



Министерство науки и высшего образования  
Российской Федерации  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ  
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»



**Т. В. Перевозникова, Г. В. Шляхтин**

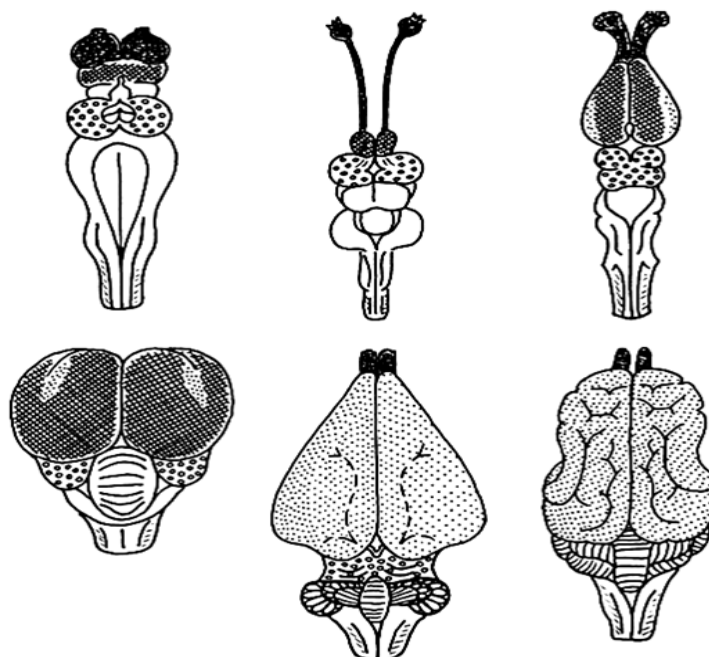
**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ:**

**ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ  
(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ АСПЕКТЫ)**

**II часть.**

**Нервная система беспозвоночных и хордовых животных**

**Учебно-методическое пособие для студентов  
биологических факультетов**



Саратов, 2021

УДК [591.18+611.81/.83]: 575.854/575.857

ББК 28.91я73

Ш 70

**Перевозникова Т. В., Шляхтин Г. В.**

Ш70      Функциональная организация нервной системы: гистология, анатомия, эмбриогенез, эволюция (межпредметные аспекты). II часть. Нервная система беспозвоночных и хордовых животных. Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов. - Саратов : ООО Амирит, 2021. – 87 с. : ил.

ISBN 978-5-00140-929-8

В предлагаемом учебно-методическом пособии представлены материалы по строению и функционированию нервной ткани, строению и эмбриональному развитию нервной системы. В эволюционном аспекте рассматриваются анатомо-морфологические особенности нервной системы у разных групп животных: начиная от самой простой - до наиболее высокоорганизованной у человека. Особое внимание уделяется филогенезу головного мозга у позвоночных. Подробно анализируются строение и функции спинного и головного мозга у человека.

В пособии принят интегрированный, межпредметный подход, который позволяет рассмотреть организацию нервной системы с точки зрения разных наук - гистологии, анатомии, физиологии, эволюционного учения, эмбриологии, сравнительной зоологии. По каждой теме разработан учебно-методический аппарат, направленный на организацию самостоятельной работы студентов, расширение и закрепление полученных знаний. Текст сопровождается большим количеством рисунков и схем, в том числе оригинальных.

Пособие предназначено для студентов биологических факультетов. Представленные материалы могут быть использованы при организации отдельных тематических занятий по гистологии, анатомии человека, биологии индивидуального развития. Их можно включать в специальные курсы по нейробиологии и анатомии и эволюции нервной системы на психологических факультетах, а также в медицинских, педагогических и зооветеринарных университетах. Пособие состоит из трех частей.

**Рекомендуют к печати:**

Кафедра морфологии и экологии животных  
Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского

Рецензент  
Кандидат биологических наук,  
доцент кафедры физиологии человека и животных  
Екатерина Юрьевна Лыкова

УДК [591.48+611.81/.83]: 575.3/.7(075.8)

ББК 28.91я73

Работа издана в авторской редакции

ISBN 978-5-00140-929-8

© Перевозникова Т. В.

© Шляхтин Г. В.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое учебно-методическое пособие подготовлено на кафедре морфологии и экологии животных биологического факультета Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского.

Студенты биологических факультетов классических университетов изучают организацию нервной системы животных в разных курсах, таких как зоология, гистология, анатомия человека, физиология, биология индивидуального развития, эволюционное учение, учение о высшей нервной деятельности. На психологических факультетах, как правило, читается отдельный курс «Анатомия и эволюция нервной системы», который является одной из сложных и основополагающих дисциплин, изучаемых студентами-психологами. Учитывая актуальность знаний о нервной системе, получаемых студентами в разных курсах, в предлагаемом учебно-методическом пособии принят интегрированный, межпредметный подход, который позволяет рассмотреть организацию нервной системы с точки зрения разных наук: гистологии, анатомии, физиологии, эволюции, эмбриологии, сравнительной зоологии. Такое построение предлагаемого пособия определяется той ролью, которую играют знания о нервной системе в формировании у студентов правильного понимания эволюции животного мира, инстинктов и сложного поведения животных, всей системы сознательного, разумного поведения человека, его мышления, памяти и творческой работы. Комплексный межпредметный подход, объединяющий гистологическое и анатомическое строение нервной системы в функциональном и эволюционном аспекте, создает необходимые предпосылки для успешного освоения указанных дисциплин в вузе, а также последующих курсов по высшей нервной деятельности, антропологии, зоопсихологии и эволюционному учению. Этот же подход, объединяя знания из разных дисциплин, способствует формированию единого естественнонаучного представления о строении и функционировании нервной системы у разных групп животных и человека.

Структура пособия «Функциональная организация нервной системы: гистология, анатомия эмбриогенез, эволюция (межпредметные аспекты)» включает 7 тем, которые входят в состав трех частей:

I часть. Строение, функционирование и эмбриональное развитие нервной ткани.

II часть. Нервная система беспозвоночных и хордовых животных.

III часть. Нервная система человека.

Во второй части пособия приведены тема 3 «Нервная система беспозвоночных животных» и тема 4 «Нервная система хордовых». В них

рассматриваются основы системы царства Животные, разбираются важнейшие направления и закономерности эволюции нервной системы у многоклеточных; затрагивается вопрос о происхождении нервных клеток. При этом делается акцент на эволюционной связи нервной системы и системы движения. Приводятся функциональные отличия диффузного, узлового и трубчатого типов нервной системы у животных. На основе филогенетического подхода выделяются основные черты строения и прогрессивного усложнения нервной системы у кишечнополостных; плоских, круглых и кольчатых червей; моллюсков; членистоногих; иглокожих; ланцетника; круглоротых; рыб; амфибий; пресмыкающихся; птиц и млекопитающих. Анализируются особенности прогрессивного развития переднего мозга млекопитающих, рассматривается строение головного мозга кошки. Методический аппарат во второй части пособия направлен на организацию самостоятельной работы студентов по разноплановым проблемно-ориентированным заданиям по вопросам эволюции нервной системы. В том числе приводится разработка практической работы «Сравнительная анатомия нервной системы хордовых».

## ТЕМА 3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

### 3.1 Система царства Животные

Эволюция нервной системы является отражением филогенетического развития животных, показывает их общее родство. На основе принципов эволюционной морфологии, разработанных А. Н. Северцевым и И. И. Шмальгаузенем, а также с помощью сравнительно-анатомического метода, можно получить представления о многообразии форм организации нервной системы, а также проследить филогенетическое изменение ее морфологии и физиологии (Держинский, 2005; Рупперт, 2008).

Чтобы понимать филогенез нервной системы, необходимо вспомнить основы зоологической систематики и основные пути эволюции животных. Сложившиеся в зоологии представления о филогении основных систематических групп животных строятся на основе морфологического, эмбриологического и палеонтологического критериев и основываются на идее прогрессивного развития ключевых органов и систем. В отношении нервной системы важно отметить, что она впервые возникла у радиально-симметричных двуслойных животных, к числу которых относятся кишечнополостные и гребневики. Свое прогрессивное развитие нервная система получила у билатерально-симметричных животных, среди которых самыми примитивными считаются плоские черви – турбеллярии, которых чаще всего выводят от гипотетического примитивного многоклеточного организма – *фагоцителлы*. У плоских червей нет сквозного кишечника и полости тела, промежутки между их органами заполнены соединительной тканью – паренхимой. Все остальные билатерально-симметричные животные рассматриваются как потомки паренхиматозных червей. Следующей узловой группой в классической филогении являются первичнополостные черви, в том числе круглые черви. Еще более высокий уровень организации занимают животные, имеющие вторичную полость тела (целом), которая выстлана мезодермальными клетками. Согласно классической схеме, первые целомические животные возникли от паренхиматозных организмов, похожих на свободноживущих плоских червей – турбеллярий, а также немуртин. Сами целомические животные подразделяются на две группы: первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*). К первичноротым относят моллюсков, кольчатых червей и членистоногих, а ко вторичноротым – иглокожих, полухордовых и хордовых.

Однако изложенная выше классическая схема зоологической систематики на рубеже этого и прошлого столетий подверглась коренному пересмотру под влиянием достижений молекулярной филогенетики и палеонтологии. Прежде всего, это касается появления концепции «линяющих животных» – *Ecdysozoa* (Малахов, 2010). Сравнительное изучение целого ряда генов показало, что членистоногие, которые в течение полутора столетий считались прямыми потомками кольчатых червей, являются ближайшими родственниками первичнополостных червей – нематод, волосатиков, головохоботных. В то же время молекулярная филогенетика отрицает близкое



является признаком только животных и представляет собой ключевой ароморфоз в развитии живого на Земле.

