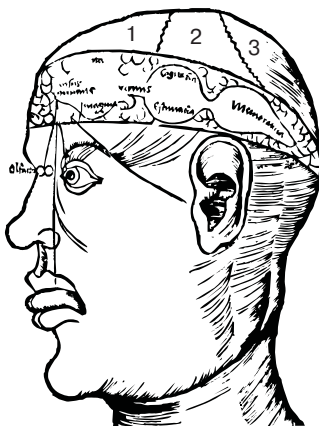


Рис. В.1. Представления ученых древности о локализации функций в мозге человека:
1, 2, 3 — желудочки мозга, в которых локализованы соответственно воображение,
мышление и память

Перелом в понимании функций головного мозга наступил в XVIII в., когда стали изготавливать очень сложные часовые механизмы. Например, музыкальные шкатулки исполняли музыку, куклы танцевали, играли на музыкальных инструментах. Все это приводило ученых к мысли, что наш головной мозг чем-то очень похож на такой механизм. Только в XIX в. окончательно было установлено, что функции головного мозга осуществляются по рефлекторному (*reflecto* — отражаю) принципу. Однако первые представления о рефлекторном принципе действия нервной системы человека были сформулированы еще в XVIII в. философом и математиком Рене Декартом. Он полагал, что нервы представляют собой полые трубки, по которым от головного мозга, вместилища души, передаются животные духи к мышцам.

На рисунке В.2 видно, что мальчик обжег ногу, и этот стимул запустил всю цепь реакций: вначале «животный дух» направляется к головному мозгу, отражается от него и по соответствующим нервам (трубкам) направляется к мышцам, раздувая их. Здесь без труда можно увидеть простую аналогию с гидравлическими машинами, которые во времена Р. Декарта были вершиной достижения инженерной мысли. Проведение аналогии между действием искусственных механизмов и деятельностью головного мозга — излюбленный прием при описании функций мозга. Например, наш великий соотечественник И.П. Павлов сравнивал функцию коры больших полушарий головного мозга с телефонным узлом, на котором барышня-телефонистка соединяет абонентов между собой. В наше время головной мозг и его деятельность чаще всего сравнивают с мощным компьютером. Однако любая аналогия весьма условна. Не вызывает сомнений, что головной мозг действительно выполняет огромный объем вычислений, но принцип его деятельности отличен от принципов действия современного компьютера. Но вернемся к вопросу: зачем психологу знать физиологию головного мозга?



Рис. В.2. Ответная реакция (по Декарту)

Вспомним идею рефлекса, высказанную еще в XVIII в. Р. Декартом. Собственно, зерном этой идеи было признание того, что реакции живых организмов обусловлены внешними раздражениями благодаря деятельности головного мозга, а не «по воле Божьей». В России эта идея была с воодушевлением воспринята научной и литературной общественностью. Вершиной этого был выход в свет знаменитого труда Ивана Михайловича Сеченова «Рефлексы головного мозга» (1863), оставившего глубокий след в мировой культуре. Свидетельством служит тот факт, что в 1965 г., когда исполнилось 100 лет со дня выхода этой книги в свет, в Москве под патронажем ЮНЕСКО прошла международная

конференция «Рефлексы головного мозга», на которой присутствовали многие ведущие нейрофизиологи мира. И.М. Сеченов впервые полно и убедительно доказал, что психическая деятельность человека должна стать объектом изучения физиологами.

И.П. Павлов развил эту мысль в виде «учения о физиологии условных рефлексов». Ему принадлежит заслуга в создании метода экспериментального исследования «высшего этажа» головного мозга — коры больших полушарий. Этот метод назван «метод условных рефлексов». Он установил фундаментальную закономерность — предъявление животному (И.П. Павлов проводил исследования на собаках, но это верно и для человека) двух стимулов — вначале условного (например, звук зуммера), а затем безусловного (например, подкармливание собаки кусочками мяса). После некоторого числа сочетаний это приводит к тому, что при действии только звука зуммера (условного сигнала) у собаки развивается пищевая реакция (выделяется слюна, собака облизывается, скулит, смотрит в сторону миски), т.е. образовался пищевой условный рефлекс (рис. В.3). Собственно, этот прием при дрессировке был давно известен, но И.П. Павлов сделал его мощным инструментом научного исследования функций головного мозга.



Рис. В.3. И.П. Павлов на опыте по изучению физиологии условных рефлексов

Физиологические исследования в сочетании с изучением анатомии и морфологии головного мозга привели к однозначному заключению —

именно головной мозг является инструментом нашего сознания, мышления, восприятия, памяти и других психических функций.

