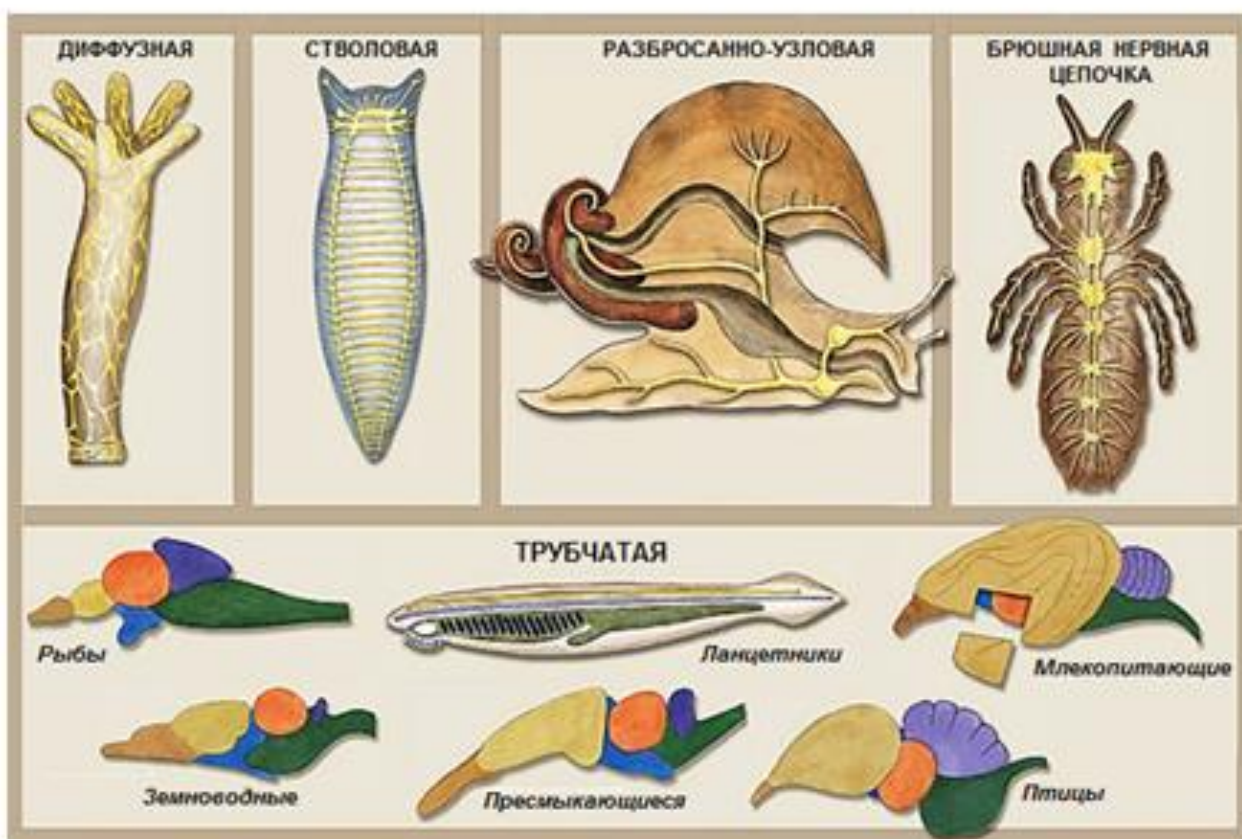


Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Ставропольский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

Кафедра биологии

М.Г. Гевандова, Э.Н. Макаренко, А.К. Михайленко

ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



Учебно-методическое пособие для студентов первого курса
лечебного, педиатрического, стоматологического факультетов СтГМУ

Ставрополь, 2019

Раздел 1. ТИПЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ, СЛОЖИВШИЕСЯ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Нервная система представляет собой «невыразимо сложнейший и тончайший инструмент сношений, связи многочисленных частей организма между собой и организма как сложнейшей системы с бесконечным числом внешних влияний»

И.П. Павлов

Нервная система в процессе эволюции появилась самой первой из всех систем органов. Это связано с тем, что нервная система выполняет ряд важнейших функций в организме. Среди них:

1) обеспечивает взаимосвязь организма с окружающей средой: восприятие раздражений и ответная реакция на них, ориентация организма во внешней среде и адаптивные реакции на изменения в ней;

2) регулирует обмен веществ, работу отдельных органов, систем органов и всего организма в целом (**нервная регуляция**);

3) у высокоорганизованных животных является материальной основой для высшей нервной деятельности.

Все живые организмы на протяжении жизни испытывают многообразные воздействия со стороны внешней среды, на которые отвечают изменением поведения или физиологических функций. Эта способность реагировать на средовые воздействия называется **раздражимостью**.

Раздражимость характерна даже для простейших (в виде таксисов) и выражается в изменении у них процессов жизнедеятельности или поведения в ответ на такие раздражения, как химические (*хемотаксис*), световые (*фототаксис*), электрические (*гальванотаксис*), температурные и др. (рис. 1).



Рис. 1. Положительный хемотаксис у инфузорий-туфельек.

У многоклеточных животных появляется специальная система клеток – **нейроны**, которые способны в ответ на определенные раздражения отвечать

нервным импульсом, который они генерируют и передают другим клеткам тела.

Совокупность нервных клеток формирует нервную систему, сложность структуры и функции которой возрастает с усложнением организации животных. С появлением нервной системы ответная реакция на раздражения осуществляется в виде **рефлекса**.

В зависимости от уровня организации многоклеточных животных в эволюции сложилось несколько типов организации нервной системы:

- **Диффузная (сетчатая) нервная система** – представлена у *кишечнополостных*. Нервные клетки образуют диффузное нервное сплетение (сетку) в эктодерме по всему телу животного, и при сильном раздражении одной части сплетения возникает генерализованный ответ – реагирует все тело (рис. 2).

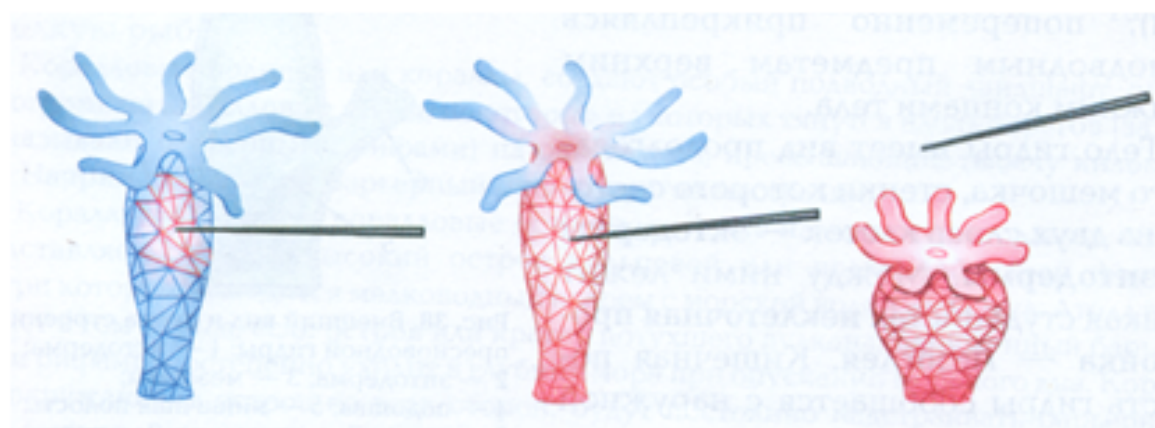


Рис. 2. Генерализованная ответная реакция на раздражение (укол иголкой) у кишечнополостных.

- **Стволовая нервная система (правильная решетка, или ортогон)** – некоторые нервные клетки собираются в нервные стволы, наряду с которыми сохраняется и диффузное подкожное сплетение. Такой тип нервной системы характерен для *плоских червей и нематод* (у последних диффузное сплетение сильно редуцировано).

- **Узловая нервная система**, или сложная ганглионарная система – представлена у *кольчатых червей, членистоногих, моллюсков и ряда других групп беспозвоночных*. Большая часть клеток центральной нервной системы собраны в нервные узлы – **ганглии**. У многих животных клетки в них специализированы и обслуживают отдельные органы. У некоторых моллюсков (например, головоногих) и членистоногих возникает сложное объединение специализированных ганглиев с развитыми связями между ними – единый «головной мозг» или головогрудная нервная масса (у пауков). У насекомых особенно сложное строение имеют некоторые отделы протоцеребрума («трибовидные тела»).

- **Трубчатая нервная система (нервная трубка)** характерна для *хордовых*.

ДИФФУЗНАЯ (СЕТЧАТАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Нервная система в виде диффузной синцитиальной ткани [синцитий – тип ткани с неполным разграничением клеток, при котором обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматическими мостиками] впервые появляется у двухслойных многоклеточных животных. Она представляет собой сеть нервных клеток, так называемую ретикулярную ткань.

Морфологическая однородность, своеобразная «замкнутость» ретикулярной ткани не позволяют дифференцировать внешние воздействия. На действие всех внешних агентов живое существо отвечает однотипными реакциями.

Наиболее просто устроена диффузная нервная система у кишечнополостных (медуз, актиний, коралловых полипов, гидры и др.). Она представляет собой сетевидное соединение сравнительно равномерно разбросанных по телу нервных клеток (рис. 3). Примитивность такой системы состоит в отсутствии разделения ее на центральную и периферическую части, отсутствии длинных проводящих путей. Сеть относительно медленно проводит раздражение от нейрона к нейрону. Реакции организма на раздражение имеют неточный, расплывчатый характер. Однако множество связей между элементами диффузной нервной системы обеспечивает их широкую взаимозаменяемость и тем самым большую надежность функционирования.

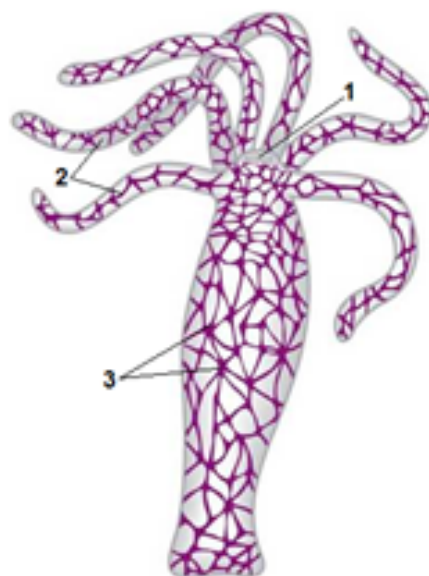


Рис. 3. Диффузная нервная система гидры: 1 – рот; 2 – щупальца, 3 – нервные клетки, образующие сеть по всей эктодерме.

В других группах беспозвоночных животных нервные сети существуют наряду с нервными стволами. Они отмечены на различных участках тела –

под кожей, в глотке или других частях кишечной трубки, а также в ноге моллюсков или в лучах иглокожих.

Уже у кишечнополостных намечается тенденция к концентрации нейронов в области ротового диска, а у полипов еще и в подошве. У медуз образуются нервные сгущения по краю зонтика, а в определенных местах кольцевого сгущения наблюдается еще и скопления нервных клеток – ганглиев. Краевые ганглии медуз представляют собой первый шаг к формированию центрального отдела нервного аппарата. В них сконцентрированы перикарионы нервных клеток, а сами ганглии нервными тяжами связаны между собой и с периферией – органами чувств и эффекторами.

Тяжи (нервы) состоят из аксонов (длинных отростков) нервных клеток, находящихся в ганглиях.

СТВОЛОВАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА плоских и круглых червей (нематод)

Следующим этапом концентрации нервных элементов и усложнения нервных аппаратов является образование ортогона (правильной решетки) у плоских червей – стволовая нервная система.

Самые примитивные из них имеют рассеянное нервное сплетение. Затем в нем появляются продольные и поперечные сгущения, которые упорядочиваются и образуют решетку из продольных и кольцевых стволов – ортогон (рис. 4). Это исходная форма для большинства типов нервного аппарата низших червей.