2) Впервые в филогенезе специализированные возбудимые клетки появились у двуслойных радиально-симметричных многоклеточных животных.

3) Нервная ткань имеет эктодермальное происхождение у хордовых животных, у беспозвоночных присутствует ее *полигенез* (см. главы 3 и 4).

4) Эволюция нейронов проходила одновременно с возникновением специализированных мышечных клеток, то есть было связано с развитием систем опоры и движения у животных. По мере усложнения двигательных актов и развития опорно-двигательных аппаратов - параллельно усложнялась и нервная система (см. главу 3.3). Каждый виток усложнения нервной системы сопровождался дальнейшей специализацией двигательных реакций, прогрессивным развитием локомоций, пищевого, защитного и инстинктивного поведения в филогенетическом ряду животных. Так, вначале внешнее раздражение вызывало диффузную ответную мышечную реакцию всего организма, затем стали вырабатываться местные специализированные двигательные реакции отдельных частей его тела.

5) Эволюция нервной системы протекала на основе появления и последующего усложнения строения нервных клеток и межнейронных связей. Из древних, однополюсных, диффузно расположенных в организме нейронов появлялись биполярные и мультиполярные нейроны, способные образовывать сложнейшие нейронные сети. Прослеживается *специализация* нейронов в ходе эволюции – прогрессивное развитие их способности приобретать контакты с другими клетками. Функциональные различия нервных клеток легли в основу появления в эволюции чувствительных, вставочных и двигательных нейронов.

6) Развитие нервной системы в филогенетическом ряду животных сопровождалось прогрессирующим увеличением количества нервных клеток, особенно вставочных нейронов. Также росло количество и разнообразие морфотипов клеток нейроглии.

7) Как отражение эволюции нервной системы у животных прогрессивное развитие получили рецепторные аппараты, а затем на их основе – органы чувств. На первых этапах появилась *контактная рецепция*, затем – *дистантная*. Первые контактные рецепторы воспринимали прямое действие раздражителей и отличались *полиmodalностью* - способностью реагировать на несколько типов раздражителей (например, многие болевые рецепторы, а также некоторые рецепторы беспозвоночных могут одновременно отвечать на механические и химические раздражения). Высокая двигательная активность способствовала формированию *дистантных рецепторов*, особенно на передних, оральных полюсах тела, которые впервые сталкиваются с неблагоприятными условиями среды обитания, пищевыми объектами и хищниками. Дистантные рецепторы позволяли обнаруживать раздражители на расстоянии за счет повышения чувствительности к определенному виду раздражений. В ходе эволюции появлялись разнообразные по строению органы химического чувства, обоняния, механорецепторы покровов тела, органы слуха

и равновесия, сложные глаза, электрические органы. В свою очередь усложнение рецепторного аппарата становилось двигателем прогрессивного развития центральных структур нервной системы. Одновременно с развитием рецепции появлялись более сложные формы двигательных реакций, поведения, психических функций, что у человека привело к появлению сознания, речи и мышления.

8) Филогенетическое усложнение нервной системы у животных сопровождалось процессами *централизации* нервной ткани – концентрацией тел нейронов сначала в нервные узлы и нервные цепочки, а затем – в трубчатые и корковые структуры. Прогрессивным проявлением централизации является *энцефализация* (лат. *encephalon* – головной мозг), которая заключается в сосредоточении нейронов и нервных окончаний на переднем конце тела, обособлении головного мозга, дифференциацией его отделов, увеличением размера мозга по сравнению с размерами тела и других отделов нервной системы. Благодаря энцефализации высшие беспозвоночные и позвоночные животные приобрели высший интегративный центр, который обусловил развитие способности к целенаправленному передвижению, что в свою очередь повлекло усложнение процессов добывания пищи, избегания врагов и неблагоприятных условий.

9) *Иерархизация* нервной системы выражается в филогенетическом развитии соподчинения одних ее участков другим. Так, в процессе эволюции ЦНС у позвоночных происходило подчинение ее задних отделов передним, осуществлялся переход управления функциями из спинного мозга в головной. Эволюционно более молодые головные структуры, как правило, стали оказывать тормозное влияние на более древние. При переходе функций в головные отделы нервной системы первоначальные центры стали выполнять роль только проводящих и корректирующих структур.

На высших этапах развития нервной системы происходило перемещение чувствительных функций к передним отделам нервной системы, которые стали осуществлять высшую координацию функционирования органов чувств. Например, функция зрения, связанная сначала со зрительной долей среднего мозга, переместилась в наружное коленчатое тело промежуточного мозга, а затем - в затылочную долю больших полушарий конечного мозга. Функция слуха из слухового бугорка продолговатого мозга и заднего четверохолмия среднего мозга переместилась во внутреннее коленчатое тело промежуточного мозга и височную долю больших полушарий.

10) Развитие ЦНС у позвоночных было связано с *кортикализацией строения и функций* - прогрессивным усложнением новой коры – *неокортекса*, которое наиболее характерно для эволюции млекопитающих, особенно приматов и человека. Кортикализация функций заключается в переходе функционального управления чувствительными и двигательными функциями к коре – самому молодому, высшему отделу нервной системы. Увеличение



площади коры у некоторых млекопитающих происходило в процессе *сульцификации (сулькации)* и *гирификации* – появления борозд и извилин.

11) У одноклеточных животных ответную реакцию на внешние и внутренние воздействия осуществляет одна клетка, что называют раздражимостью. У многоклеточных за проявление ответных реакций отвечают нейроны нервной системы, в развитии которой принято выделять три этапа, или три типа - *диффузную, узловую и трубчатую*. У беспозвоночных выражены диффузный и узловой типы (рис. 3.1); у позвоночных - трубчатый. Однако у позвоночных животных диффузный тип строения нервной системы сохраняется в составе периферической нервной системы в гладкой мускулатуре внутренних органов, а узловой тип – в стенках кишечника.

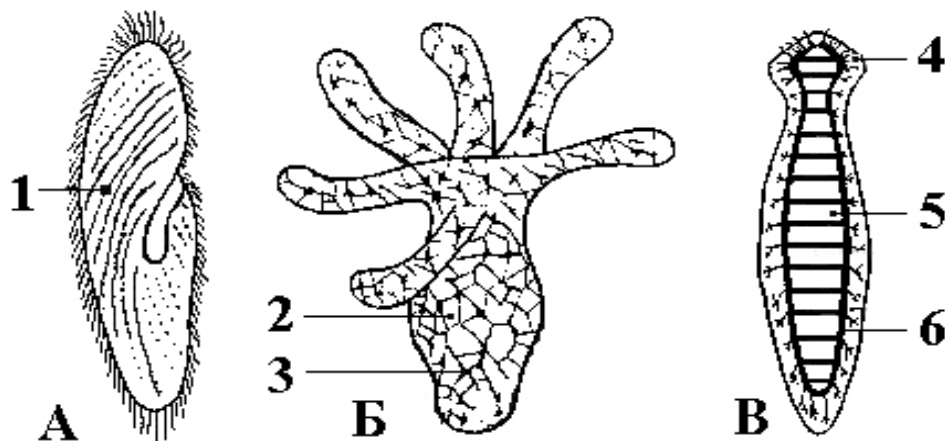


Рис. 3.1. Различные уровни организации нервной системы беспозвоночных :  
 А – инфузория, Б – гидра, В – планария, 1 – нейрофибриллы, 2 – нервная ткань, 3 – нервные клетки и их скопления в области подошвы, 4 - ганглий, 5 – комиссуры, 6 – продольный тяж

### 3.3 Эволюционная связь нервной системы и системы движения

Как уже упоминалось в главе 3.2, эволюция нервной системы многоклеточных животных тесно связана с развитием двигательных функций и локомоций. Одним из первоначальных типов движения является перистальтическая моторика, в которой участвует весь организм. Например, у пресноводной гидры при механическом раздражении в отдельном участке тела возникает возбуждение, в которое вовлекается вся нервная система, и гидра реагирует сокращением всего организма. Нервная система полностью располагается в составе двигательного аппарата, что является самым древним признаком.

Вторая ступень развития двигательных функций - обособление специализированных частей тела, обеспечивающих двигательную реакцию и передвижение. Сохраняется перистальтический характер движений. Координация двигательной функции осуществляется нервным аппаратом, заключенным в самом органе движения. Этот принцип строения нервной системы наиболее выражен у моллюсков, у которых нервные ганглии концентрируются в самом органе движения (например, pedalные ганглии) и сохраняют

некоторую автономность. У многих головоногих моллюсков отрезанные от тела щупальца могут еще долго совершать перистальтические движения.

Коренное преобразование способа передвижения связано с развитием скелета (третья ступень). В этом случае передвижение животного осуществляется с помощью работы системы рычагов. Необходимо выделить две модификации опорных структур, к которым прикрепляются мышцы, обеспечивающие двигательные реакции. Во-первых, у членистоногих имеется *экзоскелет*, который способствует «рычаговому» движению, а также выполняет защитные функции. Во-вторых, у хордовых функционирует *эндоскелет*, который связан с мышцами, приводящими его в движение. Моторика в системе рычагов у позвоночных привела к увеличению числа степеней свободы при изменении положения частей тела, что способствовало совершенствованию мышечного аппарата. Гладкая мускулатура дополнилась появлением поперечно-полосатой, в которой мышечные клетки объединены в волокна, расположенные по одной линии, соединяющей точки прикрепления к рычагам. Все эти преобразования требовали усложнения нервной системы, которые проходили путем централизации и иерархизации. Автономная нервная регуляция частей рабочего органа стала подчиненной центральному отделам нервной системы. Эволюция нервной системы с этого момента была направлена на усложнение центрального нервного аппарата, управляющего последовательностью движения рычагов. Таким образом, можно заключить, что нервные и мышечные клетки эволюционировали параллельно и одновременно.