Основная трудность исследования заключается в том, что психические функции чрезвычайно сложны. Психологи исследуют эти функции своими методами (например, при помощи специальных тестов изучают эмоциональную устойчивость человека, уровень умственного развития и другие свойства психики). Характеристики психики исследуются психологом без «привязки» к мозговым структурам, т.е. психолога интересуют вопросы организации самой психической функции, но не то, как работают отдельные части головного мозга при осуществлении этой функции. Только относительно недавно, несколько десятилетий назад, появились технические возможности для исследования методами физиологии (регистрация биоэлектрической активности головного мозга, исследование распределения тока крови и др., подробнее см. далее) некоторых характеристик психических функций: восприятия, внимания, памяти, сознания и др. Совокупность новых подходов к исследованию головного мозга человека, сфера научных интересов физиологов в области психологии и привели к появлению в пограничной области этих наук новой науки — психофизиологии. Это обусловило взаимопроникновение двух областей знаний: психологии и физиологии. Поэтому физиологу, который исследует функции головного мозга человека, необходимы знания психологии и применение этих знаний в своей практической работе. Но и психолог не может обойтись без регистрации и исследования объективных процессов головного мозга с помощью электроэнцефалограмм, вызванных потенциалов, томографических исследований и пр. Какие же подходы к исследованию физиологии головного мозга человека привели ученых к современной сумме знаний?

УСПЕХИ В ИССЛЕДОВАНИИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА В НАСТОЯЩЕЕ ВРЕМЯ

В биологии существует принцип, который может быть сформулирован как *принцип единства структуры и функции*. Например, функция сердца (проталкивать кровь по сосудам нашего организма) полностью определяется строением и желудочков сердца, и клапанов, и прочего. Этот же принцип соблюдается и для головного мозга. Образно говоря, физиологическая функция кристаллизуется в анатомии и морфологии. Поэтому вопросы морфологии и анатомии головного мозга всегда считались очень важными при изучении деятельности этого сложнейшего органа.

Анатомия и морфология головного мозга — древняя наука. В названиях структур головного мозга сохранены имена древних анатомов — Виллизия, Сильвия, Роланда и многих других. Головной мозг человека состоит из *больших полушарий* — высшего центра его психической деятельности (Приложение 1). Это самая большая часть головного мозга человека. *Промежуточный мозг* состоит из двух неравноценных частей: *таламуса*, который является своеобразным распределителем (коллектором) сигналов, направляющихся к областям коры, в том числе сигналов от органов зрения, слуха и др., и *гипоталамуса* (расположенного под таламусом), который «заведует» в нашем организме вегетативными (обеспечивающими «растительную» жизнь нашего организма) функциями. Благодаря гипоталамусу происходят рост и созревание (в том числе половое) нашего организма, поддерживается постоянство внутренней среды, например поддержание температуры тела, выведение из организма шлаков, потребление пищи и воды и многие другие процессы.

Наконец, заднюю часть головного мозга занимает мозговой ствол, который в свою очередь состоит из ряда отделов: среднего мозга, моста и продолговатого мозга. Эти структуры принимают участие в осуществлении сложнейших функций организма: поддержании уровня кровяного давления, дыхании, установке взора, регулировании цикла «сон—бодрствование», проявлении ориентировочных реакций и многих других. Из мозгового ствола выходят десять пар черепных нервов, благодаря деятельности которых осуществляется множество функций: регуляции функций сердца и дыхания, деятельность лицевой мускулатуры, восприятие сигналов из внешнего мира и внутренней среды. Всю сердцевину мозгового ствола занимает *ретикулярная (сетчатая) формация*. Деятельность этой структуры определяет цикл «сон—бодрствование», нарушение ее целостности приводит к грубым нарушениям сознания, которое врачи называют *комой*. Над мостом находится мозжечок.

Мозжечок у человека (в дословном переводе мозжечок — это малый мозг) состоит из полушарий и соединяющего их червя (Приложение 2). Функции мозжечка многообразны, его поражение вызывает расстройства в регуляции движений: человек неспособен совершать правильную последовательность движений отдельных частей своего тела, при ходьбе не успевает перемещать центр тяжести, походка становится неуверенной, он может упасть на ровном месте. Самой каудальной (от *cauda* — хвост, задний отдел) частью центральной нервной системы (ЦНС) является спинной мозг (Приложение 3).

Спинной мозг человека состоит более чем из трех десятков сегментов и заключен в позвоночник. Каждому сегменту примерно соответствует позвонок. Основная функция спинного мозга — передача к частям

тела сигналов от вышележащих отделов центральной нервной системы, а также направление сигналов от соответствующих частей тела к вышележащим отделам мозга. Спинной мозг способен также к довольно сложной самостоятельной деятельности. На уровне спинного мозга осуществляются весьма сложные вегетативные рефлексы, определяющие мочеиспускание, дефекацию, потоотделение, покраснение кожи и многие другие процессы. На уровне отдельных сегментов спинного мозга могут осуществляться рефлексы, участвующие в управлении движениями, например коленный, ахиллов и другие рефлексы. Спинной мозг дает начало вегетативной нервной автономной системе, деятельность которой весьма важна для защиты организма от неблагоприятных воздействий: холода, перегрева, кровопотери и т.п.

Методы исследования головного мозга человека постоянно совершенствуются. Так, современные методы томографии позволяют увидеть строение головного мозга человека, не повреждая его. На рисунке В.4 показан принцип одного из таких исследований — *методом магнитно-резонансной томографии*.