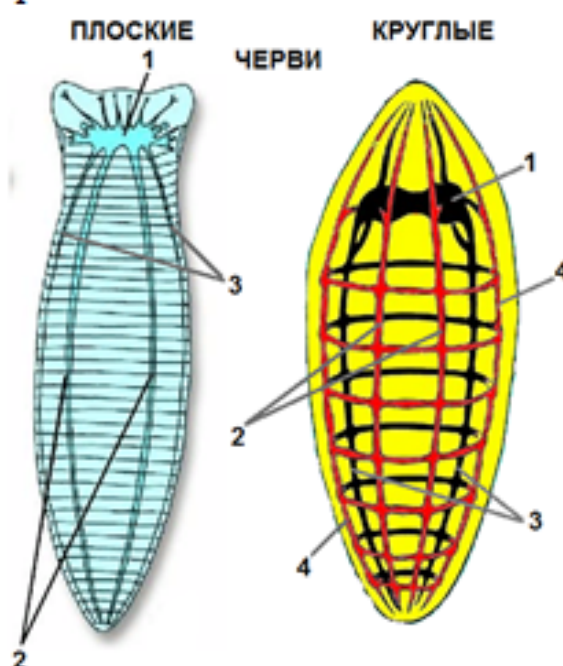


Рис. 4. Ортогон: 1 – нервные ганглии (эндоэнцефал); 2 – спинные нервные стволы; 3 – брюшные нервные стволы; 4 – боковые нервные стволы.

Как и у кишечнополостных, у некоторых групп типа плоских червей встречаются нервные сети. Их функциональные характеристики такие же, как у кишечнополостных.

Эволюция ортогона идет в сторону уменьшения числа стволов при смещении все большего числа нервных клеток в «мозг», передний конец тела. Его появление способствует интеграции организма. У более продвинутых в эволюционном отношении беспозвоночных лучше развиты передние ганглии. Это часть общего процесса дифференцировки головы, или **цефализации**. Она характерна для билатерально-симметричных животных, ведущих, как правило, подвижный образ жизни. У таких животных ротовое отверстие и чувствительные органы располагаются на переднем конце тела. В таком случае обработка сигналов от органов чувств (зрительных, обонятельных, вкусовых и т.п.) осуществляется головным, или «церебральным», ганглием. В его функции входят также нервный контроль пищедобывающего поведения и контроль рефлексов. Можно сказать, что мозг «принимает стратегические решения» и отдает «команды».

«Мозг» образуется либо за счет утолщения одного из первых колец примитивного ортогона, либо за счет скопления нервных клеток в переднем конце тела в толще паренхимы. Отсюда и различия в названиях: первый тип мозга называется ортогонным, а второй – эндонным.

У бескишечных и других турбеллярий, имеющих **статоцист** (орган равновесия), ортогон соединен с эндонным мозгом – нервным ганглием, образовавшимся вокругстатоциста. У лишенныхстатоциста турбеллярий формируется головной мозг ортогонного типа из утолтившихся нервных стволов и кольцевых комиссур ортогона.

Нервный аппарат, подобный описанному выше, характерен для целого ряда беспозвоночных, в частности для плоских и круглых червей. По-видимому, ортогон следует считать исходным типом нервного аппарата моллюсков и кольчатых червей, поскольку личинки последних имеют близкое к нему строение нервной системы.

УЗЛОВАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

С появлением **ганглионарной (узловой) нервной системы** (кольчатые черви, моллюски, членистоногие, иглокожие) происходит специализация ответных реакций. Для нее характерна концентрация тел нервных клеток с образованием **ганглиев (узлов)**. Становится возможной передача возбуждения от одних узлов к другим. Тела нейронов, сосредоточенные в ганглиях, образуют центральную часть нервной системы (**ЦНС**). Резко возрастает роль нервных узлов головного отдела. Происходит дифференцировка нейронов в соответствии с различными выполняемыми функциями.

Нейроны, по отросткам которых импульс поступает в нервные центры, называются **чувствительными** (центростремительными, или афферентными), а нейроны, по отросткам которых импульс от нервных центров направляется к исполнительным органам (мышцам, железе), — **двигательными** (центробежными, или эфферентными). Нервные клетки, воспринимающие возбуждение от одних нейронов и передающие его другим нервным клеткам, называются **вставочными**, или интернейронами. Благодаря специализации нейронов, нервный импульс стал проводиться по определенным путям (**рефлекторным дугам**), что обеспечило быстроту, точность реакций организма.

Структура и функция нервной системы на этом этапе эволюции находятся в прямой связи с рецепторными образованиями. Чувствительные клетки нервной системы в процессе эволюции совершенствовались параллельно с развитием аппаратов рецепции. Этому в значительной мере способствовала морфологическая близость аппаратов рецепции и чувствительных нервных клеток.

Нервная система моллюсков

У большинства *моллюсков* все клетки центрального нервного аппарата собираются в компактные, четкие ганглии, а участки стволов, соединяющие два ганглия, полностью освобождаются от нервных клеток.

Пять пар крупных ганглиев расположены в жизненно важных органах (голове, ноге, мантии, органах дыхания и внутренностном мешке) и соединены между собой нервными стволами (рис. 5). Ганглии можно сравнить с телефонными станциями, а промежуточные участки — с пучками проводов.

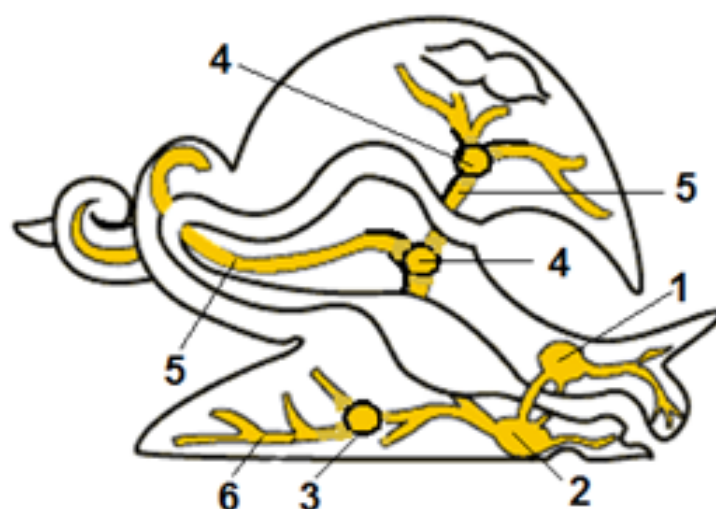


Рис. 5. Разбросанно-узловая нервная система моллюсков: 1 — надглоточный ганглий; 2 — подглоточный ганглий; 3 — нервный узел в ноге; 4 — нервные узлы внутренних органов; 5 — нервные стволы туловища; 6 — нервный ствол ноги.

Нервная система моллюсков образует так называемый **разбросанно-узловой вариант** ганглионарной нервной системы. Ганглии в нем расположены на разных уровнях. Общим для них является ганглионизация и укорочение соединительных продольных (**коннектив**) и поперечных (**комиссур**) тканей, а также уход ЦНС вглубь.

Нервная система кольчатых червей

У кольчатых червей нет диффузного нервного сплетения, свойственного моллюскам. Их центральный нервный аппарат состоит из «мозга», или надглоточного ганглия, окологлоточных коннектив и пары нервных стволов, лежащих под кишкой и соединяющихся поперечными комиссурами.

У большинства кольцецов нервные стволы полностью ганглионизированы, причем в типичном случае в каждом сегменте тела образуется по одной паре ганглиев. Каждая пара иннервирует свой сегмент (рис. 6).

У примитивных кольцецов брюшные стволы широко расставлены и соединены длинными поперечными комиссурами так, что образуется **«лестничная нервная система»**. У более высокоорганизованных представителей происходит укорочение комиссур и сближение стволов, что ведет, в конце концов, к их слиянию. При этом ЦНС приобретает вид цепочки, которую называют **брюшной нервной цепочкой**.

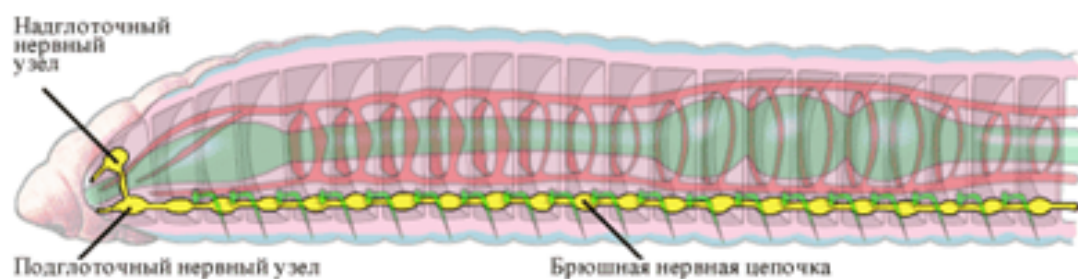


Рис. 6. Лестничная нервная система аннелид.

Нервная система членистоногих

Подобный тип нервного аппарата встречается и у членистоногих. Он расположен глубоко внутри тела и также состоит из «мозга», окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки.

В отличие от кольцецов у членистоногих широко распространена концентрация брюшной нервной цепочки за счет укорочения коннектив и слияния последовательных метамерных ганглиев. Коннективы укорачиваются в той же степени, в какой удлиняются периферические нервы. Этим достигается централизация нервного аппарата – укорочение межцентральных путей. Вряде случаев, характерных для раков и насекомых, ганглии концентрируются лишь в голове и груди. Иннервация брюшка осуществляется длинными периферическими нервами (рис. 7).

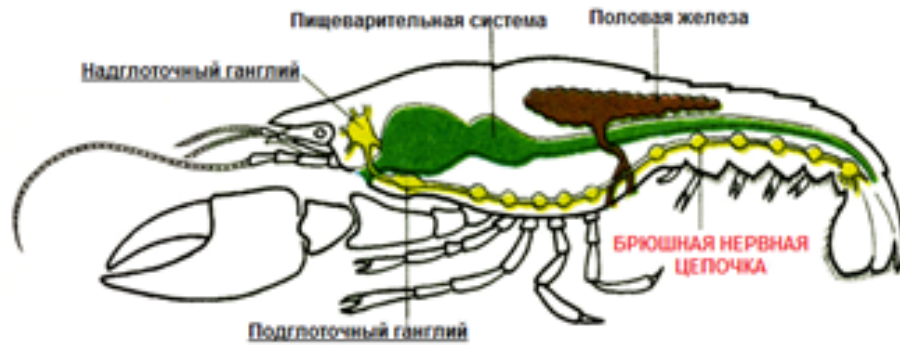


Рис. 7. Окологлоточное кольцо и брюшная нервная цепочка у раков.

В централизованной нервной системе, подобно той, которую имеют головоногие моллюски или членистоногие, механизм быстрого ответа на раздражение осуществляется по типу рефлекторной дуги, в образовании которой участвуют несколько нейронов: чувствительный, промежуточный (ассоциативный) и двигательный.

Какое-либо внешнее раздражение вызывает изменения в воспринимающем органе, что в свою очередь стимулирует чувствительный нейрон, от которого импульс через синапсы попадает на вставочный нейрон, а от него – на двигательный. По аксону двигательного нейрона импульс доходит до мышечного волокна (эффектора), которое отвечает на стимул сокращением (рис. 8).

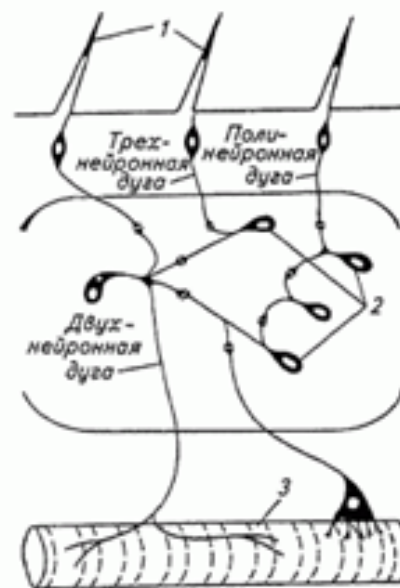


Рис. 8. Рефлекторные дуги насекомых: 1 – рецепторы; 2 – ассоциативные нейроны; 3 – эффектор.

▪ **Нервная система насекомых**

Нервная система насекомых (рис. 9), как и у прочих членистоногих, исходно построена по типу брюшной нервной цепочки, однако может достигать очень высокого уровня развития и специализации.

Центральная нервная система включает «головной мозг» (надглоточный ганглий), подглоточный ганглий и сегментарные ганглии брюшной нервной цепочки, расположенные в туловище.