### 3.4 Происхождение нервных клеток

Вопрос о происхождении возбудимых клеток и тканей - является фундаментальным и дискуссионным в современной нейробиологии. Выдвигаются разные гипотезы, где в качестве аргументов используются закономерности организации нервной системы у современных видов животных. Так, например, у некоторых одноклеточных способность отвечать на раздражение (то есть раздражимость) выражается в появлении нейрофибрилл, упорядоченно расположенных в цитоплазме клетки. Относительно небольшие размеры простейших обуславливают использование ими рецепторного аппарата мембраны для быстрого изменения передвижения в ответ на действие раздражителя, что проявляется в разнообразных *тропизмах* и *таксисах*. У примитивных «донервных» многоклеточных (например, у губок) некоторые клетки наружного слоя (например, пинакоциты) обладают свойством раздражимости, как и клетки одноклеточных животных. От пинакоцитов раздражение передается через протоплазматические межклеточные контакты с соседними клетками, что вызывает в них ответную реакцию в виде суживания устья - оскулума. В настоящее время существует несколько точек зрения на проблему появления структур нервной ткани. В качестве предковых групп, у которых впервые возникли нейроны, рассматриваются губки, кишечнополостные и бескишечные турбеллярии.

### 3.5 Сенсорная гипотеза братьев Гертвигов

Это одна из первых гипотез происхождения нейронов. В ней отмечается, что нервные и мышечные клетки происходят из эктодермальных эпителиальных клеток независимо друг от друга (Hertwig O., Hertwig R., 1878) (рис. 3.2, А).

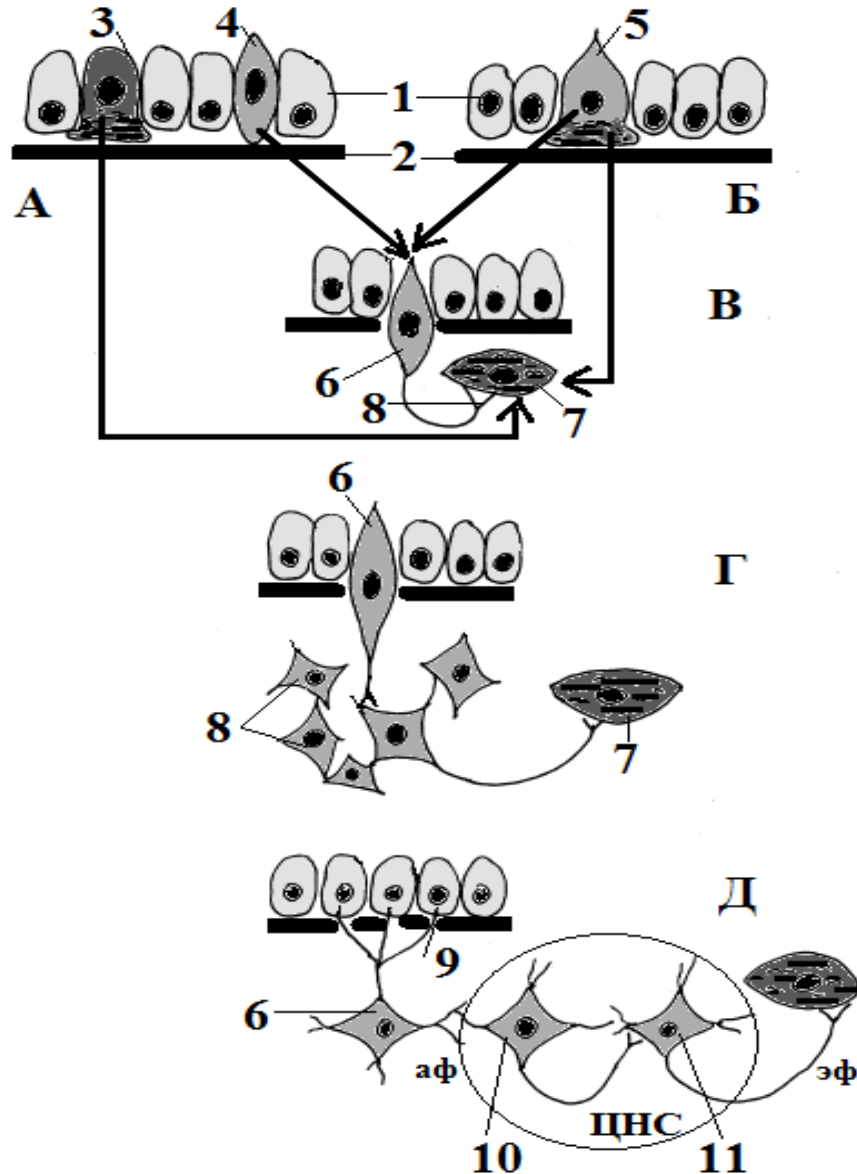


Рис. 3.2. Гипотетическая схема происхождения нервных клеток (рисунок авторов) :  
 А – гипотеза братьев Гертвигов, Б – гипотеза Клейненберга – Заварзина (Б),  
 В – возникновение нервно-мышечного комплекса из первичных нервно-чувствительной (рецепторной) и эпителиально-мышечной (сократительной) клеток и синаптических контактов между ними, Г – появление нейронной сети, Д – централизация нейронов в узлы и появление (афферентных (аф) и эфферентных (эф) волокон),  
 1 – клетки эктодермы, 2 – базальная мембрана эктодермального пласта, 3 – архаичная эпителиально-мышечная клетка эктодермы – родоначальница мышечных клеток, 4 - архаичная клетка эктодермы – родоначальница нейронов, 5 - эпителиально-мышечная клетка эктодермы, 6 – первичная мышечная (сократительная) клетка, 7 - первичная чувствительная (рецепторная) клетка, 8 – нейронная сеть, 9 – контактные рецепторы.  
 Стрелками показаны направления деления на нервно-чувствительную и эпителиально-мышечную клетки

По гипотезе братьев Гертвигов, прототипом нейрона считаются первичные чувствительные клетки, способные воспринимать раздражения, генерировать и передавать возбуждение. Специализированные отростки этих клеток образовывали синаптические контакты с независимо возникшими мышечными клетками. Архаичные эпителиально-мышечные клетки обладали сократимостью. В дальнейшем первичные нервные клетки специализировались в три основных типа нейронов, некоторые из которых вторично вступали во взаимодействие с мышечными клетками и образовывали нервно-мышечные синапсы.

### **3.6 Нейро-мышечная гипотеза Клейненберга – Заварзина**

По мнению авторов этой гипотезы, из эктодермы возникла первичная архаичная эпителиально-мышечная клетка, похожая на эпителиально-мышечные клетки, которые встречаются у современных кишечнополостных. Она состояла из двух частей: одна выполняла чувствительные функции, воспринимала раздражение и проводила его к базальному полюсу клетки. Другая часть клетки, в которой располагались сократительные белки, благодаря им была способна к сокращению (Kleinenberg, 1872; Заварзин, 1941). Затем произошло «расщепление» первичной клетки на нервно-чувствительную (рецепторную) и эпителиально-мышечную (сократительную) клетки (рис. 3.2, Б, В).

Гипотеза Клейненберга – Заварзина предполагает, что в ходе дальнейшей эволюции между рецепторной и сократительной клетками возрастало количество нейронов, которые стали образовывать многочисленные межнейронные синапсы и нервные сети. Нервные клетки приобрели функции контактных рецепторов. Затем произошла дифференцировка рецепторных клеток в зависимости от модальности раздражителя. Это повысило чувствительность этих нервных клеток к определенному виду раздражений. В то же время происходил процесс централизации, при котором нервные клетки образовывали ганглии узловых нервной системы, происходила функциональная дифференцировка нейронов на чувствительные, вставочные и двигательные.

### **3.7 Гипотеза Малахова - Савельева**

Эта гипотеза основана на предположении возникновения специализированных клеток у предковых организмов, сходных с современными губками (Савельев, 2005). Происхождение пронеуронов связывается с первичными клетками, которые по своему строению и расположению напоминали пинакоциты губок (рис. 3.3).

Губки – прикрепленные многоклеточные животные, не имеющие тканей. Это биофильтраторы, стенка тела которых состоит из двух слоев – наружного (пинакоцитов) и внутреннего (хоаноцитов). Между ними расположена мезоглея, в которой также выделяются особые клетки – амебоциты. Амебоциты и хоаноциты способны к фагоцитозу, являются

самыми «привилегированными» в отношении пищи клетками, которые также способны передавать пищевые частицы другим клеткам. По данной гипотезе, для увеличения внутриклеточного метаболизма пинакоциты гипотетической губки стали образовывать отростки, идущие к амебоцитам, а затем к другим типам клеток. Образование отростков пинакоцитами не только привело к улучшению их питания, но и способствовало развитию у них интегративных особенностей, благодаря которым пинакоциты стали поддерживать связи между клетками, внешней и внутренней средой организма.