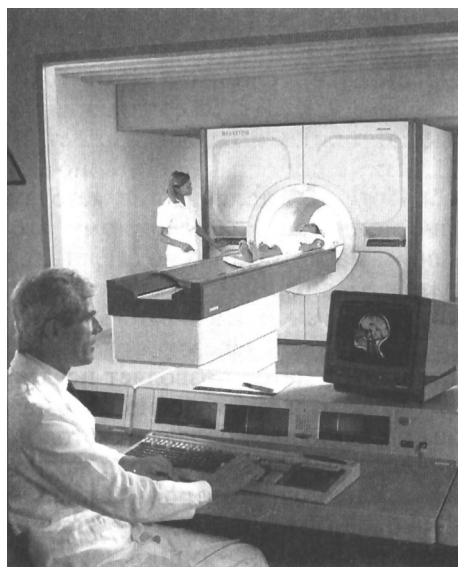


Рис. В.4. Исследование головного мозга человека методом магнитно-резонансной томографии. Исследуемые части тела помещают в полость специального магнита

Головной мозг облучают электромагнитным полем, применяя для этого специальный магнит. Под действием магнитного поля диполи

жидкостей мозга (например, молекулы воды) принимают его направление. После снятия внешнего магнитного поля диполи возвращаются в исходное состояние, при этом возникает магнитный сигнал, который улавливается специальными датчиками. Затем это эхо обрабатывается с помощью мощного компьютера и методами компьютерной графики отображается на экране монитора. Благодаря тому что внешнее магнитное поле, создаваемое внешним магнитом, можно сделать плоским, таким полем как своеобразным «хирургическим ножом» можно «резать» головной мозг на отдельные слои. На экране монитора ученые наблюдают серию последовательных «срезов» головного мозга, не нанося ему никакого вреда. Этот метод позволяет исследовать, например, злокачественные образования головного мозга (рис. В.5).

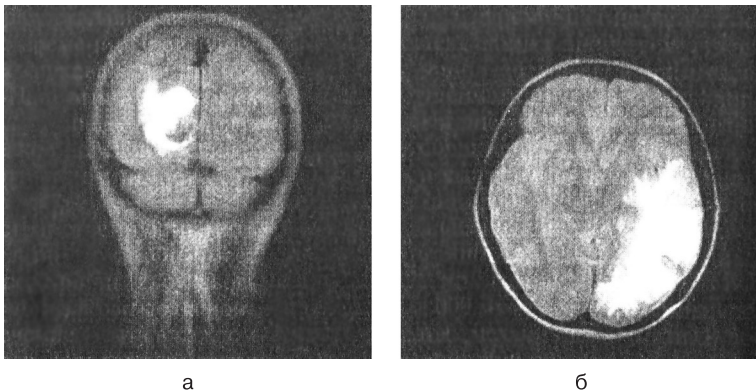


Рис. В.5. Результаты исследования мозга двух больных методом магнитно-резонансной томографии:

а — артериовенозная ангиома левой затылочной области;

б — олигодендроглиома справа

Еще более высоким разрешением обладает *метод позитронно-эмиссионной томографии* (ПЭТ). Исследование основано на введении в мозговую кровотоки позитрон-излучающего короткоживущего изотопа. Данные о распределении радиоактивности (с помощью гейгеровских счетчиков) в мозге собираются компьютером в течение определенного времени сканирования и затем реконструируются в трехмерный образ. Метод позволяет наблюдать в головном мозге очаги возбуждения, например при продумывании отдельных слов, при их проговаривании вслух, что свидетельствует о его высоких разрешающих возможностях. Вместе с тем многие физиологические процессы в головном мозге чело-

века протекают значительно быстрее тех возможностей, которыми обладает томографический метод. В исследованиях ученых немаловажное значение также имеет финансовый фактор, т.е. стоимость исследования. К сожалению, томографические методы очень дороги: одно исследование мозга больного человека может стоить сотни долларов.

В распоряжении физиологов имеются также различные *электрофизиологические методы исследования*. Они совершенно не опасны для мозга человека и позволяют наблюдать течение физиологических процессов в диапазоне от долей миллисекунды ($1 \text{ мс} = 0,001 \text{ с}$) до нескольких часов. Если томография — продукт научной мысли XX в., то электрофизиология имеет глубокие исторические корни.

В XVIII столетии итальянский врач Луиджи Гальвани заметил, что отпрепарированные лапки лягушки (сейчас мы называем такой препарат нервно-мышечным) сокращаются при соприкосновении с металлом. История сохранила нам легенду: молодая жена Гальвани заболела чахоткой. Согласно предписаниям медицины того времени, больной требовалось усиленное питание бульоном из лягушачьих лапок. Для этой цели заботливый муж заготовил много таких лапок и развесил их на веревке на балконе. Они раскачивались под легким ветром и изредка прикасались к медным перилам балкона. Каждое такое соприкосновение приводило к сокращению лапки. Гальвани обнаружил свое замечательное открытие, назвав его *биоэлектричеством*. Нам известно также имя его знаменитого оппонента и соотечественника — физика А. Вольты, который представил доказательства, что ток возникает на границе двух металлов (например, цинка и меди), помещенных в раствор соли. Таким образом, Вольта утверждал, что биоэлектричества не существует, и как физик привел простое физическое доказательство. Однако Гальвани доказал, что лапка лягушки может сокращаться и без соприкосновения с металлом. Он придумал опыт, который до сих пор выполняют в физиологическом практикуме студенты — медики и биологи. Опыт состоит в следующем. Если две отпрепарированные лягушачьи лапки положить рядом, затем икроножную мышцу одной лапки рассечь скальпелем и на место разреза пинцетом быстро набросить нерв от неповрежденного нервно-мышечного препарата, то его икроножная мышца в этот момент сократится. Как часто бывает в научных спорах, оба ученых оказались правы: Вольта изобрел устройство для производства электрического тока, которое вначале было названо вольтовым столбом, а в наше время называют гальваническим элементом, имя Вольта осталось в науке как наименование единицы электрического напряжения — вольт.