У насекомых особой сложности достигает **«ГОЛОВНОЙ МОЗГ»** (надглоточный ганглий). Он состоит из трех пар слившихся ганглиев – *протоцеребрума*, *дейтоцеребрума* и *тритоцеребрума*. Наиболее развит протоцеребрум, имеющий несколько центров, в том числе координирующие центры нервной системы. С протоцеребрумом связана пара очень крупных и сложных зрительных долей, иннервирующих сложные глаза. Дейтоцеребрум иннервирует усики, а тритоцеребрум – верхнюю губу (рис. 10).

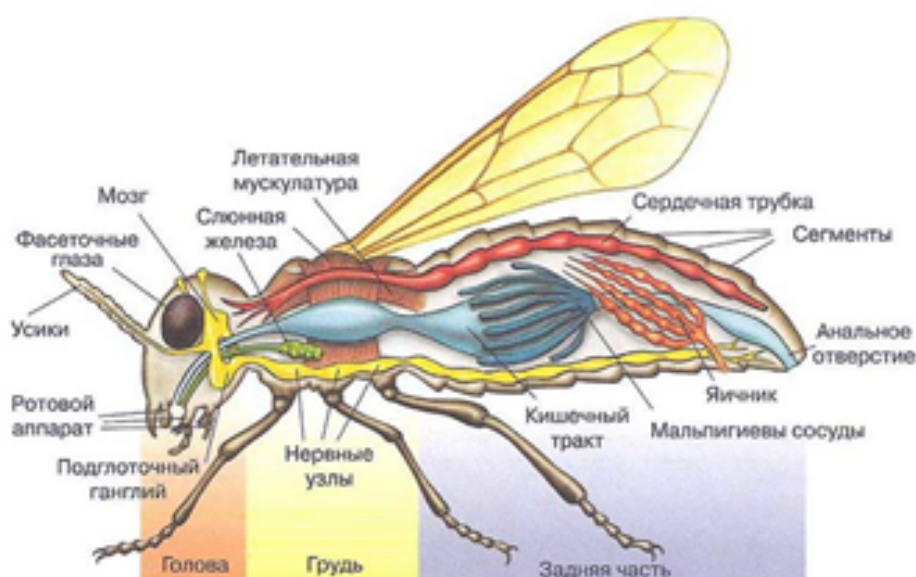


Рис. 9. Нервная система насекомых.

Особенно важными ассоциативными центрами головного мозга считаются «грибовидные тела», располагающиеся в протоцеребруме. Впрочем, сложность структуры характеризует мозг не всех насекомых, а главным образом тех, жизнь которых отличается сложностью и разнообразием жизненных функций. Поэтому мозг развит сложнее всего у общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов. Эта закономерность у них прослеживается даже в пределах одного вида, представленного несколькими «кастами», отличающимися по сложности жизненных отправлений. У рабочих муравьев, например, грибовидные тела развиты значительно сильнее, чем у цариц и самцов.

Брюшная нервная цепочка состоит из сложного подглоточного ганглия, из трех крупных обособленных грудных ганглиев и брюшных ганглиев, количество которых может варьировать. Подглоточный ганглий состоит из трех пар слившихся ганглиев и иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника.

Концентрация нервной системы высших групп насекомых – яркое проявление принципа *олигомеризации* (уменьшения числа гомологичных

органов и частей). Она улучшает нервное управление организмом и в целом способствует повышению морфофизиологического уровня насекомых.

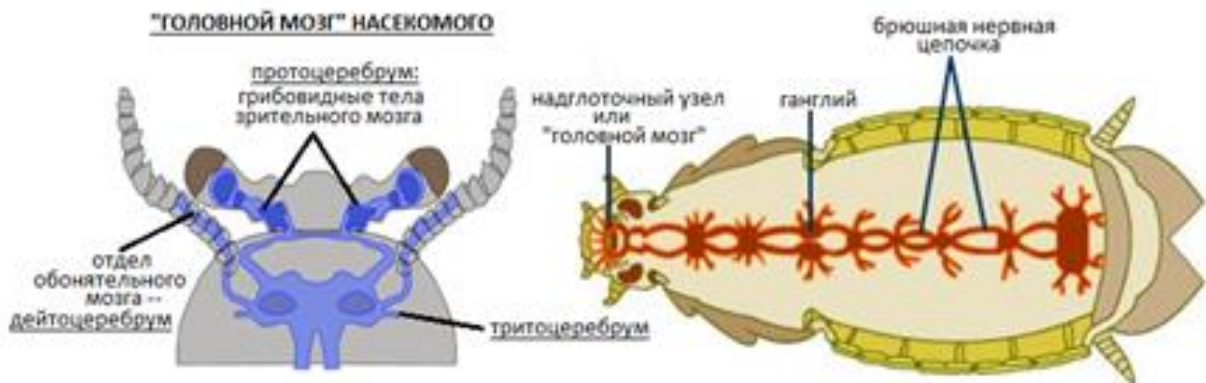


Рис. 10. «Головной мозг» и брюшная нервная цепочка насекомых.

Кроме ЦНС, у насекомых имеются также периферическая и симпатическая нервные системы. С последней связаны эндокринные железы – прилежащие и кардиальные тела.

ТРУБЧАТАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХОРДОВЫХ

У хордовых ЦНС представлена нервной трубкой, проходящей по спинной стороне тела. Передний конец трубки обычно расширен и образует головной мозг.

Дальнейшее совершенствование функций нервной системы, наблюдающееся у хордовых, связано с централизацией нервных узлов. В структуре нервной системы позвоночных животных развиваются специализированные синапсы (рис. 11), а вместе с ними и множественные связи между нервными клетками.

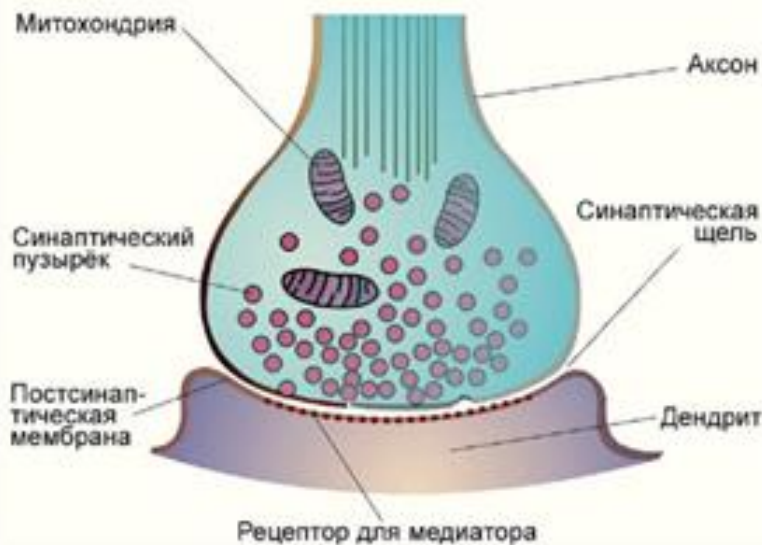


Рис. 11. Связь между нервными клетками через синапс.

Появление многосинаптической связи создало предпосылки для качественно новых форм взаимоотношений между системами организма, а также между организмом и средой.

Такой тип системы обеспечивает наибольшую точность, быстроту и локальность ответных реакций. Для него характерна высшая степень концентрации нервных клеток. Центральная нервная система представлена трубчатым спинным и головным мозгом (рис. 12).

В процессе эволюции усиливалось развитие головных отделов мозга, возрастала их регулирующая роль. В головном мозге высших позвоночных развился новый отдел – **кора больших полушарий**. Она собирает информацию от всех сенсорных и двигательных систем, осуществляет высший анализ и служит аппаратом условно-рефлекторной деятельности, а у человека – органом психической деятельности, мышления.



Рис. 12. ЦНС позвоночных животных, образованная головным и спинным мозгом.

«Платой» за централизацию нервной системы является высокая ее ранимость: повреждение центров приводит, как правило, к нарушению функций организма в целом.

Раздел 2. ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ПОЗВОНОЧНЫХ

У хордовых нервная система формируется на раннем этапе эмбрионального развития из эктодермы. Сначала она закладывается в виде **нервной пластинки** (рис. 13А), которая вскоре прогибается в виде **нервного желобка** (рис. 13Б), а затем, смыкаясь, образует **нервную трубку** (рис. 13В) с полостью внутри (**невроцель**).

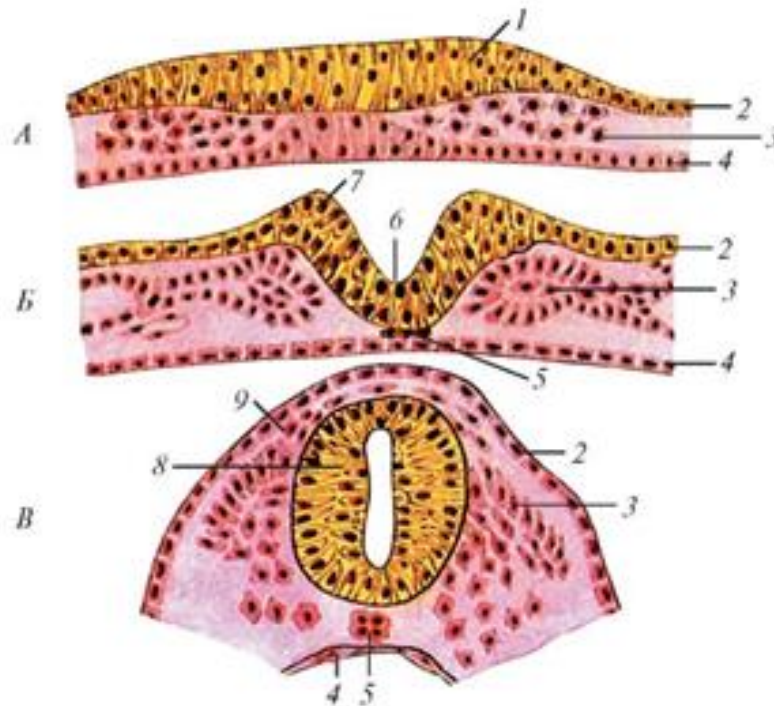


Рис. 13. Ранние стадии развития нервной системы человека. Формирование нервной трубки: А – нервная пластинка; Б – нервный желобок; В – нервная трубка. 1 – нервная пластинка; 2 – эктодерма; 3 – мезодерма; 4 – энтодерма; 5 – хорда; 6 – нервный желобок; 7 – нервный валик; 8 – нервная трубка; 9 – ганглиозная пластинка.

У бесчерепных (**ланцетники**) нервная трубка с полостью внутри представляет центральную нервную систему (ЦНС) и тянется вдоль тела над хордой (рис. 14).

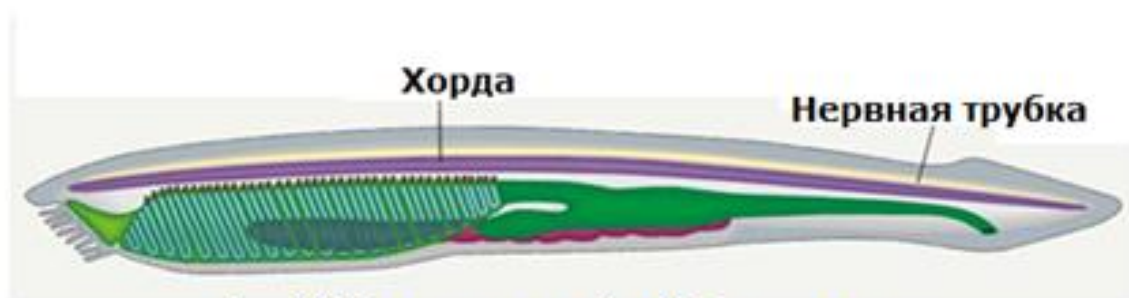


Рис. 14. Нервная трубка над хордой у ланцетника.

Разделение на мозговой и спинной отделы отсутствует, но головная и спинная части нервной трубки имеют различное строение и выполняют разные функции. Невроцель в головном отделе немного расширяется. Это расширение считается зачатком мозгового желудочка (мозгового пузыря).

В каждом сегменте от нервной трубки отходят по две пары нервов, которые образуют периферическую нервную систему. Отличие ланцетников (как и всех бесчерепных) от высших хордовых животных заключается в том, что спинные и брюшные корешки не объединены в единый нерв.