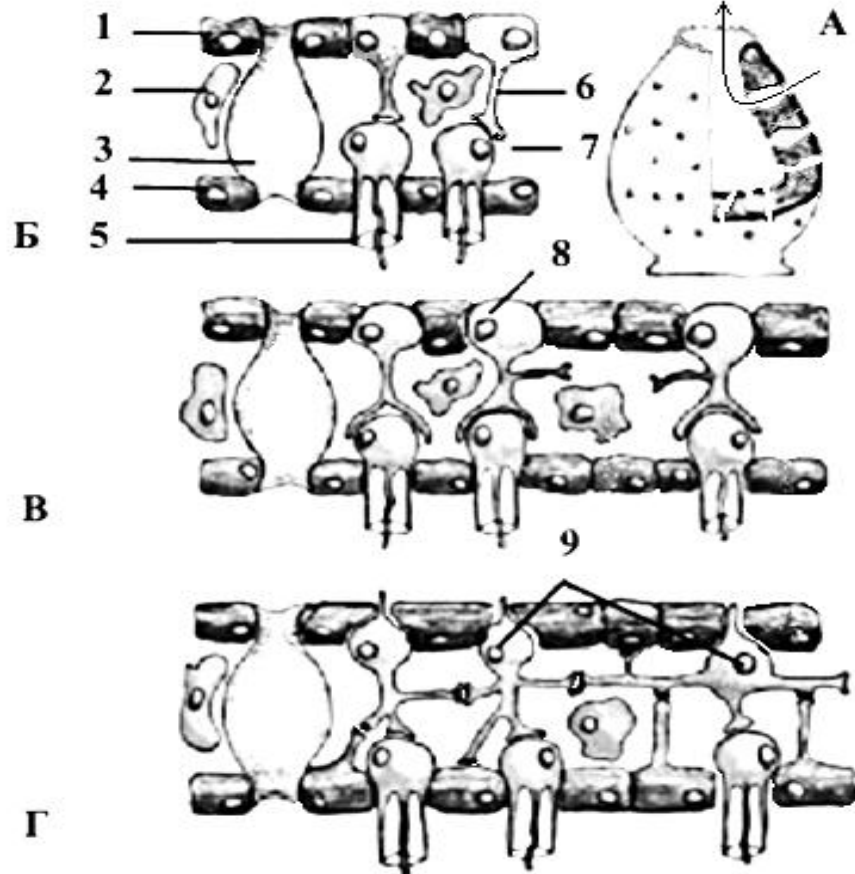


Рис. 3.3. Гипотетические этапы происхождения нейронов (По: Савельев, 2005) :

А – Разрез современной губки типа аскон

(стрелкой показано движение воды через каналы, высланные пинакоцитами),

Б, В – Этапы физиологической дифференцировки и появления отростков у клеток эктодермы, Г – образование диффузной нервной сети,

как у современных кишечнополостных,

1 – пинакодерма, 2 – амебоциты, 3 – пора, 4 – хоанодерма, 5 – хоаноцит, 6 - пинакоцит,

7 – мезоглея, 8 – пинакоцит с отростками, 9 – сеть пинакоцитов

Как аргумент в пользу этой гипотезы рассматривается то, что, у современных губок в мезохиле были обнаружены специализированные многоотростчатые клетки – *миоциты*, содержащие многочисленные тонкие филаменты и способные к сокращению. Было высказано предположение, что подобные клетки являются не только аналогом мышечных клеток, но и прообразом нейронов. Миоциты губок содержат хорошо развитый комплекс Гольджи, образующий многочисленные пузырьки, сходные с нейросекреторными, а также пигментные гранулы. По

мнению В. В. Малахова (2013), именно миоциты выполняют интегративную функцию в организме *Rotifera*, уникально совмещая в себе два важнейших свойства – сократимость и проведение возбуждения.

### 3.8 Гипотетическая схема Рупперта - Хлопина

Эта схема происхождения нейронов имеет много сходных положений с гипотезой Клейненберга – Заварзина и предполагает, что нейроны, как и мышечные клетки, независимо образовались из архаичных эктодермальных эпителиальных клеток. Отличие в этих двух гипотезах заключается в том, что по схеме Рупперта - Хлопина предками нейронов и мышечных клеток оказались разные по происхождению реснично-чувствительные и эпителиально-мышечные клетки (рис. 3.4). Родоначальницей нейронов стала именно клетка с ресничками (Рупперт, 2008).

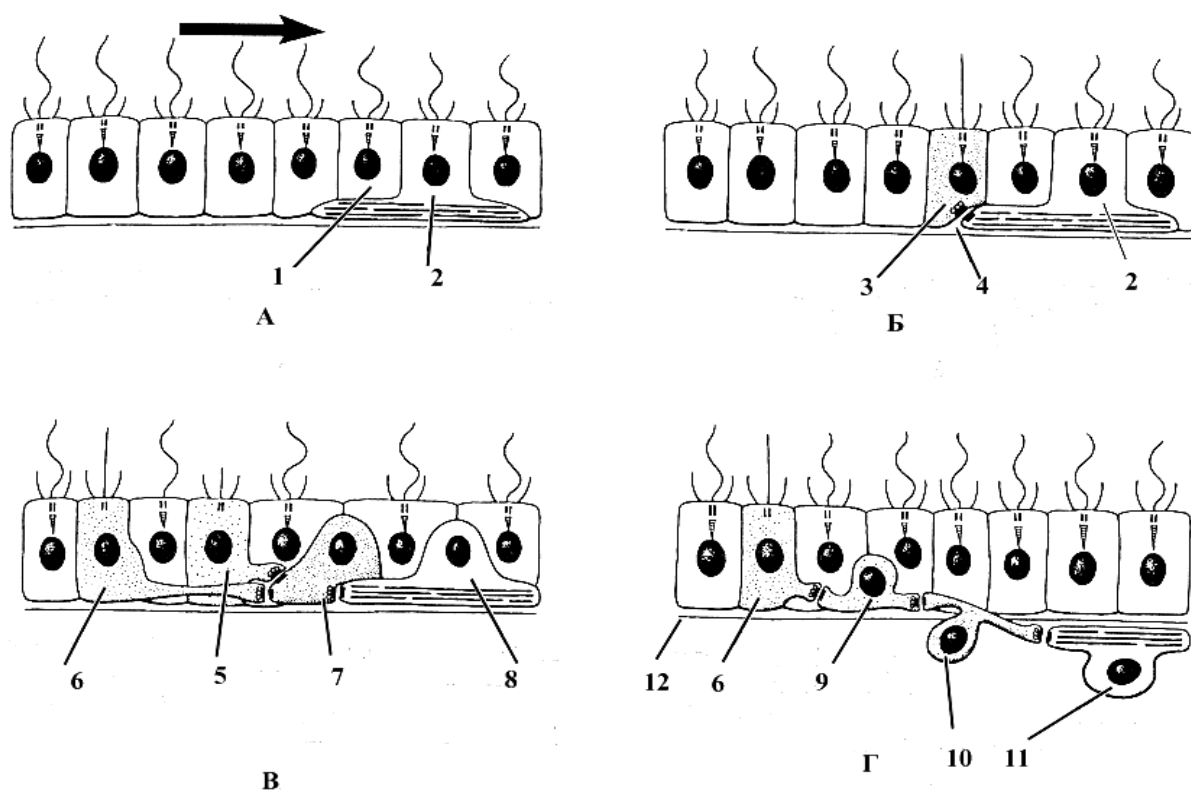


Рис. 3.4. Гипотетическая схема эволюции нервно-мышечного комплекса (По: Рупперт, 2008) :

А - эпителиальное проведение сигнала к эпителиально-мышечной клетке (стрелка);

Б - ресничная чувствительная клетка (1) возникла из ресничной эпителиальной клетки в результате специализации последней. Она образует синапс непосредственно с эпителиально-мышечной клеткой;

В - чувствительная клетка (1) превратилась во вставочный двигательный нейрон, который получает и интегрирует сигналы от чувствительных клеток (2 и 3), а затем стимулирует миоэпителиальную клетку;

Г - нервно-мышечная система, состоящая из чувствительной клетки (3), вставочного нейрона (видоизменившейся чувствительной клетки (2)) и двигательного нейрона (видоизменившейся чувствительной клетки (1)), который затем иннервирует миоцит, 1 – ресничная клетка 1, 2 – эпителиально-мышечная клетка, 3 – ресничная чувствительная клетка 1, 4 – синапс, 5 – ресничная чувствительная клетка 2, 6 – ресничная чувствительная клетка 3, 7 – вставочный двигательный нейрон 1, 8 – миоэпителиальная клетка, 9 – вставочный нейрон, 2, 10 – двигательный нейрон, 1, 11 – миоцит, 12 – базальная мембрана

Согласно гипотезе Рупперта - Хлопина, реснично-чувствительные и эпителиально-мышечные клетки в процессе эволюции приобрели способность выделять медиаторы, такие как ацетилхолин и норадреналин, а также регулировать концентрацию ионов по обе стороны от клеточной мембраны, что предопределило возникновение проводимости. Часть нейронов остались в поверхностных эпителиальных слоях, сохранили признаки эпителиальных клеток, но специализировали рецепторы и чувствительные функции. Другие стали концентрироваться в основании клеточного пласта, образовывали длинные отростки и стали связывать чувствительные и мышечные клетки.

Похожие на предыдущие гипотезы взгляды на происхождение нейронов и нейронных связей также были изложены Н. Г. Хлопиным (1946) и В. Н. Беклемишевым (1964), которые считали, что из мультифункциональных эктодермальных клеток путем дифференциации возникли эпителиально-мышечные и эпителиально-чувствительные клетки. Первые утрачивали чувствительность и становились исполнителями функций, вторые – теряли способность к сокращению и усиливали чувствительность. Данную схему подтверждает то, что нервная система у современных примитивных бескишечных турбеллярий представлена *диффузным нервным плексусом*, (или сплетением нейронов), полностью лежащим в толще эпидермиса. Такая нервная система очень похожа на диффузную нервную систему кишечнополостных, но отличается от нее многообразием клеточных типов и эпидермальных сенсорных образований.