Пропустим значительный отрезок истории и обратимся к XIX столетию. К этому времени уже появились первые физические приборы (струнные гальванометры), которые позволяли исследовать слабые

электрические потенциалы от биологических объектов. В Манчестере (Англия) Г. Катон впервые поместил электроды (металлические проводочки) на затылочные доли головного мозга собаки и зарегистрировал колебания электрического потенциала при освещении светом ее глаз. Подобные колебания электрического потенциала сейчас называют *вызванными потенциалами* и широко используют при исследовании мозга человека. Это открытие прославило имя Катона и дошло до нашего времени, хотя современники замечательного ученого глубоко чтили его как мэра Манчестера, а не как ученого.

В России подобные исследования проводил И.М. Сеченов: ему впервые удалось зарегистрировать биоэлектрические колебания от продолговатого мозга лягушки. Другой наш соотечественник, профессор Казанского университета И. Правдич-Неминский, изучал биоэлектрические колебания мозга собаки при различных состояниях животного — в покое и при возбуждении. Собственно, это были первые электроэнцефалограммы. Однако мировое признание получили исследования, проведенные в начале XX в. австрийским врачом Г. Бергером. Используя уже значительно более совершенные приборы, он регистрировал биоэлектрические потенциалы головного мозга человека, которые теперь называют *электроэнцефалограммой* (ЭЭГ). В этих исследованиях впервые был зарегистрирован основной ритм биотоков мозга человека — синусоидальные колебания с частотой 8—12 в секунду, который получил название *альфа-ритма*. Это можно считать началом современной эры исследования физиологии головного мозга человека (рис. В.6). В настоящее время в ЭЭГ головного мозга человека выделяют следующие ритмы:

- альфа-ритм (от 8 до 13 кол./с, амплитудой до 100 мкВ);
- дельта-ритм (от 0,5 до 4 кол./с, амплитудой 50—500 мкВ);
- тета-ритм (от 5 до 7 кол./с, амплитудой 10—30 мкВ);
- сигма-ритм (веретена) (13—14 кол./с);
- бета-ритм (от 15 до 35 кол./с, амплитудой 5—30 мкВ);
- гамма-ритм (от 35 до 100 кол./с, амплитудой до 15 мкВ).

Современные методы клинической и экспериментальной электроэнцефалографии сделали значительный шаг вперед благодаря применению компьютеров. Обычно на поверхность скальпа при клиническом обследовании больного накладывают несколько десятков чашечковых электродов. Эти электроды соединяют с многоканальным усилителем. Современные усилители очень чувствительны и позволяют записывать электрические колебания от мозга амплитудой всего в несколько микровольт (1 мкВ = 0,000001 В). Далее достаточно мощный компьютер обрабатывает ЭЭГ по каждому каналу. Психофизиолога или врача, в зависимости от того, исследуется мозг здорового человека или больного,

интересуют многие характеристики ЭЭГ, которые отражают те или иные стороны деятельности мозга, например ритмы ЭЭГ (альфа, бета, тета и др.), характеризующие уровень активности мозга. В качестве примера можно привести применение этого метода в анестезиологии. В настоящее время при хирургических операциях под наркозом наряду с электрокардиограммой регистрируется и ЭЭГ, ритмы которой могут очень точно указывать глубину наркоза и контролировать деятельность мозга. Далее мы столкнемся с применением метода ЭЭГ и в других случаях.



Рис. В.6. Снятие электроэнцефалограммы мозга человека

НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

В теоретических исследованиях физиологии головного мозга человека огромную роль играет изучение центральной нервной системы животных. Эта область знаний получила название *нейробиологии*. Дело в том, что мозг современного человека является продуктом длительной эволюции жизни на Земле. На пути этой эволюции, которая на Земле началась примерно 3–4 млрд лет назад и продолжается в наше время, природой перебирались многие варианты устройства центральной нерв-

ной системы и ее элементов. Например, нейроны, их отростки, процессы, протекающие в нейронах, остаются неизменными как у примитивных животных (членистоногих, рыб, амфибий, рептилий и др.), так и у человека. Это означает, что природа остановилась на удачном «образце» своего творения и не изменяла его на протяжении сотен миллионов лет. Так произошло со многими структурами головного мозга. Исключение представляют большие полушария головного мозга. Они уникальны в мозге человека. Поэтому нейробиолог, имея в своем распоряжении огромное число объектов исследования, всегда может изучать тот или иной вопрос физиологии головного мозга человека на более простых, дешевых и доступных объектах. Такими объектами могут быть беспозвоночные животные. На рисунке В.7 схематично показан один из классических объектов современной нейрофизиологии — головоногий моллюск кальмар и нервное волокно (так называемый *гигантский аксон*), на котором были выполнены классические исследования по физиологии возбудимых мембран.