У **позвоночных** (черепных) на ранних этапах развития нервная трубка, дифференцируясь, образует головной и спинной мозг. Головной мозг возникает в виде вздутий на переднем конце нервной трубки – **мозговых пузырях**. Сначала их закладывается **три**, а затем **пять** (рис. 15):

- первичный передний мозг – *prosencephalon*;
- первичный средний мозг – *mesencephalon*;
- первичный задний мозг – *rhombencephalon*.



ЭМБРИОН - 3 недели



ЭМБРИОН - 7 недель



Рис. 15. Формирование отделов головного мозга из мозговых пузырей.

Большую роль в эволюции нервной системы играют органы чувств. Именно концентрация органов чувств на переднем конце тела обусловила прогрессивное развитие головного отдела нервной трубки. Полагают, что передний мозговой пузырь сформировался под влиянием обонятельного, средний – зрительного, а задний – слухового рецепторов.

В нервной трубке есть полость – **неврощель**, которая в ходе образования пяти мозговых пузырей формирует расширения – **мозговые желудочки**. Полость переднего мозга носит название боковых желудочков (**первый и второй желудочки мозга**), промежуточного – **третий желудочек**, продолговатого мозга – **четвертый желудочек**, среднего мозга – **силвиев водопровод**. Задний мозг полости не имеет.

В каждом отделе мозга различают **дно** – основание и **крышу** – мантия. Крышу составляют части мозга, лежащие над желудочками, а дно – под желудочками.

Вещество мозга неоднородно, представлено серым и белым веществом. **Серое вещество** – это скопление тел нейронов с дендритами (короткими отростками) в нейроглии. **Белое вещество** образовано аксонами (длинными отростками нейронов), покрытыми жироподобным веществом (**миелиновой оболочкой**), которое придает веществу мозга белый цвет. Слой серого вещества на поверхности крыши любого отдела мозга называется **корой**.

В дальнейшем первичный передний мозговой пузырь делится на два отдела, из которых развиваются **передний, или конечный мозг** (*telencephalon*), образующий у позвоночных большие полушария, и **промежуточный мозг** (*diencephalon*). Канал, проходящий внутри нервной трубки, в области конечного мозга образует расширение в виде **первого и второго желудочков мозга**, а в области промежуточного мозга – полость, называемую **третьим желудочком**.

Из первичного среднего мозгового пузыря развивается **средний мозг** (*mesencephalon*), полость которого у высших позвоночных имеет вид узкого канала, так называемого **силвиева водопровода**, соединяющего третий желудочек с лежащим дальше четвертым желудочком.

Первичный задний мозг дифференцируется на два отдела: из переднего развивается **мозжечок и варолиев мост** – **задний мозг** (*metencephalon*), а из заднего отдела – **продолговатый мозг** (*myelencephalon*). Полость последнего называется **четвертым желудочком**, или ромбовидной ямкой, и продолжается непосредственно в канал спинного мозга.

Таким образом, у всех позвоночных головной мозг состоит из пяти отделов, расположенных в одной и той же последовательности: передний, промежуточный, средний, задний (варолиев мост и мозжечок) и продолговатый. Однако, степень их развития неодинакова у представителей различных классов. Эти различия обусловлены филогенезом.

Выделяют **три типа головного мозга**: **ихтиопсидный** (у рыб и земноводных), **зауропсидный** (у пресмыкающихся и птиц) и **маммальный** (у млекопитающих).

Кроме того, мозг **НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ** (классы: хрящевые рыбы, костные рыбы и земноводные) отличается по строению (рис. 16) от мозга **ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ** (классы: пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие).

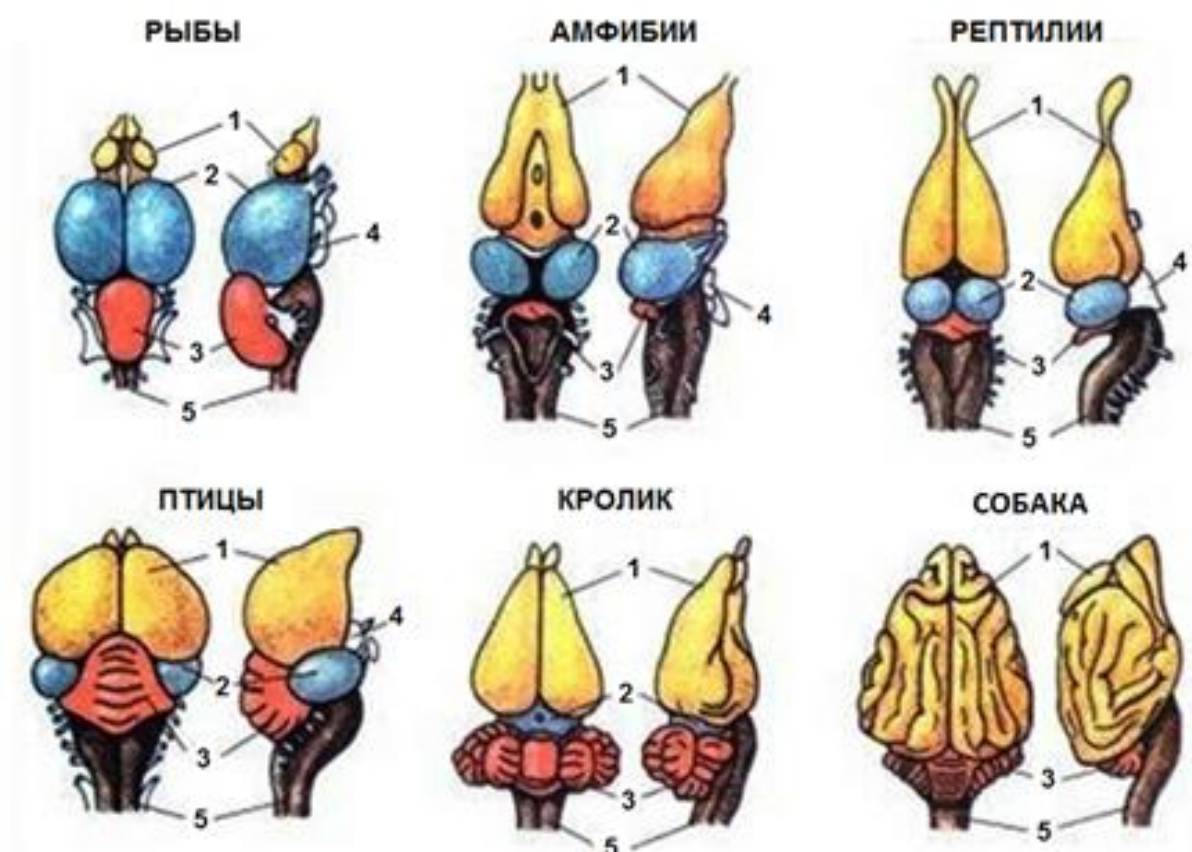


Рис. 16. Отделы головного мозга позвоночных животных: 1 – передний мозг; 2 – средний мозг; 3 – мозжечок; 4 – промежуточный мозг; 5 – продолговатый мозг.

Для мозга высших позвоночных характерны:

- 1) наличие коры в переднем мозге в разной степени развития;
- 2) формирование изгиба при переходе продолговатого мозга в спинной;
- 3) отхождение 12 пар черепно-мозговых нервов.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ КОСТНЫХ РЫБ (НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

1. Передний мозг, или конечный, меньше других отделов мозга (рис. 17), имеет примитивное строение. Основную массу мозга составляют **полосатые тела** (*corpora striata*) – нейроны, расположенные на дне мозга,

над ними располагается тонкая мантия (крыша), которая не содержит нервных клеток, а образована эпителием.

Между полосатыми телами и мантией лежит один общий желудочек переднего мозга.

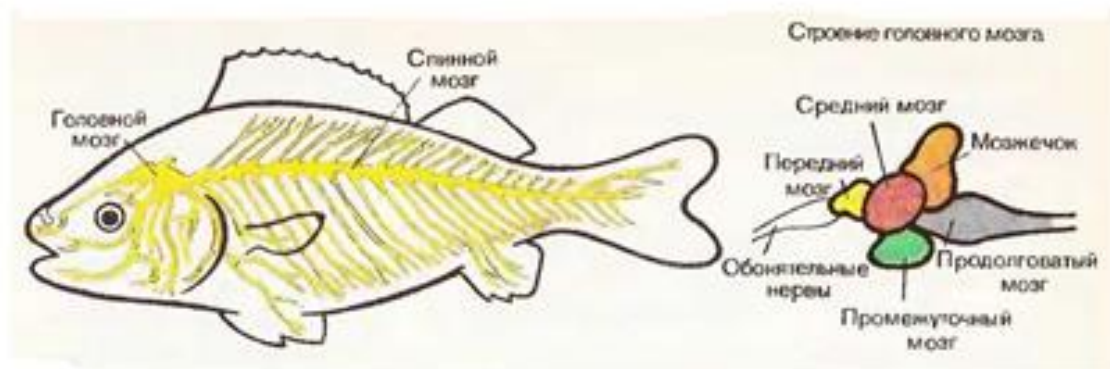


Рис. 17. Головной мозг костной рыбы.

В передней стенке переднего мозга развиваются парные обонятельные доли (луковицы), связанные обонятельными нервами с органом обоняния, расположенным в ноздрях. У низших позвоночных передний мозг представляет собой отдел нервной системы, обслуживающий только обонятельный анализатор. Он является высшим обонятельным центром (рис. 18).

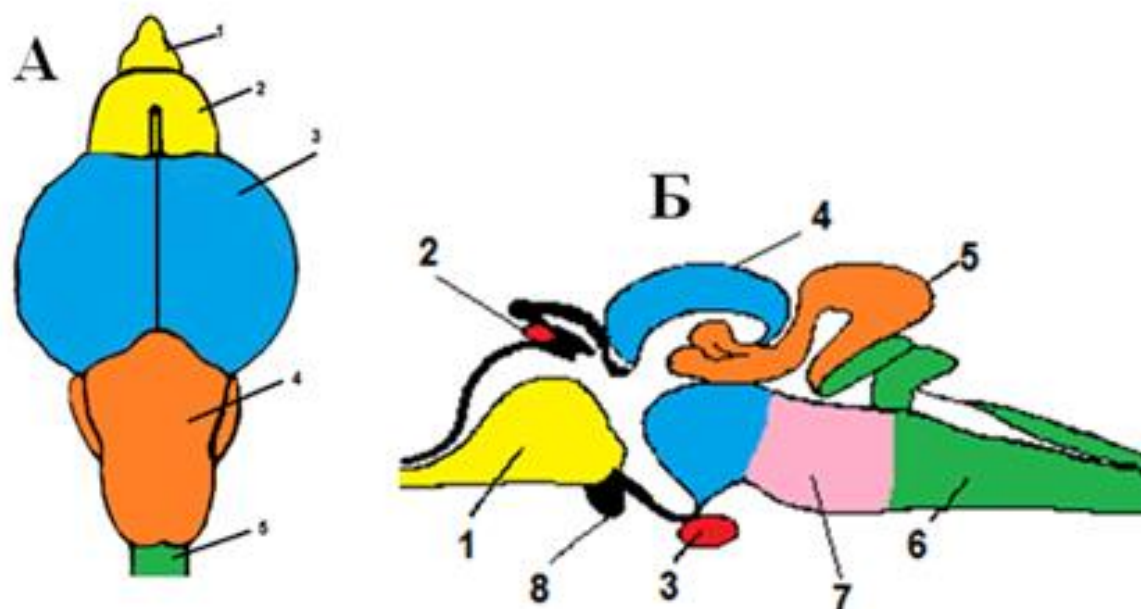


Рис. 18. Отделы головного мозга костной рыбы. А – продольный срез: 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – средний мозг, 4 – мозжечок, 5 – продолговатый мозг. Б – поперечный срез: 1 – передний мозг, 2 – эпифиз, 3 – гипофиз, 4 – зрительные доли среднего мозга, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг, 7 – варолиев мост, 8 – промежуточный мозг.

2. Промежуточный мозг имеет небольшой размер, состоит из **эпиталамуса** (надбугровой области), **таламуса** (зрительных бугров) и **гипоталамуса** (подбугровой области), которые характерны для всех позвоночных, хотя степень их выраженности варьирует.