В целом, все существующие гипотезы происхождения нервных клеток подчеркивают их взаимосвязь и параллельную эволюцию с мышечными клетками. В основном, происхождение возбудимых структур связывают с эктодермой, из которой происходит их миграция в другие слои. Открытым в нейробиологии остается вопрос о *полигенезе* нервных клеток у современных беспозвоночных животных, для которых характерно наличие нескольких эмбриональных источников развития нейронов. У одного и того же типа животных нервные клетки могут одновременно и независимо происходить из трех разных зародышевых листков. Полигенез нервных клеток беспозвоночных является основой очень высокого разнообразия рецепторных и медиаторных механизмов их нервной системы. Это также может свидетельствовать о разных источниках и механизмах появления нервных клеток в эволюции.

### **3.9 Диффузная нервная система**

*Д и ф ф у з н а я*, или *с е т е в и д н а я*, нервная система является первой ступенью в ее эволюционном развитии. Она характерна для кишечнополостных, гребневиков и примитивных бескишечных турбеллярий. Нейроны диффузной нервной системы мало напоминают нервные клетки хордовых. Нейроны равномерно распределены по всему телу животного, образуя сеть, в которой напрямую связаны только соседние клетки. В диффузный нервный плексус (сплетение) входят нейроны, идущие от



чувствительных клеток эпителия или от рецепторов, а из сети выходят нейроны, заканчивающиеся на поверхности эпителиально-мышечных клеток. Нервные клетки в диффузной нервной системе еще не обладают всеми специализированными чертами. Преобладают униполярные нейроны, которые имеют тонкие, короткие отростки; в их перикарионе отсутствует тигроидное вещество Ниссля. Отростки не образуют нервных волокон. Передача возбуждения от нейрона к нейрону осуществляется не только синаптическим путем, но и через протоплазматические мостики. Несовершенство диффузной нервной системы проявляется в неопределенности связей между клетками, ненадежности функционирования, низкой скорости проведения импульсов.

### 3.10 Нервная система кишечнopolостных

У кишечнopolостных, в том числе у пресноводной гидры, нейроны диффузной нервной системы образуют две сложные двухмерные нервные сети (рис. 3.5, А).

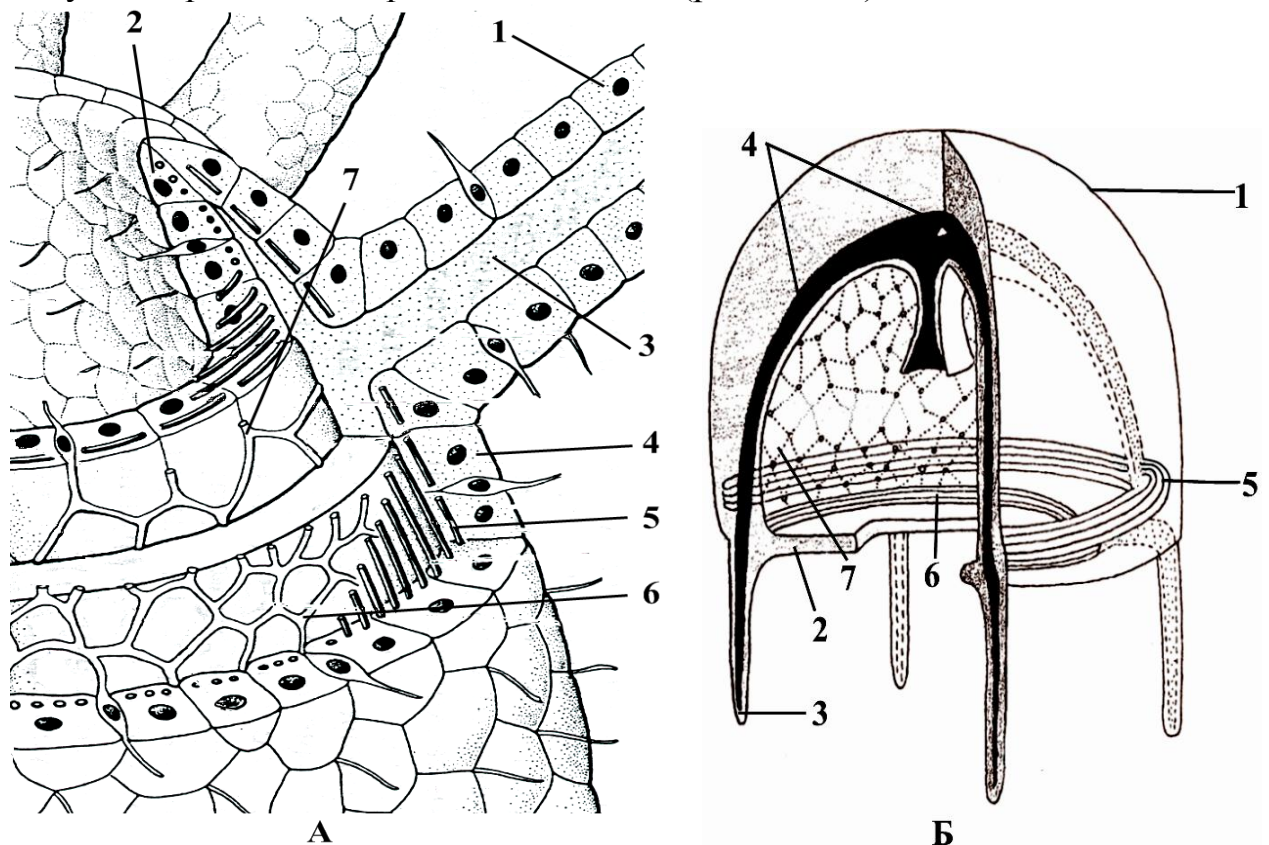


Рис. 3.5. Организация нервной системы кишечнopolостных (По: Рупперт, 2008) :  
 А – пресноводной гидры: 1 – эктодерма, 2 – энтодерма, 3 – мезоглея, 4 – эпителиально-мышечные клетки, 5 – мышечные волокна, 6 – нервная сеть в эктодерме, 7 – нервная сеть в энтодерме; Б – гидроидной медузы: 1 – зонтик, 2 – парус, 3 – щупальца, 4 – желудок и радиальные каналы, 5 – наружное нервное кольцо, 6 – внутреннее нервное кольцо

Одна сеть залегает в основании эктодермы, а другая - в основании энтодермы. Пронизывающие мезоглею отростки нервных клеток связывают сети друг с другом. Нейроны начинаются от сенсорных клеток: сенсорных ямок (хеморецепция), глазков (точечные глаза), статоцист (гравитационная чувствительность) и тактильных рецепторов. Нервные



импульсы по сетям распространяются во всех направлениях, а точечное раздражение расходитя по сети радиально, то есть наблюдается *диффузная проводимость*. При этом волну распространяющегося возбуждения одновременно сопровождает волна мышечного сокращения. Скорость распространения возбуждения по нейронам диффузной нервной системы очень низкая и составляет сотые и десятые доли метра в секунду. Низкая скорость передачи импульсов обусловлена их многократным синаптическим переключением в цепях из коротко-отростчатых нейронов.

Строение диффузной нервной системы отличается у кишечнополостных, ведущих различный по степени подвижности образ жизни. У *гидроидов* сохраняются нервно-сократительные клетки, которые совмещают строение и функции нервных и мышечных клеток. У свободноплавающих *гидроидных медуз* встречается высоко организованная диффузная нервная система, включающая двойное нервное кольцо по краю зонтика, состоящее из скопления нервных клеток - прототипа нервных центров (рис. 3.5, Б). Кольцо иннервирует *парус* – сократительную кольцевую складку эктодермы, щупальца и органы чувств. Переход к свободному передвижению привел к формированию у медуз дистантных рецепторов, связанных с нервным кольцом. Так, у основания щупалец имеются светочувствительные глазки, у некоторых видов – с хрусталиком.

### 3.11 Узловая нервная система

Узловая нервная система состоит из нейронов, расположенных группами в составе узлов, или ганглиев. Такой тип характерен для плоских, круглых и кольчатых червей, разных групп членистоногих. Нейроны узловой нервной системы по своей организации коренным образом отличаются от нервных клеток диффузной нервной системы. На этом этапе эволюции усложнилось строение нервных клеток: появилось тигроидное вещество, увеличились размеры ядра, специализировались функции внутриклеточных систем. Одновременно происходила концентрация нейронов в узлы, то есть централизация. Усложнение и увеличение числа нейронов сопровождалось ростом их морфологического и функционального разнообразия. Нейроны узловой нервной системы отличаются по размеру, форме, числу отростков. Формирование нервных узлов привело к обособлению и структурной и функциональной специализации трех типов нейронов – чувствительных, двигательных и вставочных. К узлу подходят аксоны чувствительных нейронов, выходят - аксоны вставочных или двигательных нейронов. Чувствительные нейроны сохраняют первичную биполярную форму. В составе узловой нервной системы имеются волокна, покрытые многослойной оболочкой, напоминающей миелиновую оболочку вокруг отростков нейронов позвоночных. Скорость проведения в таких волокнах намного выше, чем в аксонах такого же диаметра без миелинизации. В гигантских аксонах кальмаров, дождевых червей и тараканов скорость проведения импульса достигает 30 - 35 м/с. Роль гигантских аксонов в узловой нервной системе особая. Проходя вдоль нервной цепочки без перерыва, они обеспечивают

скоростные двигательные реакции животного. Ганглии узловой нервной системы беспозвоночных могут быть организованы в составе *ортогона*, *лестничной*, *разбросанно-узловой нервной системы*, а также в виде *брюшной нервной цепочки*, *окологлоточного нервного кольца* и *головного мозга* (рис. 3.6).