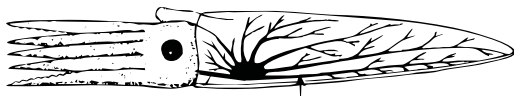


Рис. В.7. Головоногий моллюск кальмар (стрелкой указан гигантский аксон)

В последние годы для этих целей все шире применяют прижизненные срезы головного мозга новорожденных крысят и морских свинок, и даже культуру нервной ткани, выращенную в лаборатории. Какие же вопросы решает нейробиология своими методами? Прежде всего — исследование механизмов функционирования отдельных нервных клеток и их отростков. Например, у головоногих моллюсков (кальмара, каракатицы) имеются очень толстые гигантские аксоны (диаметром 500—1000 мкм), по которым из головного ганглия передается возбуждение на мускулатуру мантии (см. рис. В.5). Молекулярные механизмы возбуждения исследуются на этом объекте. У многих моллюсков в нервных ганглиях, заменяющих у них головной мозг, есть очень большие нейроны — диаметром до 1000 мкм. Эти нейроны являются излюбленными объектами при изучении работы ионных каналов, открытие и закрытие которых управляется химическими веществами. Ряд вопросов передачи возбуждения от одного нейрона другому исследуется на нервно-мышечном соединении — *синапсе* (синапс в переводе с греческого означает контакт); эти синапсы по размерам в сотни раз больше подобных синапсов в головном мозге млекопитающих.

В синапсах протекают весьма сложные и до конца не изученные процессы. Например, нервный импульс в синапсе приводит к выбросу

химического вещества, вследствие действия которого возбуждение передается на другой нейрон. Исследование этих процессов и их понимание лежат в основе целой современной индустрии производства лекарственных средств и других препаратов. Список вопросов, которые может решать современная нейробиология, бесконечно велик. Некоторые примеры мы рассмотрим далее.

Для регистрации биоэлектрической активности нейронов и их отростков применяют специальные приемы, которые называются микроэлектродной техникой. Микроэлектродная техника в зависимости от задач исследования имеет много особенностей. Обычно применяют два типа микроэлектродов: металлические и стеклянные. Металлические микроэлектроды часто изготавливают из вольфрамовой проволоки диаметром 0,3—1 мм. На первом этапе нарезают заготовки длиной по 10—20 см (это определяется глубиной, на которую будет погружен микроэлектрод в мозг исследуемого животного). Один конец заготовки электролитическим методом затачивают до диаметра 1—10 мкм. После тщательной промывки поверхности в специальных растворах ее покрывают лаком для электрической изоляции. Самый кончик электрода остается неизолированным (иногда через такой микроэлектрод пропускают слабый толчок тока, чтобы дополнительно разрушить изоляцию на самом кончике).

Для регистрации активности одиночных нейронов микроэлектрод закрепляют в специальном манипуляторе, который позволяет продвигать его в мозге животного с высокой точностью (рис. В.8). В зависимости от задач исследования манипулятор может крепиться на черепе животного или отдельно. В первом случае это очень миниатюрные устройства, которые получили название микроманипуляторов. Характер регистрируемой биоэлектрической активности определяется диаметром кончика микроэлектрода. Например, при диаметре кончика микроэлектрода не более 5 мкм можно зарегистрировать потенциалы действия одиночных нейронов (в этих случаях кончик микроэлектрода должен приблизиться к исследуемому нейрону на расстояние около 100 мкм). При диаметре кончика микроэлектрода больше 10 мкм одновременно регистрируется активность десятков, а иногда сотен нейронов (мультитайп-активность).

Другой широко распространенный тип микроэлектродов изготавливают из стеклянных капилляров (трубочек). Для этой цели используются капилляры диаметром 1—3 мм. Далее на специальном устройстве, так называемой кузнице микроэлектродов, выполняют следующую операцию: капилляр в средней части разогревают до температуры плавления стекла и разрывают. В зависимости от параметров

этой процедуры (температуры нагрева, величины зоны нагрева, скорости и силы разрыва и пр.) получают микропипетки с диаметром кончика до долей микрометра. На следующем этапе микропипетку заполняют раствором соли (например, 2М KCl) и получают микроэлектрод. Кончик такого микроэлектрода можно вводить внутрь нейрона (в тело или даже в его отростки), не сильно повреждая его мембрану и сохраняя его жизнедеятельность. Примеры внутриклеточной регистрации активности нейронов приведены в главе 2.



Рис. В.8. Способ регистрации экстраклеточной активности нейронов

Еще одно направление исследования головного мозга человека возникло в годы Второй мировой войны — это *нейропсихология*. Одним из основоположников этого подхода был профессор Московского университета А.Р. Лурия. Нейропсихология представляет собой сочетание приемов психологического обследования с физиологическим исследованием человека с поврежденным головным мозгом. Результаты, полученные в таких исследованиях, будут многократно цитироваться далее.