Особую роль в эволюции промежуточного мозга играет **таламус** (*thalamus*), в котором выделяют **вентральную** и **дорсальную** части. В дальнейшем у позвоночных в ходе эволюции размеры вентральной части таламуса уменьшаются, а дорсальной увеличиваются. Для низших позвоночных характерно превалирование вентрального таламуса.

Под вентральным таламусом располагается **гипоталамус** (*hypothalamus*), который анатомически и функционально тесно связан с эндокринной железой – **гипофизом**. Снизу гипоталамус образует **полый стебелек** – **воронку**, которая переходит в **нейрогипофиз**, соединенный с **аденогипофизом**. Гипоталамус вместе с гипофизом играет основную роль в **нейрогуморальной регуляции** организма.

Эпиталамус (*epithalamus*) расположен в дорсальной части промежуточного мозга. Он не содержит нейронов и связан с **эпифизом** (эндокринной железой). Эпиталамус вместе с эпифизом составляет систему **нейрогормональной регуляции** суточной и сезонной активности животных.

3. Средний мозг является наиболее крупным отделом мозга у рыб. Он хорошо развит, его крышу образуют **две зрительные доли** (**двухолмие**), в которых заканчиваются волокна зрительных нервов (рис. 19).

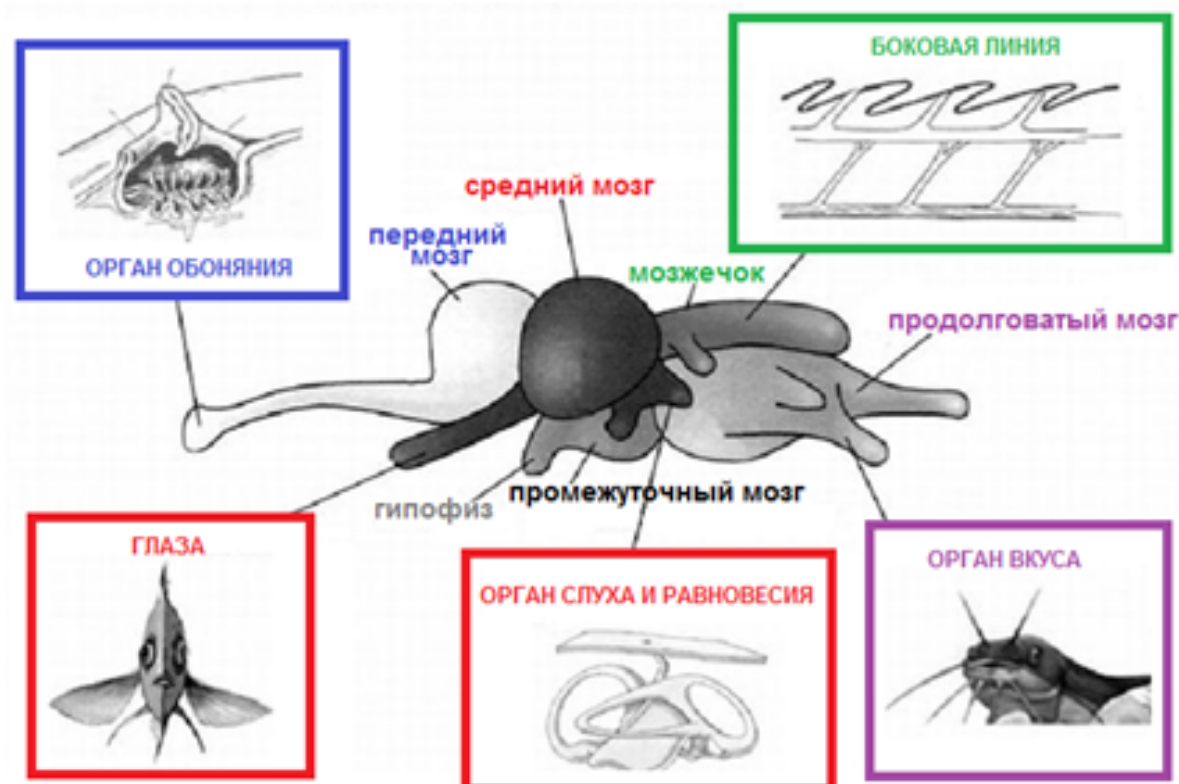


Рис. 19. Связь между органами чувств и отделами головного мозга костной рыбы.

Средний мозг сложился как первичный зрительный и сейсмочувствительный (от греч. «seismos» – колебание) центр, последний связан с боковой линией. В среднем мозге сосредоточены зрительные и слуховые центры. Кроме того, он является высшим интегративным и координирующим центром головного мозга, приближаясь по своему значению к большим полушариям переднего мозга высших позвоночных. Такой тип мозга, где высшим интегративным центром является средний мозг, называется **ихтиопсидным**.

4. Мозжечок – центр координации движений и тонуса мышц. У рыб он хорошо развит и может составлять до 15 % от всей массы головного мозга, поскольку их движения отличаются большим разнообразием.

5. Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга и в целом повторяет его строение. Границей между продолговатым и спинным мозгом считают то место, где центральный канал спинного мозга на поперечном сечении принимает вид круга. При этом полость центрального канала расширяется, образуя желудочек мозга. Рядом с ним находится скопление нервных клеток в виде ядер. От них берет начало большинство черепно-мозговых нервов.

Рефлекторная деятельность продолговатого мозга очень разнообразна. В нем находятся: дыхательный центр, центр регуляции сердечно-сосудистой деятельности, через ядра блуждающего нерва осуществляется регуляция процессов пищеварения и других органов.

Продолговатый мозг плавно, без резкой границы переходит в спинной мозг.

У рыб от головного мозга отходит **10 пар черепно-мозговых нервов**. Все отделы мозга расположены в одной плоскости (у акул имеется изгиб в области среднего мозга).

ГОЛОВНОЙ МОЗГ ЗЕМНОВОДНЫХ, или АМФИБИЙ (НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

У амфибий имеется ряд прогрессивных изменений в головном мозге, что связано с переходом к наземному образу жизни, где условия по сравнению с водной средой более разнообразны и характеризуются непостоянством действующих факторов. Это привело к прогрессивному развитию органов чувств и соответственно – прогрессивному развитию головного мозга (рис. 20).

1. Передний мозг амфибий в сравнении с рыбами значительно крупнее, в нем появились два полушария, разделенных щелью, и два желудочка. Спереди от переднего мозга лежат крупные обонятельные луковицы. Они слабо отграничены от полушарий и у бесхвостых амфибий срастаются между собой по средней линии. Поступающие из обонятельных луковиц сигналы анализируются в переднем мозге, который по существу является высшим обонятельным центром.

Крыша переднего мозга (мантия) образована **первичным мозговым сводом**, в котором находятся нервные волокна (**белое вещество**), а в глубине, под мантией, лежат нервные клетки. На дне переднего мозга в области желудочков имеются скопления нейронов (**серое вещество**) – **полосатые тела**.

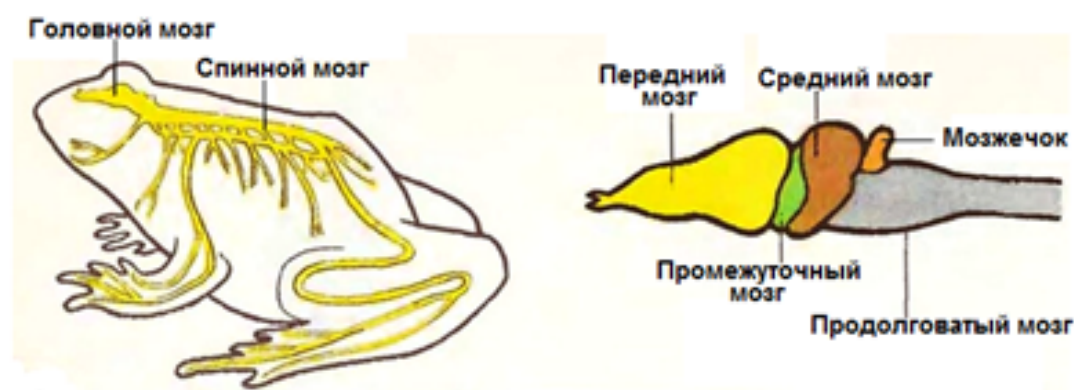


Рис. 20. Головной мозг амфибий.

2. **Промежуточный мозг**, так же как и у рыб, образован зрительными буграми (*thalamus*) и подбугровой областью (*hypothalamus*) с хорошо развитыми верхним мозговым придатком – эпифизом и нижним мозговым придатком – гипофизом (рис. 21).

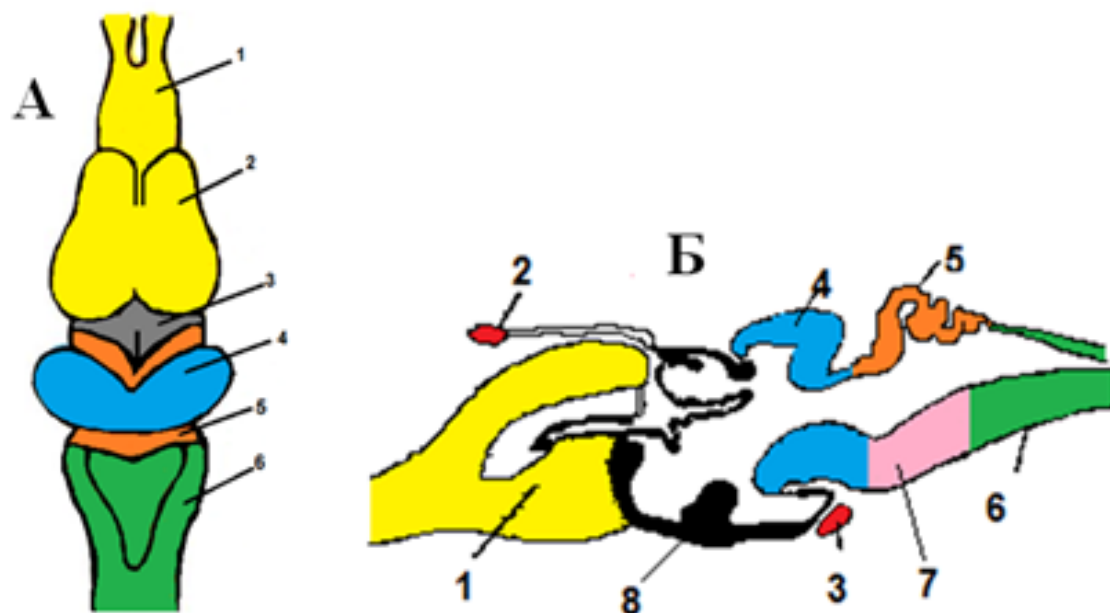


Рис. 21. Отделы головного мозга земноводных. А – продольный срез: 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – промежуточный мозг, 4 – средний мозг, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг.

Б – поперечный срез: 1 – два полушария переднего мозга, 2 – эпифиз, 3 – гипофиз, 4 – зрительные доли среднего мозга, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг, 7 – варолиев мост, 8 – промежуточный мозг.

3. Средний мозг – наиболее крупный отдел головного мозга у амфибий, но имеет относительно меньший объем, чем у рыб. Представлен двухолмием, или зрительными долями в виде двух полусфер. Является высшим интегративным центром, где происходит анализ получаемой информации и вырабатываются ответные импульсы, т.е. для амфибий, как и для рыб, характерен **ихтиопсидный тип мозга**.

4. Мозжечок расположен за зрительными долями, у большинства хвостатых и бесхвостых амфибий небольших размеров и имеет вид поперечного валика у переднего края ромбовидной ямки продолговатого мозга. Слабое развитие мозжечка отражает несложную моторную координацию земноводных.

5. Продолговатый мозг содержит скопление нервных клеток в виде ядер, от которых берет начало большинство черепно-мозговых нервов.

У земноводных от головного мозга, так же как и у рыб, отходит **10 пар черепно-мозговых нервов**. Все отделы мозга расположены в одной плоскости.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ, или РЕПТИЛИЙ (ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

В связи с окончательным выходом на сушу и более активной жизнедеятельностью все отделы мозга пресмыкающихся достигают более прогрессивного развития.

1. Передний мозг рептилий значительно больших размеров, чем у земноводных и имеет более сложное строение; у них возрастает способность к образованию условных рефлексов, быстрее устанавливаются новые связи с внешней средой и они лучше своих предков могут приспосабливаться к изменениям среды.