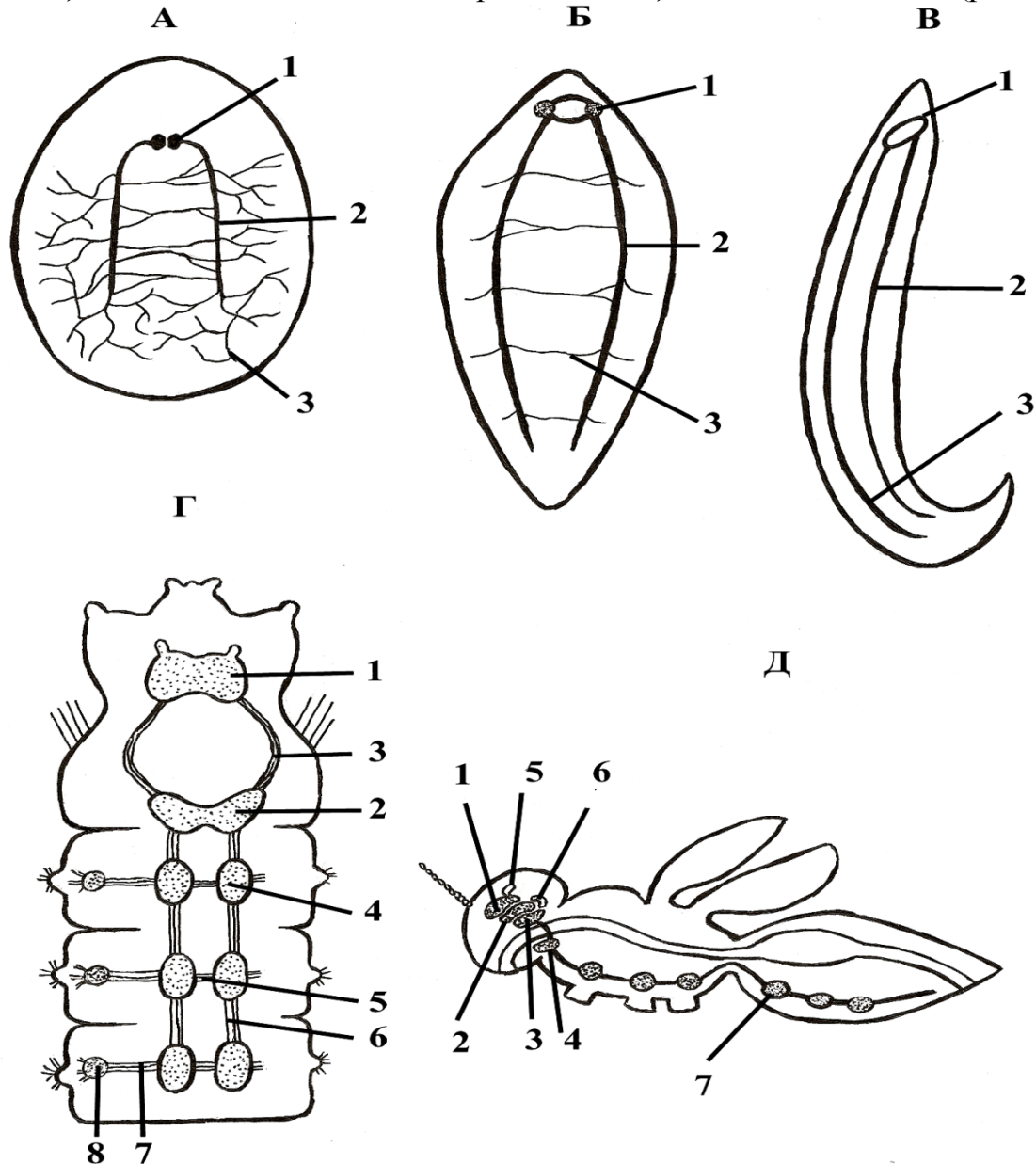


Рис. 3.6. Эволюция узловой нервной системы у беспозвоночных (рисунок авторов) :  
 А – Диффузно-узловая нервная система турбеллярий: 1 – парный мозговой ганглий, 2 – брюшные продольные нервные стволы, 3 – диффузные нервные сети;  
 Б – Ортогональная нервная система сосальщиков: 1 – парный церебральный ганглий, 2 – продольные нервные стволы, 3 – комиссуры;  
 В – Упрощенная ортогональная нервная система круглых червей: 1 – окологлоточная комиссура, 2 – брюшной нервный ствол, 3 – спинной нервный ствол;  
 Г – Брюшная нервная цепочка кольчатых червей: 1 – головной мозг, 2 – подглоточный ганглий, 3 – окологлоточная коннектива, 4 – сегментарный ганглий брюшной нервной цепочки, 5 – комиссуры, 6 – коннективы, 7 – подиальный нерв, 8 – подиальный ганглий;  
 Д – Головной мозг и брюшная нервная цепочка членистоногих: 1 – протоцеребрум, 2 – дейтоцеребрум, 3 – тритоцеребрум, 4 – подглоточный ганглий, 5 – грибовидные тела, 6 – нейрогемальный орган, 7 – ганглии брюшной нервной цепочки

### 3.12 Нервная система плоских червей

У первых билатерально-симметричных трехслойных животных нервная система, вероятно, напоминала *ортогон* – лестницу, решетку. Ортогон современных плоских червей (например, сосальщиков) состоит из парного мозгового (церебрального) ганглия, расположенного на переднем конце тела (рис. 3.6, Б). От него отходят несколько пар продольных *коннектив* - нервных тяжей (стволов), соединенных между собой многочисленными поперечными или кольцевыми нервными тяжами – *комиссурами*. Имеются варианты с 2, 4 и 6 продольными стволами. Образование пары церебральных ганглиев представляет собой прогрессивный момент в развитии узловой нервной системы, который наметился еще у кишечнополостных: у плоских червей происходит централизация нервных элементов на переднем конце тела.

Однако у некоторых свободно живущих плоских червей – турбеллярий – сохранился более примитивный план строения нервной системы, близкий к диффузному – *диффузно-узловой* тип (рис. 3.6 А). Он является промежуточным между диффузной нервной системой и системой типа ортогон: имеется парный мозговой ганглий на переднем конце тела, от которого отходит сеть нервных тяжей. Продольные стволы выражены плохо и лежат с брюшной стороны, а не латерально, как у других плоских червей. На головном конце у свободно живущих плоских червей имеется группа вкусовых клеток и «глаза» - небольшие ямки с расположенными в них фоточувствительными клетками. При общей ограниченности форм поведения и строения нервной системы эти плоские черви демонстрируют простейшие ориентировочные рефлексы. Но у паразитических форм наблюдается частичная или полная редукция органов чувств и нервных клеток.

### 3.13 Нервная система круглых червей

Большинство круглых червей (нематод) так же, как и плоские черви, имеют *ортогональный* тип нервной системы. В состав ортогона входит 2 - 6 тонких продольных тяжей, соединенных единственной окологлоточной комиссурой, которую часто называют «мозгом» (рис. 3.6, В). Продольные стволы расположены симметрично в дорзальном, вентральном и латеральном положении. Если в теле червя есть 6 стволы, то только 2 из них - вентральный и дорсальный считаются главными. Остальные стволы не имеют связи с круговым ганглием. Они представлены в виде пучков нейронов. Иными словами, у круглых червей, по сравнению с плоскими, происходит уменьшение количества комиссур, что, скорее всего, является вторичным и связано с паразитическим образом жизни большинства нематод. Эти примеры иллюстрируют такие направления эволюции по А. Н. Сереврцеву, как *дегенерация* и *олигомеризация органов*, которые в данном случае касаются нервных структур. Ключевой особенностью ортогона нематод является то, что

нервные стволы проходят через валики гиподермы, а также не имеют длинных отростков, проникающих к мышечным клеткам. Наоборот, мышечные клетки образуют отростки, которые оканчиваются на дорзальном и вентральном нервных стволах. Нематоды – многочисленная группа животных, однако строение их нервной системы крайне однообразно. Несмотря на упрощение строения, нематоды хорошо воспринимают запахи и реагируют на свет. За это отвечают *сенсиллы* – рецепторные органы беспозвоночных, имеющие очень разнообразное строение.

### 3.14 Нервная система кольчатых червей

Прогрессивным этапом эволюции узловых нервной системы явилось появление **б р ю ш н о й н е р в н о й ц е п о ч к и** у кольчатых червей. Тип Кольчатые черви открывает в системе животных высший уровень организации – целомических животных, для которых характерна сегментация тела – *метамерия*. В связи с развитием метамерии нервные узлы брюшной нервной цепочки попарно концентрируются в каждом сегменте тела на брюшной стороне под кишечной трубкой. Узлы, или ганглии, связаны между собой при помощи тонких тяжей нервных волокон - *комиссур* и *коннектив*, что напоминает лестничный вариант узловых нервной системы. Поперечные комиссуры связывают ганглии одного сегмента, а продольные коннективы соединяют ганглии соседних сегментов. По мере усложнения организации кольчатых червей наблюдается сближение отдельных сегментов и даже их слияние. Вследствие этого парные ганглии также сближаются и образуют более крупные нервные узлы брюшной нервной цепочки (рис. 3.6, Г).

У полихет, самых высоко организованных из кольчатых червей, появление специализированных органов передвижения – *параподий* - усложнило сегментарное строение брюшной нервной цепочки. Один парный узел посылает свои чувствительные и двигательные волокна в «свой» сегмент и в два соседних. Таким образом, каждый ганглий имеет три пары боковых параподиальных нервов, каждый из которых является смешанным и иннервирует три сегмента. Приходящие с периферии чувствительные волокна попадают в ганглий через вентральные корешки нервов. Двигательные волокна выходят из ганглия по дорсальным корешкам нервов. Другими словами, чувствительные нейроны расположены в вентральной части ганглия, а двигательные - в дорсальной. Это отличает расположение компонентов рефлекторных дуг у кольчатых и хордовых (у хордовых нервная трубка лежит в организме дорзально, а двигательные нервные клетки и образуемые ими корешки расположены вентрально). В ганглиях кольчатых червей также имеются мелкие нервные клетки, расположенные латерально: между чувствительными и двигательными нейронами. Они образуют *стоматогастрическую нервную систему* и иннервируют внутренние органы, поэтому их отчасти можно рассматривать в качестве гомологов вегетативных нейронов хордовых.