Методы исследования головного мозга человека не исчерпываются описанными выше. Во введении я скорее стремился показать современные возможности исследования головного мозга здорового и больного человека, а не описать все существующие в настоящее время методы исследования. Эти методы возникли не на пустом месте — одни из них имеют уже многовековую историю, другие стали возможными только в век современных вычислительных средств. При чтении книги читатель столкнется с другими методами исследования, суть которых будет разъясняться по ходу описания.

Вопросы

1. Зачем психологу нужно знать физиологию головного мозга человека?
2. Каковы современные методы исследования физиологии головного мозга?
3. Чем оправданы исследования на нервной системе животных?

Литература

- Гиппенрейтер Ю.Б.* Введение в общую психологию. М. : Омега-Л, 2005.
- Шеперд Г.* Нейробиология. М. : Мир, 1987. Т. 1, 2.
- Ярошевский М.Г.* История психологии. М. : Мысль, 1985.
- Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии. М. : Академия, 2003.
- Александров Ю.И. и др.* Нейрон. Изд-во Тюменского гос. университета, 2008.

ЧАСТЬ I

ФИЗИОЛОГИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Головной мозг человека устроен чрезвычайно сложно. Даже сейчас, когда мы знаем так много о мозге не только человека, но и ряда животных, мы, по-видимому, еще очень далеки от понимания физиологических механизмов многих психических функций. Можно сказать, что эти вопросы только включены в повестку дня современной науки. В первую очередь это касается таких психических процессов, как мышление, восприятие окружающего мира и памяти и многих других. Вместе с тем сейчас четко определены основные проблемы, которые придется решать в XXI в. Что же может предъявить современная наука человеку, интересующемуся, как функционирует мозг человека? Прежде всего то, что в нашем мозге «работают» несколько систем, по крайней мере три. Каждую из этих систем можно даже назвать отдельным мозгом, хотя в здоровом мозге каждая из них работает в тесном сотрудничестве и взаимодействии. Что же это за системы? Это *активирующий мозг*, *мотивационный мозг* и *познающий*, или *когнитивный* (от лат. *cognitio* — знание), *мозг*. Как уже указывалось, не следует понимать, что эти три системы, подобно матрешкам, вложены одна в другую. Каждая из них помимо своей основной функции, например активирующая система (мозг), как участвует в определении состояния нашего сознания, циклов сон—бодрствование, так и является неотъемлемой частью познавательных процессов нашего мозга. Действительно, если у человека нарушен сон, то невозможен процесс учебы и другой деятельности. Нарушение биологических мотиваций может быть несовместимо с жизнью. Эти примеры можно множить, но главная мысль состоит в том, что мозг человека — единый орган, обеспечивающий жизнедеятельность и психические функции, однако для удобства описания будем выделять в нем три указанных ранее блока.

Глава 1

РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

1.1. ФОРМИРОВАНИЕ МОЗГА ОТ МОМЕНТА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ ДО РОЖДЕНИЯ

После слияния яйцеклетки со сперматозоидом (оплодотворения) новая клетка начинает делиться. Через некоторое время из этих новых клеток образуется пузырек. Одна стенка пузырька впячивается внутрь, и в результате образуется зародыш, состоящий из трех слоев клеток: самый внешний слой — *эктодерма*, внутренний — *энтодерма* и между ними — *мезодерма*. Нервная система развивается из наружного зародышевого листка — *эктодермы*. У человека в конце второй недели после оплодотворения обособляется участок первичного эпителия и образуется нервная пластинка. Ее клетки начинают делиться и дифференцироваться, вследствие чего они резко отличаются от соседних клеток покровного эпителия (рис. 1.1). В результате деления клеток края нервной пластинки приподнимаются и появляются нервные валики.

В конце третьей недели беременности края валиков смыкаются, образуя нервную трубку, которая постепенно погружается в мезодерму зародыша. На концах трубки сохраняются два нейропора (отверстия) — передний и задний. К концу четвертой недели нейропоры зарастают. Головной конец нервной трубки расширяется, и из него начинает развиваться головной мозг, а из оставшейся части спинной мозг. На этой стадии головной мозг представлен тремя пузырями. Уже на третьей-четвертой неделе выделяются две области нервной трубки: дорсальная (крыловидная пластинка) и вентральная (базальная пластинка). Из крыловидной пластинки развиваются чувствительные и ассоциативные элементы нервной системы, из базальной — моторные. Структуры переднего мозга у человека целиком развиваются из крыловидной пластинки.

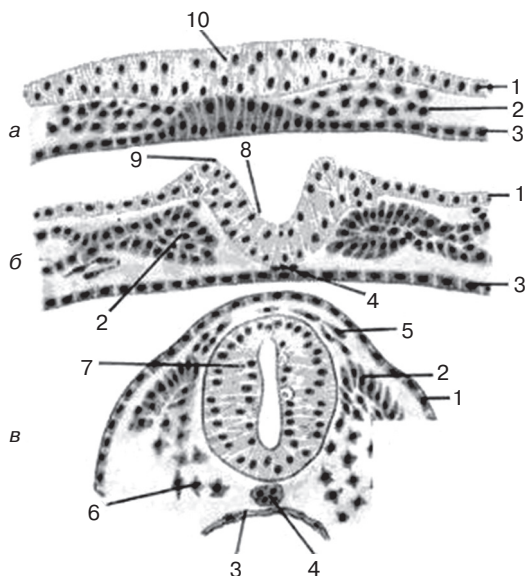


Рис. 1.1. Формирование нервной трубки зародыша (между 3-й и 4-й неделями после оплодотворения):