Передний мозг состоит из двух полушарий, которые разрастаясь назад, прикрывают промежуточный мозг за исключением эпифиза и теменного органа (рис. 22). Увеличение переднего мозга происходит в основном за счет полосатых тел (скопления нейронов), располагающихся в области дна боковых желудочков. Они выполняют роль высшего интегративного центра, обеспечивая анализ поступающей в передний мозг информации и выработку ответных реакций. Таким образом, передний мозг перестает быть только обонятельным центром. Такой тип строения головного мозга, где высшими регуляторными центрами являются подкорковые структуры переднего мозга – **полосатые тела (стриатум)**, называется **зауропсидным**.

Мантия (крыша) остается тонкой, но в ней происходят важные преобразования. В обоих полушариях крыши переднего мозга впервые в эволюции появляется по два островка серого вещества (**зачатки коры**) – один из них располагается на медиальной, а другой на латеральной стороне полушарий (рис. 23). Функционально значимым является только медиальный островок, который представляет собой высший обонятельный центр. В целом

островки коры имеют примитивное строение и называются **старой корой (архикортекс)**. Большинство авторов считают островки коры однослойными, хотя у крокодилов можно выделить два и даже три слоя.

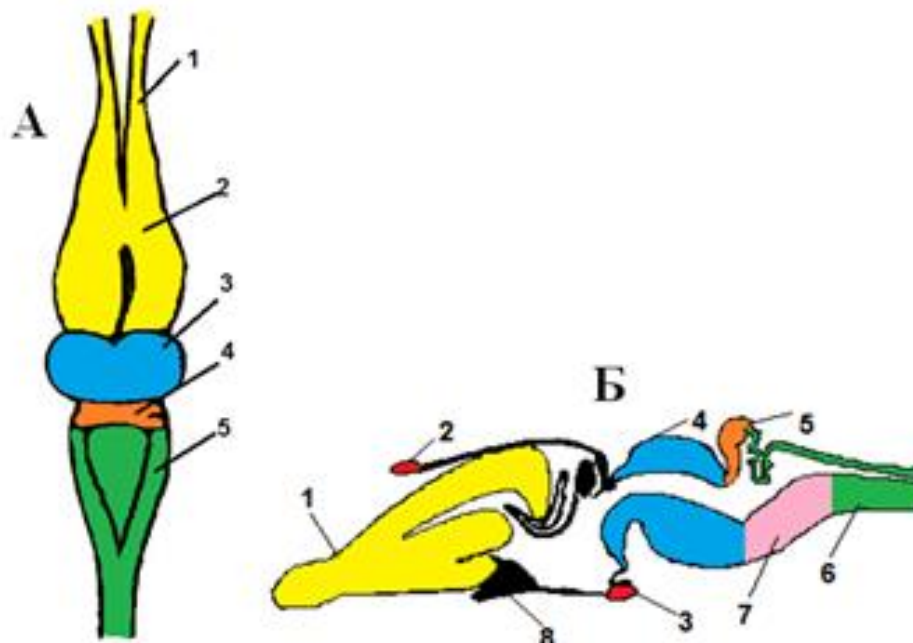


Рис. 22. Головной мозг пресмыкающихся. А – продольный срез: 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – средний мозг, 4 – мозжечок, 5 – продолговатый мозг.
 Б – поперечный срез: 1 – большие полушария, 2 – эпифиз, 3 – гипофиз, 4 – зрительные доли среднего мозга, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг, 7 – варолиев мост, 8 – промежуточный мозг.

Связанные с передним мозгом обонятельные доли хорошо развиты. У одних видов они занимают сидячее положение, но чаще дифференцированы на луковицу и стебель.

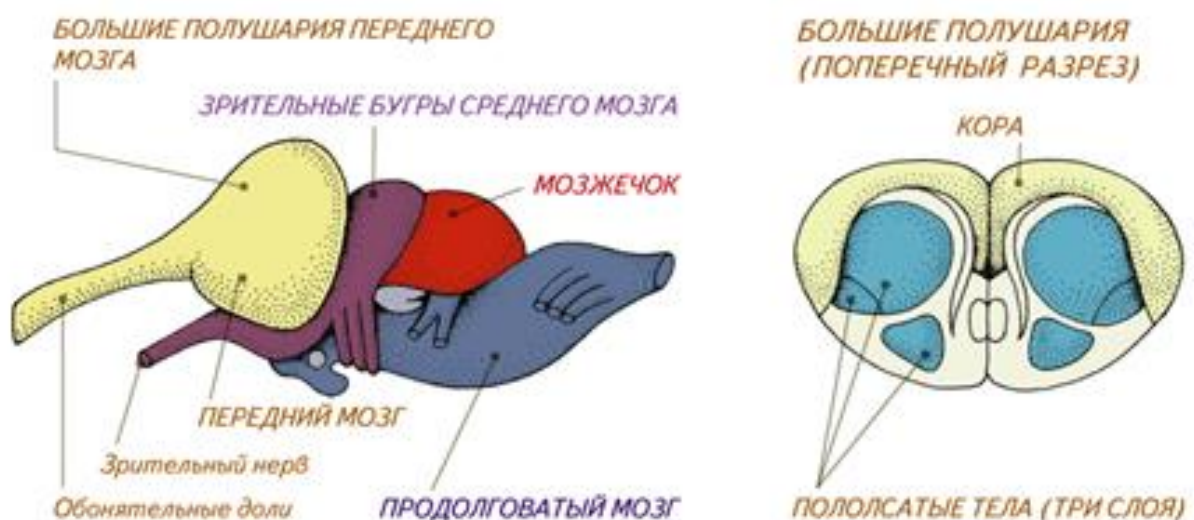


Рис. 23. Зачатки коры больших полушарий в головном мозге рептилий.

Исследование переднего мозга рептилий имеет важное значение для эволюционной нейробиологии, т.к. они являются ключевой точкой в эволюции позвоночных животных, начиная от которой развитие переднего мозга пошло по двум принципиально разным направлениям: по **стриатному пути** с преимущественным развитием подкорковых структур к птицам и по **кортикальному пути** с преимущественным развитием корковых структур к млекопитающим.

2. Промежуточный мозг образован зрительными буграми (*thalamus*) и подбугровой областью (*hypothalamus*). На тонкой крыше имеет два пузырьвидных образования, одно из которых располагается впереди и называется теменным, или **парапинеальным органом**, а второе позади – это эпифиз (пинеальная железа). Парапинеальный орган выполняет светочувствительную функцию, и поэтому его еще называют **теменным, или «третьим глазом»**, хорошо развит у ящериц. По сути парапинеальный орган и эпифиз составляют тандем, который является регулятором суточной активности животных. Однако теменной орган встречается не у всех рептилий. В таких случаях механизм регуляции суточной активности будет другой: информация о длине светового дня поступает не от парапинеального органа, а от зрительной системы.

С вентральной стороны промежуточного мозга находится гипофиз.

3. Средний мозг теряет значение высшего интегративного центра, в связи, с чем его размеры уменьшаются. Хотя этот отдел мозга продолжает оставаться довольно большим и иметь вид двуххолмия. Это центр зрительных восприятий, приобретающий большое значение для наземных животных.

4. Мозжечок имеет вид полукруглой пластинки, развит слабо, но лучше, чем у амфибий, в связи с усложнением координации движений.

5. Продолговатый мозг при переходе в спинной образует **резкий изгиб** в вертикальной плоскости, характерный для высших позвоночных животных. От его ядер берут начало черепно-мозговые нервы.

У рептилий от головного мозга отходит **12 пар черепно-мозговых нервов**.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ ПТИЦ (ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

Птицы являются высокоспециализированной группой позвоночных, приспособившихся к полету. Будучи физиологически близкими к рептилиям, птицы имеют головной мозг во многом сходный с таковым у пресмыкающихся, хотя головной мозг птиц отличается рядом прогрессивных черт, что обусловило более сложное и разнообразное их поведение. У них головной мозг довольно крупный. Если у рептилий его масса примерно равна массе спинного мозга, то у птиц он всегда больше. Мозговые изгибы резко выражены.

1. Передний мозг развит хорошо, полушария имеют значительную величину и по существу прикрывают все отделы головного мозга за исключением мозжечка (рис. 24). Благодаря этому средний мозг не виден сверху, хотя и хорошо развит.

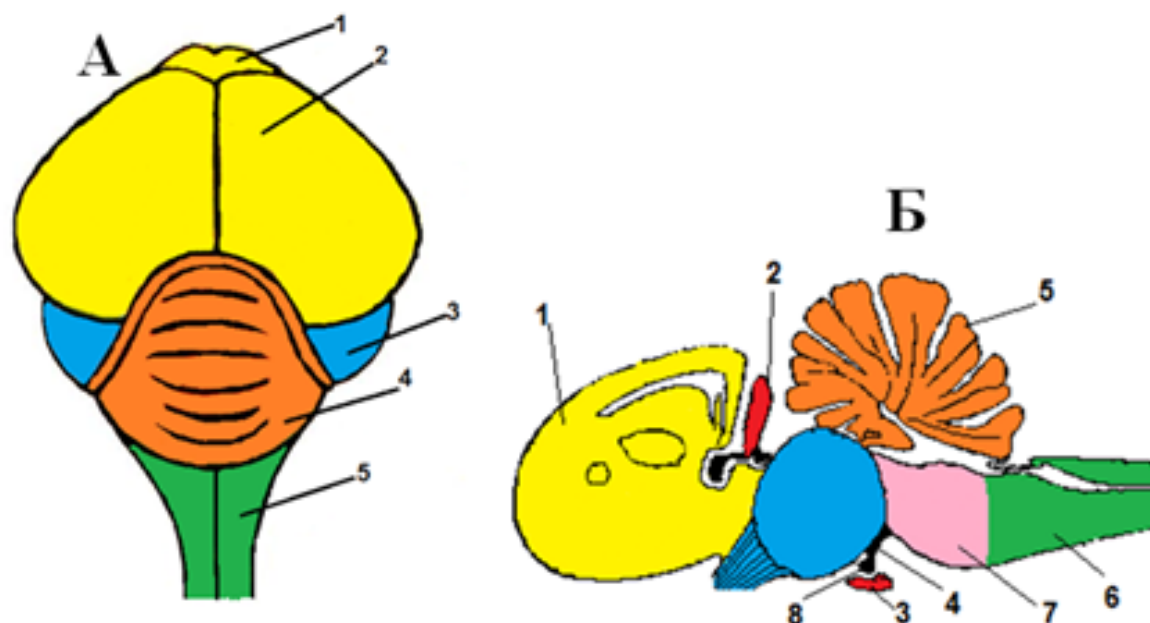


Рис. 24. Головной мозг птиц. А – продольный срез: 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – средний мозг, 4 – мозжечок, 5 – продолговатый мозг.
 Б – поперечный срез: 1 – большие полушария, 2 – эпифиз, 3 – гипофиз, 4 – зрительные доли среднего мозга, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг, 7 – варолиев мост, 8 – промежуточный мозг.

Крыша переднего мозга развита слабо, имеет небольшую толщину. Кора не получает дальнейшего развития, даже подвергается обратному развитию – исчезает латеральный участок коры и сохраняются только медиальные островки коры (рис. 25), которые выполняют функцию высшего обонятельного центра. Они оттесняются к перемычке между полушариями и носят название **гиппокампа**.

Увеличение размеров переднего мозга происходит за счет дна, где располагаются крупные полосатые тела (**стриатум**), являющиеся ведущим отделом головного мозга. То есть у птиц сохраняется **зауропсидный тип головного мозга**.

Верхняя область стриатума – **гиперстриатум** – отвечает за интеллектуальное развитие птицы, причем замечено, что чем сильнее у птицы развита эта мозговая область, тем более совершенные формы поведения она способна демонстрировать (самым развитым гиперстриатумом отличаются волнистые попугаи, канарейки, вороны). Удаление этого участка мозга провоцирует ухудшение способности птиц к обучению, а также запоминанию и узнаванию.

Обонятельные доли очень малы, так как обоняние теряет ведущее значение, и тесно примыкают к переднему мозгу.