Усложнение ганглиев брюшной нервной цепочки имеет большое значение в эволюции нервной системы, поскольку благодаря им параподии приобрели автономный центр управления. В то же время в центре сегментарных ганглиев у кольчатых червей из отростков нейронов, волокон и глиальных клеток формируется микросеть – *нейропилль*. В составе нейропиля тела нейронов располагаются на периферии. Нейропилль обеспечивает тесное взаимодействие нервных отростков, способствуя распределению нервных импульсов среди нескольких тысяч нейронов. Диффузное расположение нейронов в ганглиях свидетельствует о том, что этот признак является очень древним, и даже примитивным, и в узлах у кольчатых червей серое вещество пока еще не сформировано.

Значительная часть интегративных нервных центров у кольчатых червей, как и у большинства животных с двусторонней симметрией, сосредоточена на переднем конце тела, где развиваются важнейшие органы чувств. Именно здесь формируется **г о л о в н о й м о з г**. Два *надглоточных ганглия* соединяются с крупным *подглоточным нервным узлом* с помощью коннективов, которые огибают глотку. Эти узлы и коннективы образуют *окологлоточное нервное кольцо*. Надглоточные нервные узлы являются самой передней частью нервной системы и именно они образуют мозг. В его состав входят только чувствительные и ассоциативные нейроны. Двигательных элементов в нем не обнаружено. В мозге выделяют три отдела – *прото-мезо-* и *дейтоцеребрум*, которые иннервируют органы чувств на голове. Протоцеребрум иннервирует щупальца, средняя часть - глаза и антенны. И наконец, задняя часть - дейтоцеребрум - развивается в связи с совершенствованием органов химического чувства. Таким образом, надглоточный ганглий кольчатых червей является высшим ассоциативным центром, получающим информацию от органов чувств и осуществляющим контроль над подглоточным ганглием. Подглоточный узел в свою очередь контролирует нижележащие узлы брюшной нервной цепочки, тогда как сегментарные ганглии не образуют связей длиннее, чем до соседних сегментов.

Появление головного мозга у кольчатых червей существенно отличает их от плоских червей, а разделение головного мозга на 3 отдела отличает кольцецов от круглых червей. Наивысшего развития среди беспозвоночных узловая нервная система достигает у моллюсков и членистоногих.

### **3.15 Нервная система моллюсков**

У примитивных моллюсков (хитонов, или панцирных моллюсков, а также моноплакофор) развивается узловая нервная система лестничного типа, которая напоминает нервную систему некоторых полихет. Она состоит из окологлоточного кольца и четырех продольных стволов, соединенных поперечными комиссурами (рис. 3.7, А).

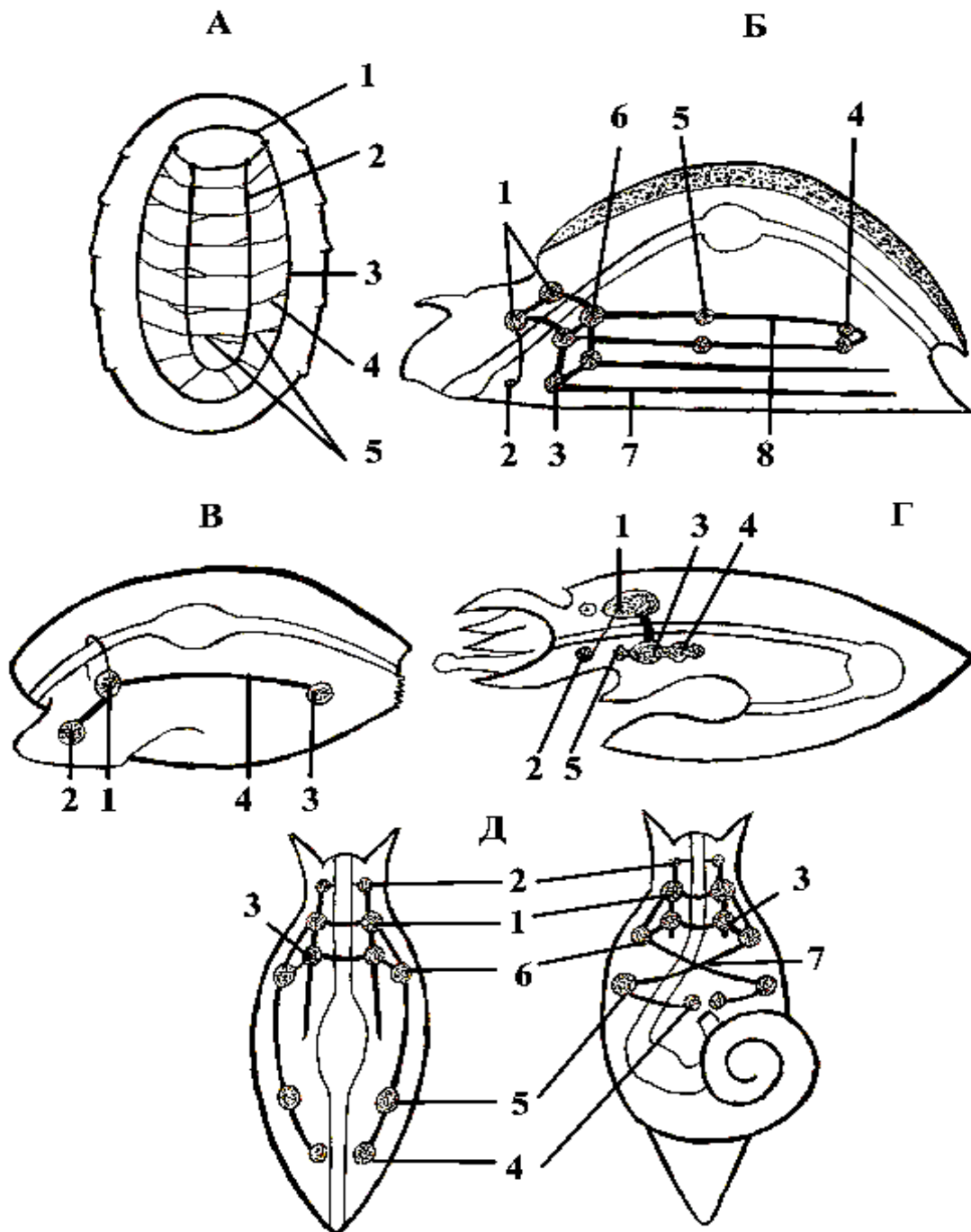


Рис. 3.7. Варианты строения узловой нервной системы у моллюсков (рисунок авторов) :

А – Лестничная нервная система хитонов: 1 – околوجلоточное нервное кольцо, 2 – pedalный продольный ствол, 3 – плевро-висцеральный ствол, 4 – комиссуры, 5 – двойная лестница;

Б – Ключевые ганглии брюхоногих: 1 - церебральные, 2 – буккальные, 3 - pedalные, 4 - висцеральные, 5 - париетальные, 6 – плевральные ганглии, 7 – pedalные нервные стволы, 8 – висцеральные стволы, образующие петлю;

В - Слияние ганглиев у двустворчатых: 1 – церебро-плевральные, 2 – pedalные, 3 – висцеро-париетальные ганглии, 4 – коннектива;

Г – Цефализация у головоногих: 1 – церебральные ганглии (головной мозг), 2 - буккальные, 3 - pedalные, 4 – плевро-висцеральные, 5 – брахиальные ганглии;

Д – Перекручивание нервных стволков у брюхоногих до начала (эпиневральной нервной системы) и после его окончания (хиастоневральная нервная система);

1 - церебральные, 2 – буккальные, 3 - pedalные, 4 - висцеральные, 5 - париетальные, 6 – плевральные ганглии, 7 - перекрест коннектив

У брюхоногих моллюсков нервная система *разбросанно-узлового типа*, состоит из нескольких пар ганглиев, соединенных комиссурами и коннективами:

- *головные* (церебральные), расположенные над глоткой, - иннервируют органы чувств и ротовые лопасти;
- *буккальные* - иннервируют слюнные железы;
- *ножные (педальные)*, расположенные в ноге, - иннервируют ее мышцы;
- *внутренностные (висцеральные)* ганглии лежат в туловище и иннервируют различные внутренние органы;
- *париетальные* - иннервируют жабры (ктенидии) и осфрадии (органы химического чувства);
- *плевральные* - иннервируют мантию.

Ганглии каждой пары соединены между собой *комиссурами*, а ганглии разных пар - *коннективами*. У высоко организованных брюхоногих моллюсков наблюдается концентрация ганглиев вокруг глотки с образованием *окологлоточного нервного кольца* (рис. 3.7, Б).

Необходимо отметить, что характерной особенностью эволюции нервной системы у брюхоногих моллюсков является процесс *торсии* – перекручивания внутренностного мешка и нервных стволов. При этом происходит перекрест коннектив между плевральными и париетальными ганглиями, называемый *хиастоневрией*. Нервная система без такого перекреста называется *эпиневральной*, а с перекрестом стволов – *хиастоневральной* (рис. 3.7, Д). Возможно, процессы торсии, сопровождали эволюцию нервной системы у разных групп животных, поэтому интересно обратить внимание на это явление у брюхоногих моллюсков. В целом, усложнение у них нервной системы способствовало развитию их способностей к передвижению как в водной, так и в наземно-воздушной среде. Однако поведение этих животных, особенно пищевое, остается достаточно однообразным.