- а — нервная пластинка; б — нервный желобок; в — нервная трубка;
 1 — эктодерма; 2 — мезодерма; 3 — эктодерма; 4 — хорда;
 5 — ганглиозная пластинка; 6 — мезенхима; 7 — нервная трубка;
 8 — нервный желобок; 9 — нервный валик; 10 — нервная пластинка

В течение первых двух месяцев беременности образуется основной (среднемозговой) изгиб головного мозга: передний мозг и промежуточный мозг загибаются вперед и вниз под прямым углом к продольной оси нервной трубки (рис. 1.2, б, в). Позже формируются еще два изгиба: шейный и мостовой (рис. 1.2, в, г). В этот же период первый и третий мозговые пузыри разделяются дополнительными бороздами на вторичные пузыри, при этом появляется пять мозговых пузырей. Из первого пузыря образуются большие полушария головного мозга, из второго — промежуточный мозг, который в процессе развития дифференцируется на таламус и гипоталамус. Из оставшихся пузырей формируются мозговой ствол и мозжечок. В течение пятой—десятой недель развития начинается рост и дифференцировка конечного мозга: образуются кора и подкорковые структуры. На этой стадии развития появляются мозговые оболочки, формируются ганглии периферической вегетативной нервной системы, вещество коры надпочечников. Спинной мозг приобретает окончательное строение.

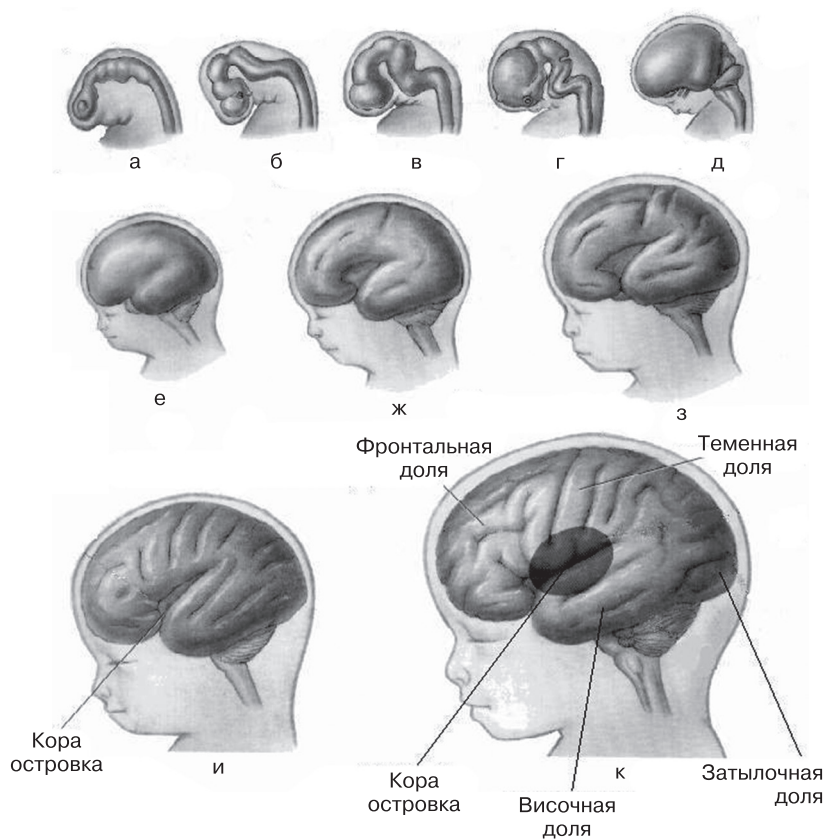


Рис. 1.2. Формирование мозга ребенка во время внутриутробного развития:
а — 25 дней; б — 35 дней; в — 40 дней; г — 50 дней; д — 100 дней; е — 5 мес.; ж — 6 мес.;
з — 7 мес.; и — 8 мес.; к — 9 мес.

В следующие 10–20 недель беременности завершается формирование всех отделов головного мозга, идет процесс дифференцировки мозговых структур, который заканчивается только с наступлением половозрелости. Полушария становятся самой большой частью головного мозга. Выделяются основные доли (лобная, теменная, височная, затылочная, лимбическая; Приложения 4, 5). Лимбическая доля находится на внутренней поверхности полушария, образуются извилины и борозды больших полушарий. В спинном мозге в шейном и поясничном отделах формируются утолщения, связанные с иннервацией соответствующих поясов конечностей. Окончательный вид приобретает мозжечок. В последние месяцы беременности начинается миелинизация

(покрытие нервных волокон специальными чехлами) нервных волокон, которая заканчивается уже после рождения.

Головной и спинной мозг покрыт тремя оболочками: твердой, паутинной и мягкой. Головной мозг заключен в черепную коробку, а спинной мозг — в позвоночный канал. Соответствующие нервы (спинномозговые и черепные) покидают ЦНС через специальные отверстия в костях.