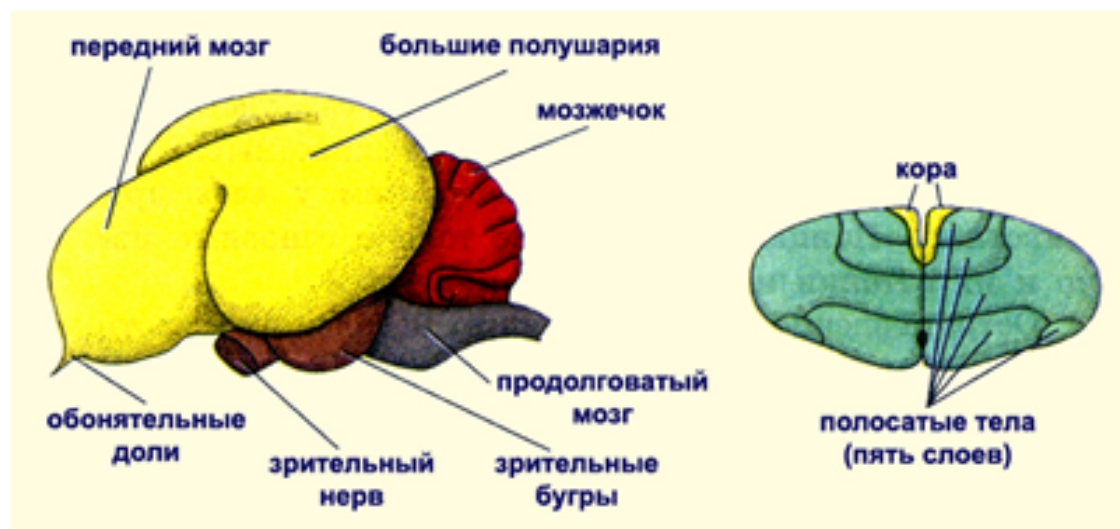


Рис. 25. Медиальные островки коры больших полушарий в головном мозге птиц.

2. Промежуточный мозг мал, прикрыт полушариями переднего мозга. С дорсальной стороны прилежит только эпифиз, а парапинеальный орган («третий глаз») исчезает в позднем эмбриональном периоде. Информация о длине светового дня поступает не от парапинеального органа, а непосредственно от зрительной системы. В таламусе наиболее развит дорсальный отдел, который является «воротами» от органов чувств к переднему мозгу. Под ним расположен гипоталамус, связанный с гипофизом, который у птиц хорошо развит. Гипоталамус играет основную роль в гормональной регуляции организма, поддержании гомеостаза, полового и пищевого поведения.

3. Средний мозг довольно большой, за счет крупных зрительных долей (двухолмие), что обусловлено ведущей ролью зрения в жизни птиц.

4. Мозжечок крупный и его строение усложняется. Спереди он соприкасается с задними краями полушарий переднего мозга, а сзади прикрывает значительную часть продолговатого мозга. В мозжечке различают среднюю часть (**червь**) и боковые выступы. Червь испещрен характерными поперечными бороздками. Относительно сложное строение мозжечка обусловлено сложными движениями, требующими высокой координации во время полета.

5. Продолговатый мозг относительно небольшой, содержит скопление тел нейронов в виде ядер, от которых берут начало черепно-мозговые нервы с 9 по 12 пары. Нижняя сторона продолговатого мозга еще в большей степени, чем у рептилий, образует **изгиб вниз**, а в области промежуточного мозга имеется изгиб вверх.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

1. Передний мозг – это наиболее крупный отдел головного мозга, который достигает особенно больших размеров, прикрывая остальные отделы мозга (рис. 26). Увеличение относительных размеров переднего мозга млекопитающих связано, прежде всего, с разрастанием его крыши, а не полосатых тел, как у птиц.

Высшие интегративные центры из подкорковых структур перемещаются в кору больших полушарий – **маммальный тип головного мозга**.

Мозговой свод (крыша) образован серым веществом, именуемым **корой**. Последняя представляет собой комплекс, состоящий из древнего плаща (*paleopallium*), старого (*archipallium*) и нового плаща (*neopallium*).

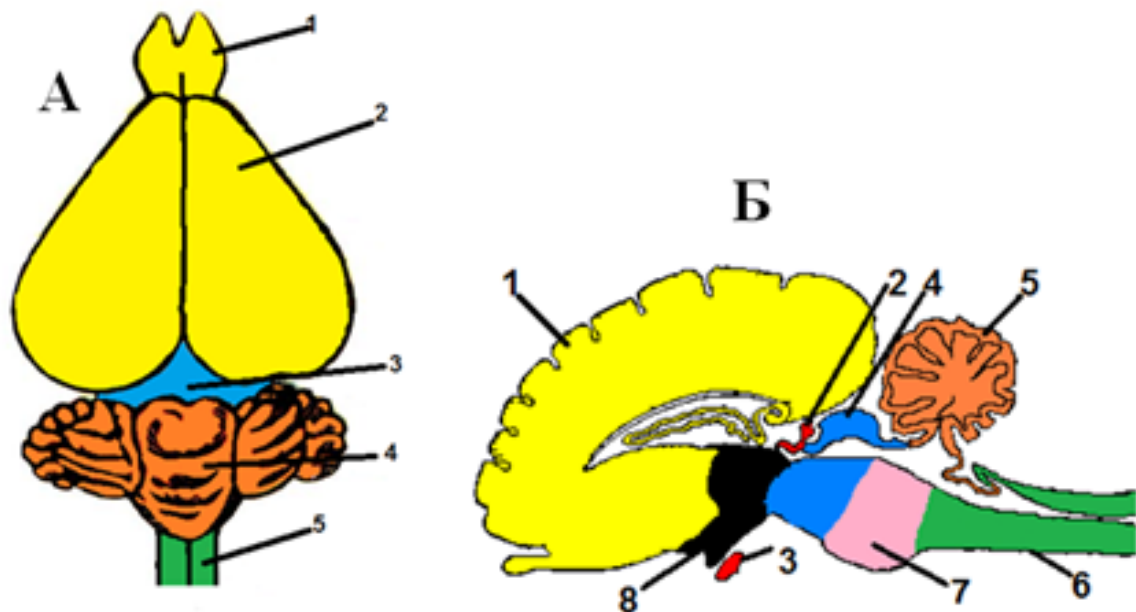


Рис. 26. Головной мозг млекопитающего (кролика). А – продольный срез: 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – средний мозг, 4 – мозжечок, 5 – продолговатый мозг.

Б – поперечный срез: 1 – большие полушария, 2 – эпифиз, 3 – гипофиз, 4 – зрительные доли среднего мозга, 5 – мозжечок, 6 – продолговатый мозг, 7 – варолиев мост, 8 – промежуточный мозг.

Старая кора (*архикортекс*, она же *старый плащ*, или *архипаллиум*) филогенетически более молодая, чем **древняя кора** (*палеокортекс*, она же *древний плащ*, или *палеопаллиум*), но в то же время эволюционно более древняя, чем **новая кора** (*неокортекс*, она же *новый плащ*, или *неопаллиум*).

Древняя кора (*палеокортекс*) имеет отношение к обонятельным функциям: обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельные бугорки. Это филогенетически наиболее ранняя часть коры, занимающая

смежные участки лобной и височной долей на нижней и медиальной поверхностях полушарий.

Старая кора (*архикортекс*) включает участки медиальной поверхности вокруг мозолистого тела: поясная извилина, гиппокамп (или аммонов рог), миндалевидное тело.

Старый плащ, или старая кора, располагается медиально. Древний плащ, или древняя кора, занимает латеральное положение (рис. 27). Новый плащ занимает промежуточное положение, располагаясь между старым и древним плащами. Новый плащ обычно называют *неокортексом* (новая кора) и именно из него в основном и состоит полушария переднего мозга.

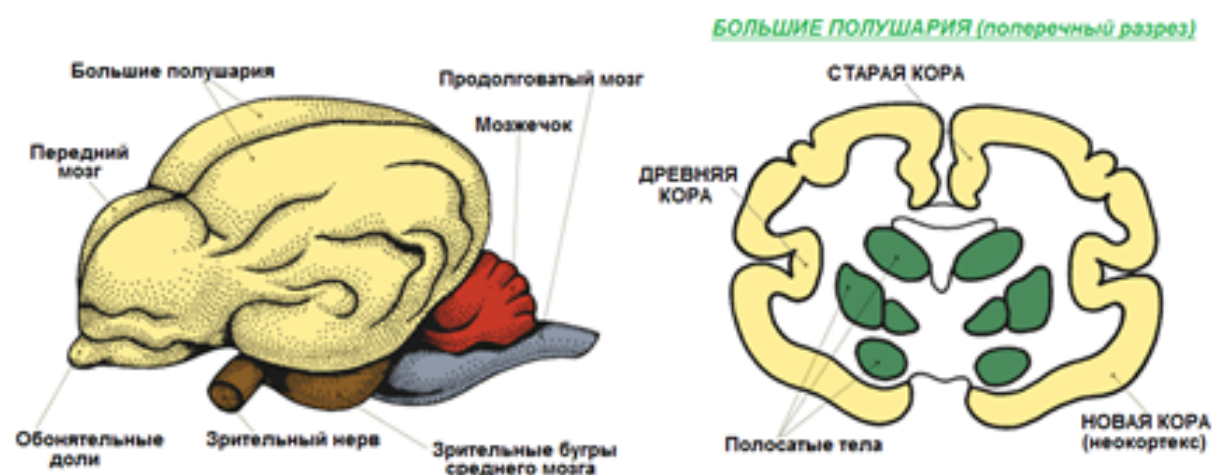


Рис. 27. Развитие переднего мозга млекопитающих за счет коры больших полушарий.

Старая и древняя части коры больших полушарий у млекопитающих вместе составляют **аллокортекс** («атипичную» кору) и входят в состав **лимбической системы** мозга. Различие между «атипичной» корой и «типичной» корой больших полушарий, или **изокортексом** (неокортексом), проводится на основании их цитоархитектоники и гистологического строения.

Изокортекс во взрослом, дифференцированном состоянии имеет чётко различимые *пять* (у низших млекопитающих) или *шесть* (у высших млекопитающих, включая приматов и человека) слоёв, состоящих из разных типов клеток. В то же время аллокортекс («атипичная кора») млекопитающих имеет более простое и «атипичное» гистологическое строение, и состоит всего из *трёх*, а в некоторых местах даже из *двух*, слоёв коры.

Поверхность полушарий переднего мозга может быть гладкой (лисэнцефальной) или складчатой (с бороздами и извилинами (рис. 28)). Площадь коры у наиболее высокоорганизованных млекопитающих (приматов, хищных, ластоногих, китообразных и др.) значительно увеличивается за счет борозд и извилин.

Кроме того, независимо от этого в полушариях выделяют от 4 до 5 долей. Принцип деления переднего мозга на доли основывается на топографии определенных борозд и извилин. Разделение на доли в

лисенцефальном (гладком) мозге носит условный характер. Обычно выделяют *теменные доли, височные, затылочные* и *лобные*, а у высших приматов и человека еще и пятую долю, которая называется *островком*. Он образуется в эмбриональном периоде за счет разрастания височной доли на вентральную сторону полушарий.



Рис. 28. Поверхность полушарий переднего мозга: А – гладкая; Б – складчатая.

У разных видов млекопитающих абсолютный и относительный размеры переднего мозга весьма варьируют. Главная особенность переднего мозга – значительное развитие коры полушарий, которая собирает всю сенсорную информацию от органов чувств, производит высший анализ и синтез этой информации и становится аппаратом тонкой условно-рефлекторной деятельности, а у высокоорганизованных млекопитающих еще и психической деятельности.

Различные участки коры больших полушарий являются не только специализированными зонами обработки информации, поступающей от различных органов чувств. Выделяют **сенсорные и моторные зоны**. Последние формируют нисходящие пути нервных волокон к стволу головного мозга и спинномозговым двигательным ядрам. Между чувствительными и двигательными зонами коры располагаются **интегративные участки**, которые объединяют входы сенсорных и моторных областей коры и предопределяют выполнение специализированных видоспецифических функций. Кроме этого, имеются **ассоциативные зоны коры**, не связанные с конкретными анализаторами. Они представляют собой надстройку над остальными участками коры, обеспечивая мыслительные процессы и хранение видовой и индивидуальной памяти.

Спереди от больших полушарий у большинства млекопитающих (кроме китообразных, приматов и, в том числе, человека) расположены крупные обонятельные доли, что связано с большим значением обоняния в жизни зверей.