В процессе эмбрионального развития головного мозга полости мозговых пузырей видоизменяются и превращаются в систему мозговых желудочков, которые сохраняют связь с полостью спинно-мозгового канала. Центральные полости больших полушарий головного мозга образуют боковые желудочки довольно сложной формы (Приложение 6). Их парные части имеют в своем составе передние рога, которые находятся в лобных долях, задние рога, находящиеся в затылочных долях, и нижние рога, расположенные в височных долях. Боковые желудочки соединяются с полостью промежуточного мозга, которая является III желудочком. Через специальный проток (*силвиев водопровод*) III желудочек соединяется с IV желудочком; IV желудочек образует полость заднего мозга и переходит в спинномозговой канал. На боковых стенках IV желудочка находятся отверстия Люшки, а на верхней стенке — отверстие Мажанди. Благодаря этим отверстиям полости желудочков сообщаются с подпаутинным пространством. Жидкость, заполняющая желудочки головного мозга, называется эндолимфой и образуется из крови. Процесс образования эндолимфы протекает в специальных сплетениях кровеносных сосудов (они называются *хороидальными сплетениями*). Такие сплетения находятся в полостях III и IV мозговых желудочков.

Сосуды головного мозга. Головной мозг человека очень интенсивно снабжается кровью. Это связано прежде всего с тем, что нервная ткань — одна из наиболее активных в нашем организме. Даже ночью, когда мы отдыхаем от дневной работы, наш мозг продолжает интенсивно работать (подробнее см. главу 3). Кровоснабжение головного мозга происходит по следующей схеме. Головной мозг снабжается кровью по двум парам основных кровеносных сосудов: общим сонным артериям, которые проходят в области шеи и пульсация которых легко прощупывается, и паре позвоночных артерий, заключенных в латеральных частях позвоночного столба (Приложение 7). После того как позвоночные артерии покидают последний шейный позвонок, они сливаются в одну базальную артерию, которая проходит в специальной ложбине на основании моста. На основании мозга в результате слияния перечисленных артерий образуется кольцевой кровеносный сосуд. От него кровеносные сосуды (артерии) веерообразно охватывают весь мозг, включая большие полушария.

Венозная кровь собирается в специальные лакуны и покидает пределы головного мозга по яремным венам. Кровеносные сосуды головного мозга вмонтированы в мягкую мозговую оболочку. Сосуды многократно ветвятся и в виде тонких капилляров проникают в мозговую ткань.

Головной мозг человека надежно защищен от проникновения инфекций *гематоэнцефалическим барьером*. Этот барьер формируется уже в первую треть срока беременности и включает в себя три мозговые оболочки (самая внешняя — твердая, затем паутинная и мягкая, которая прилежит к поверхности мозга, в ней находятся кровеносные сосуды) и стенки кровеносных капилляров мозга. Другой составляющей частью этого барьера являются глиальные оболочки вокруг кровеносных сосудов, образованные отростками клеток глии. Отдельные мембраны клеток глии тесно прилегают друг к другу, создавая щелевые контакты между собой.

В головном мозге есть участки, где гематоэнцефалический барьер отсутствует. Это район гипоталамуса, полость III желудочка (субфornикальный орган) и полость IV желудочка (*area postrema*). Здесь стенки кровеносных сосудов имеют специальные места (так называемый *фенестрированный*, т.е. продырявленный, эпителий сосудов), в которых из нейронов головного мозга в кровеносное русло выбрасываются гормоны и их предшественники. Подробнее эти процессы будут рассмотрены в главе 5.

Таким образом, с момента зачатия (слияние яйцеклетки со сперматозоидом) начинается развитие ребенка. За это время, которое занимает почти два десятка лет, развитие человека проходит несколько этапов (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Стадии развития ребенка

Период	Стадия	Возраст
Внутриутробного развития («утробное детство»)	Фаза эмбрионального развития Фаза плацентного развития	Первые 3 мес. беременности 3—9 мес. беременности
Новорожденность		До 18—24 дней с момента рождения
Вскармливание грудью	Грудной, или младший ясельный, возраст	До 1 года с момента рождения
Молочных зубов	Предшкольный возраст	От 1 года до 4 лет
	Дошкольный возраст	От 4 до 7 лет
Отрочества	Младший школьный возраст	От 7 до 11—12 лет
Полового созревания	Средний школьный возраст	От 11—12 до 14—16 лет От 13—15 до 17—18 лет

Вопросы

1. Этапы развития центральной нервной системы человека.
2. Периоды развития нервной системы ребенка.
3. Что составляет гематоэнцефалический барьер?
4. Из какой части нервной трубки развиваются сенсорные и моторные элементы центральной нервной системы?
5. Схема кровоснабжения головного мозга.

Литература

- Коновалов А.Н., Блинков С.М., Пуцило М.В.* Атлас нейрохирургической анатомии. М., 1990.
- Оленев С.Н.* Развивающийся мозг. Л., 1979.
- Савельев С.Д.* Стереоскопический атлас мозга человека. М. : Агеа XVII, 1996.
- Шаде Дж., Форд П.* Основы неврологии. М., 1976.