Особенности переднего мозга человека. У человека неокортекс («новая кора»), он же изокортекс («типичная кора») составляет более 90% всей поверхности коры больших полушарий, имеет шестислойное строение и характеризуется наличием пирамидных клеток, которые отсутствуют в мозге других позвоночных. Особенно крупные пирамидные клетки (*клетки Беца*) находятся в двигательной зоне коры. Их аксоны передают нервные импульсы двигательным нейронам спинного мозга и мотонейронам двигательных ядер черепно-мозговых нервов.

У человека большую часть старой коры составляет обонятельная кора.

Для переднего мозга млекопитающих и человека характерна функциональная асимметрия (рис. 29). У человека она выражается в том, что правое полушарие отвечает за образное мышление, левое – за абстрактное. Кроме того, в левом полушарии находятся центры устной и письменной речи.



Рис. 29. Межполушарная асимметрия.

На стадии формирования мозга древнейших гоминид областью, куда было направлено действие естественного отбора, явилась кора и, прежде всего, следующие ее отделы: нижнетеменная, нижняя лобная и височнотемная области. Преимущество выживания получили те индивиды, а затем и те популяции формирующихся людей, которые оказались продвинутыми в отношении развития каких-то элементов частей коры (большей площадью полей, более разнообразными и лабильными связями, улучшенными условиями кровообращения и т.д.). Развитие новых связей и структур в коре давали новые возможности в отношении изготовления орудий труда и сплочения коллектива. В свою очередь новый уровень техники, зачатки культуры, искусства через естественный отбор способствовали развитию мозга.

К настоящему времени сформировалось представление о специфическом системном комплексе коры переднего мозга человека, включающем нижнетеменную, заднюю верхневисочную и нижнюю лобную доли коры. Этот комплекс связан с высшими функциями – речью, трудовой деятельностью и абстрактным мышлением. В целом он является морфологическим субстратом **второй сигнальной системы**. Эта система не имеет собственных периферических рецепторов, а использует старые рецепторные аппараты различных органов чувств. Так, например, установлено, что на языке имеется особая часть тактильного аппарата, развитие которого определяет последовательность звукообразования на начальных этапах формирования членораздельной речи ребенка.

К подплащевым (подкорковым) структурам переднего мозга относят *базальные ядра, полосатые тела* (древнее, старое и новое) и *сенгальное поле*.

В различных отделах переднего и промежуточного мозга располагается комплекс морфофункциональных структур, названных **лимбической системой**. Последняя имеет многочисленные связи с неокортексом и вегетативной нервной системой. Она интегрирует такие функции мозга, как эмоции и память. Удаление части лимбической системы приводит к эмоциональной пассивности, а ее стимуляция – к гиперактивности. Важнейшей функцией лимбической системы является взаимодействие с механизмами памяти. Краткосрочная память связана с гиппокампом, а долгосрочная – с неокортексом. Через лимбическую систему происходит и извлечение индивидуального опыта животного из неокортекса, и управление моторикой внутренних органов, и гормональная стимуляция животного. При этом, чем ниже уровень развития неокортекса, тем больше поведение животного зависит от лимбической системы, что приводит к доминированию эмоционально-гормонального контроля за принятием решений.

У млекопитающих нисходящие связи неокортекса с лимбической системой обеспечивают интеграцию самых разнообразных сенсорных сигналов.

С появлением первых зачатков коры у рептилий от плащевой комиссуры отделился небольшой пучок нервных волокон, соединяющих левое и правое полушарие. У плацентарных млекопитающих такой пучок волокон развит значительно больше и называется **мозолистым телом** (*corpus collosum*), которое обеспечивает функцию межполушарных коммуникаций.

2. Промежуточный мозг скрыт полушариями переднего мозга. Образован зрительными буграми – *thalamus* (по функции: **подкорковый центр всех видов чувствительности, за исключением обоняния**), подбугровой областью – гипоталамусом и надбугровой областью – эпителиамусом.

Развитие неокортекса у млекопитающих привело к резкому увеличению таламуса, и, прежде всего, дорсального. В таламусе содержится около 40 ядер. Специальные ядра таламуса перерабатывают зрительные, тактильные,

вкусовые и интероцептивные сигналы, направляя их затем в соответствующие зоны коры больших полушарий (КБП).

В гипоталамусе сосредоточены **высшие центры вегетативной нервной системы**, управляющие работой внутренних органов через нервные и гуморальные механизмы.

Эпиталамус служит нейрогуморальным регулятором суточной и сезонной активности, что сочетается с контролем над половым созреванием животных.

С дорсальной стороны к промежуточному мозгу прилежит эндокринная железа – *эпифиз*, а с вентральной – *гипофиз* (рис. 30).

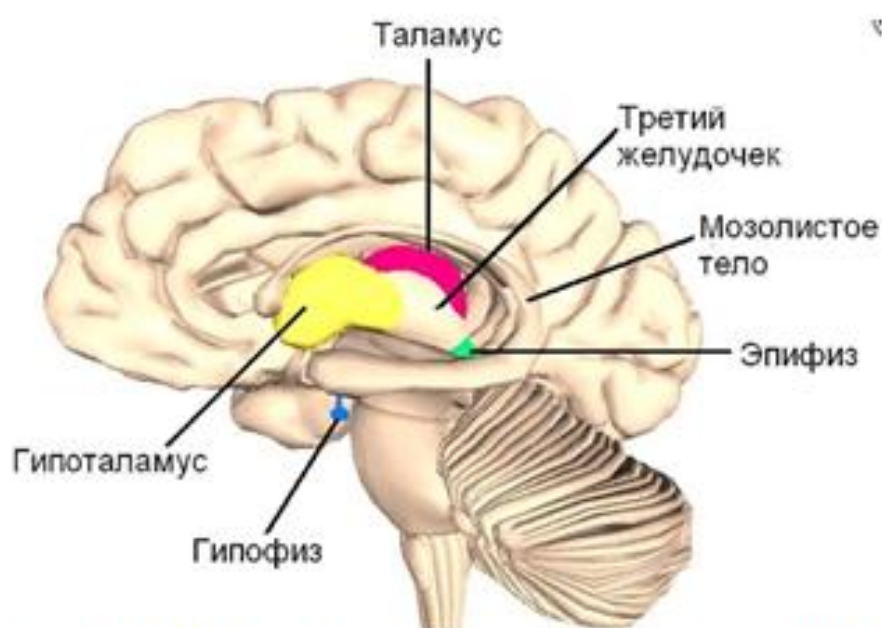


Рис. 30. Структуры промежуточного мозга, связанные с эндокринными железами.

3. Средний мозг прикрыт полушариями переднего мозга, отличается сравнительно небольшими размерами и только у млекопитающих представлен не двуххолмием, а **четверохолмием**. Его передние холмы являются зрительными, а задние связаны со слуховыми рефлексам. Несмотря на то, что передние доли являются зрительными, анализ зрительной информации осуществляется в зрительных зонах КБП, а на долю среднего мозга приходится главным образом управление глазной мускулатурой – изменение просвета зрачка, движения глаз, напряжение аккомодации. В задних холмах расположены центры, регулирующие движения ушных раковин, натяжение барабанной перепонки, перемещение слуховых косточек.

В центре среднего мозга проходит **ретикулярная формация**, которая служит источником восходящих влияний, активирующих кору больших полушарий. Средний мозг также участвует в регуляции **тонуса скелетной мускулатуры**. Полость среднего мозга, или **силвиев водопровод**, представляет собой лишь узкую щель, через которую сообщаются третий и четвертый желудочки мозга.

4. Мозжечок сильно развит и имеет более сложное строение. Он состоит из центральной части – червя с поперечными бороздами и развитых боковых долей (полушарий), покрытых корой.

Мозжечок связан со всеми отделами нервной системы, имеющими отношение к управлению движениями – с передним мозгом, стволом мозга и вестибулярным аппаратом. Он обеспечивает сложные формы координации движений.

5. Продолговатый мозг частично прикрыт мозжечком. Отличается от представителей других классов тем, что по бокам четвертого желудочка обособляются продольные пучки нервных волокон, идущих к мозжечку – задние ножки мозжечка, а на нижней поверхности – продольные валики, получившие название пирамид.

От головного мозга млекопитающих отходит **12 пар черепно-мозговых нервов** (рис. 31). Их обозначают римскими цифрами по порядку их расположения снизу вверх. В отличие от спинномозговых нервов, которые являются смешанными (включают и чувствительные, и двигательные волокна), черепно-мозговые нервы могут быть чувствительными, двигательными и смешанными.

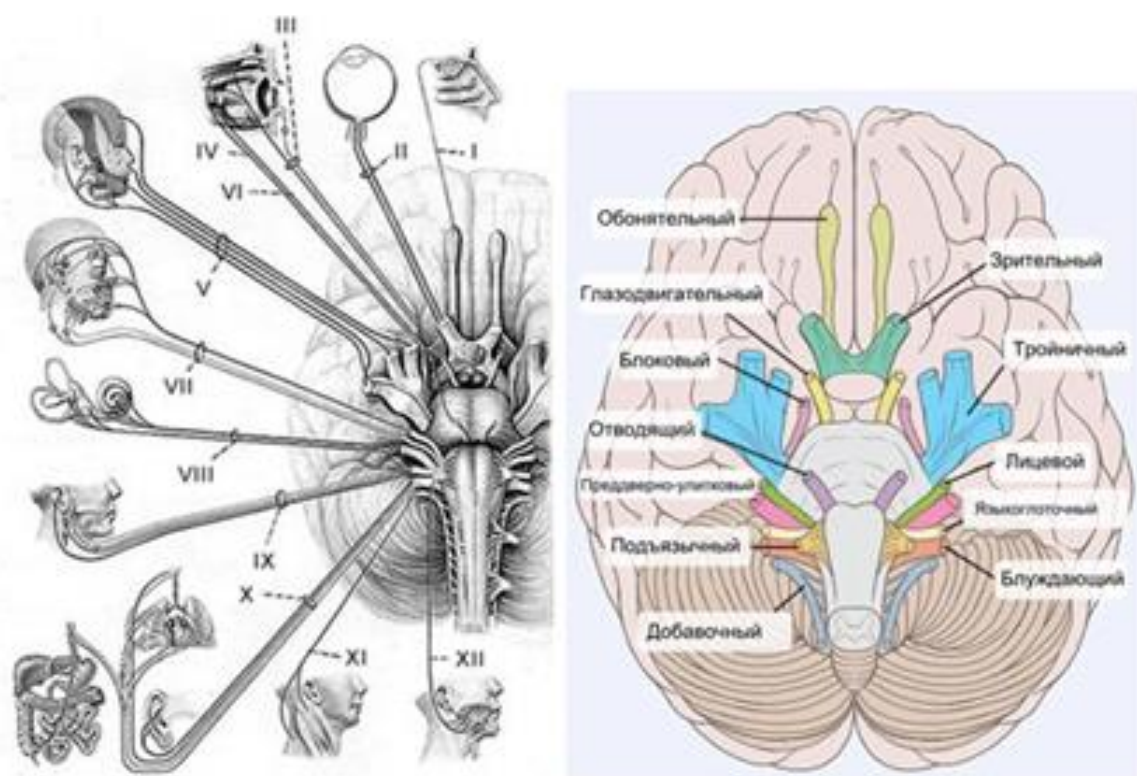


Рис. 31. 12 пар черепно-мозговых нервов человека.

Чувствительные черепно-мозговые нервы: I – обонятельный, II – зрительный, VIII – слуховой.

Также имеется пять чисто двигательных: III – глазодвигательный, IV – блоковый, VI – отводящий, XI – добавочный, XII – подъязычный.

И четыре *смешанных*: V – тройничный, VI – лицевой, IX – языкоглоточный, X – блуждающий. Кроме того, в составе некоторых черепно-мозговых нервов имеются вегетативные ядра и волокна.

От ствола мозга (включает продолговатый мозг, варолиев мост, средний мозг, промежуточный мозг) млекопитающих отходит **10 пар черепно-мозговых нервов (III – XII)**. Обонятельный (I) и зрительный (II) нервы формируются как выросты стенки переднего мозгового пузыря, они имеют необычное строение, являются чувствительными и не имеют непосредственной связи со стволом головного мозга.