У двусторчатых моллюсков происходит упрощение строения нервной системы, что связано с малоподвижным образом жизни, биофильтрацией и утратой головных структур - головы и глотки (рис. 3.7, В). Это пример такого пути эволюции нервной системы, как *дегенерация*. Их нервная система представлена 3 парами ганглиев, среди них: цереброплевральные (образовались в результате слияния церебральных и плевральных ганглиев); педальные ганглии (связаны коннективами с первой парой); висцеропариетальные (образовались в результате слияния висцеральных и париетальных ганглиев, соединены с первой парой длинными коннективами, лежат под задним мускулом-замыкателем).

Головоногих моллюсков называют приматами среди беспозвоночных, что связано с высоким уровнем организации их нервной системы. Головоногие проявляют сложные, инстинктивные формы поведения и реактивного передвижения. В их нервной системе очень сильно заметен процесс цефализации нервных ганглиев (рис. 3.7, Г). Ганглии с различными функциями сливаются над и под пищеварительной трубкой и образуют

крупный головной ганглий - *мозг*. Он имеет большие размеры, в связи с чем в его надглоточной части даже сформировалась мозговая полость. Появляются также дополнительные ганглии: например, крупные оптические ганглии, иннервирующие сложные глаза. При этом глаза у некоторых глубоководных головоногих имеют конвергентное сходство с глазами позвоночных. Зрительные ганглии превращаются в сложные зрительные доли - самые крупные отделы мозга. Нейроны этих долей дифференцируются на ряд форм, отличающихся от униполярных нейронов, характерных для беспозвоночных. В связи с развитием щупалец, способных к манипуляторным движениям, и реактивного способа передвижения, который осуществляется благодаря функционированию мантии и воронки, в состав головного мозга вошли также *педальные ганглии*. Педальные ганглии делятся на парные ганглии щупалец (брахиальные) и воронки (инфундибулярные).

Таким образом, вариабельность организации нервной системы внутри типа Моллюски свидетельствует об их прогрессивной эволюции, высокой приспособленности к условиям существования и широком спектре поведения от примитивного поедания грунта до активной охоты на себе подобных и позвоночных. Моллюски и позвоночные животные имеют общность в механизмах рецепции, способах кодирования информации и образования нейронных ансамблей, что позволяет их использовать в качестве модельных объектов в нейро-физиологических экспериментах.

### 3.16 Нервная система членистоногих

Нервная система членистоногих очень похожа на нервную систему кольчатых червей. Однако, она обладает рядом прогрессивных признаков организации: у членистоногих лучше развит мозг, формирующийся из надглоточного ганглия; появляются нейросекреторные клетки, участвующие в нейрогуморальной регуляции функций организма; более выражены межнейронные взаимодействия. У разных представителей типа наблюдается тенденция к слиянию ганглиев брюшной нервной цепочки с последующей функциональной дифференциацией нейронов, что является примером олигомеризации анатомических структур в эволюции.

Нервная система членистоногих состоит из надглоточных ганглиев, которые образуют головной мозг, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Головной мозг дифференцирован на 3 отдела: *протоцеребрум*, *дейтоцеребрум* и *тритоцеребрум* (рис. 3.7, Д). Протоцеребрум является зрительным центром и расположен на голове. У насекомых он иннервирует глаза и предротовую лопасть головы - акрон. В протоцеребруме могут находиться высшие ассоциативные центры – *грибовидные тела*, в которых нейроны стратифицированы, то есть располагаются слоями. Грибовидные тела не имеют прямой связи с анализаторами, сигналы от различных органов чувств обрабатываются в специализированных центрах головного мозга, и только потом поступают в них. В грибовидных телах происходит интеграция поступившей информации, осуществляется выбор оптимальной для внешних условий



программы поведения. В этом заключается конвергентное сходство этих структур с корой головного мозга некоторых позвоночных и является примером *иерархизации* в эволюции нервной системы. Чем сложнее поведение членистоногих, тем сильнее у них развит головной мозг и грибовидные тела. Данный принцип эволюции нервной системы насекомых особенно заметен у общественных перепончатокрылых – пчел и муравьев.

По сравнению с протоцеребрумом, два других отдела мозга менее выражены. *Дейтоцеребрум* представляет собой хеморецепторный центр, в котором есть нейроны, идущие от обонятельных рецепторов антенн. *Тритоцеребрум* иннервирует верхнюю губу, выражен меньше, чем протоцеребрум и дейтоцеребрум. Этот отдел может отсутствовать, как это характерно для ракообразных.

У всех членистоногих также хорошо развит *подглоточный ганглий*. Он иннервирует ротовой аппарат. *Брюшная нервная цепочка* иннервирует отделы тела, кроме головы (например, у насекомых – грудь и брюшко). У насекомых число ганглиев всегда меньше, чем сегментов тела. В состав их брюшной нервной цепочки в среднем входит не более 10-13 пар ганглиев: 3 грудных и 8 – 10 брюшных. При слиянии сегментов тела происходит слияние ганглиев брюшной нервной цепочки, что приводит к образованию крупных нервных узлов. Так, у тараканов брюшная нервная цепочка состоит из 10 сложных ганглиев, у некоторых мух – из одного грудного узла.

У насекомых особенно заметна связь между нервной и эндокринной системами. Так, у этих животных формируется *нейроэндокринная система*, состоящая из нескольких частей (кардиальных и прилежащих тел, переднегрудных желез). Основным центром нейросекреции у насекомых является *нейрогемальный орган*, расположенный в виде небольшого участка позади головных ганглиев. Он является запасующей частью *кардиального тела*. Из нейросекреторных клеток ганглиев нейроэндокринного комплекса гормоны либо выделяются непосредственно в кровь, либо действуют опосредованно, влияя на эндокринные органы. Например, активность гормона преднегрудных желез *эксидона*, стимулирующего линьку, регулируется *проторакотропным гормоном*, выделяемым кардиальным телом. Появление в эволюции нервной системы нейрогемальных органов у членистоногих свидетельствует о прогрессивной специализации нервных центров, о появлении взаимодействия между нервной и гуморальной системами регуляции функций. На основе этого можно говорить о том, что сформировался принципиально новый тип регуляции, когда нейросекреторные центры могут регулировать работу периферических эндокринных желез.

Таким образом, у членистоногих узловая нервная система имеет наибольшее анатомическое и функциональное разнообразие. Она достигла сложного строения при сохранении своих небольших размеров. Несмотря на небольшой удельный вес нервной системы в организме членистоногих, она складывается из большого числа нейронов (у речного рака она включает до 10 тысяч нервных клеток с огромным количеством межнейрональных

синапсов). Благодаря прогрессивному строению нервной системы у членистоногих формируются многоступенчатые инстинкты; забота о потомстве; сложное половое, пищевое и социальное поведение. Так, например, у насекомых имеются виды, способные заботиться о потомстве, формировать коллективные формы поведения, «разводить» тлей, заниматься «сельским хозяйством», выращивая съедобные растения и грибы. Высокого уровня развития достигают органы чувств: сложные глаза, органы обоняния и осязания, различные механорецепторы, управляющие положением тела и его частей в пространстве. Тип включает более 1.5 миллионов известных видов и благодаря прогрессивным чертам организации нервной системы является самой процветающей группой животных.

### 3.17 Нервная система иглокожих

Строение нервной системы иглокожих представляет интерес в связи с тем, что, несмотря на резкие отличия, между иглокожими и хордовыми существуют родственные связи. Так, для иглокожих, полухордовых и хордовых характерна *вторичноротость*. Общим предком всех вторичноротых было билатерально-симметричное свободноживущее животное с тремя парами целомических мешков. На это указывает наличие стадии развития, сходной у всех вторичноротых. У иглокожих данной стадии соответствует личинка – *диплевула* (у хордовых личинки-диплевулы нет). Появление первых иглокожих вероятно связано с переходом плавающего гипотетического предка, похожего на личинку современных иглокожих, к сидячему образу жизни и приобретением им радиальной симметрии.

Нервная система взрослых иглокожих имеет радиальное строение (рис. 3.8). Ее центральная часть представлена околопищеводным нервным кольцом, от которого радиально тянутся нервные стволы, залегающие в наружном эпителии лучей. Существует три уровня залегания трех параллельных радиальных сетей. Производным эктодермы является *эктоневральная нервная система*, которая располагается *вентрально*, что напоминает расположение узловой нервной системы кольчатых червей. Однако у иглокожих нет выраженных ганглиев, а нейроны в стволах располагаются диффузно.

Над эктоневральной системой располагается *гипоневральная нервная система*, также состоящая из нервного кольца и нервных стволов. На аборальной стороне тела имеется еще одна радиальная нервная система – *периневральная*. Каждая из трех параллельных радиальных сетей выполняет собственные функции. Эктоневральная нервная система регулирует движение лучей, амбулакральных ножек, гипоневральная – внутренних органов, а периневральная - органов чувств. Интересно дорзальное расположение гипоневральной и периневральной нервной системы у иглокожих, что позволило ряду ученых выдвинуть гипотезу о связи такого расположения нервных структур у общего предка иглокожих и хордовых. Однако происхождение этих уровней нервной системы иглокожих связано в основном с эпителием целомических полостей (у хордовых дорзально

расположенная нервная трубка имеет эктодермальное происхождение). Все это свидетельствует о том, что периневральная и гипоневральная части нервной системы иглокожих возникли вторично, что не позволяет их рассматривать в качестве гомологов нервной трубки.

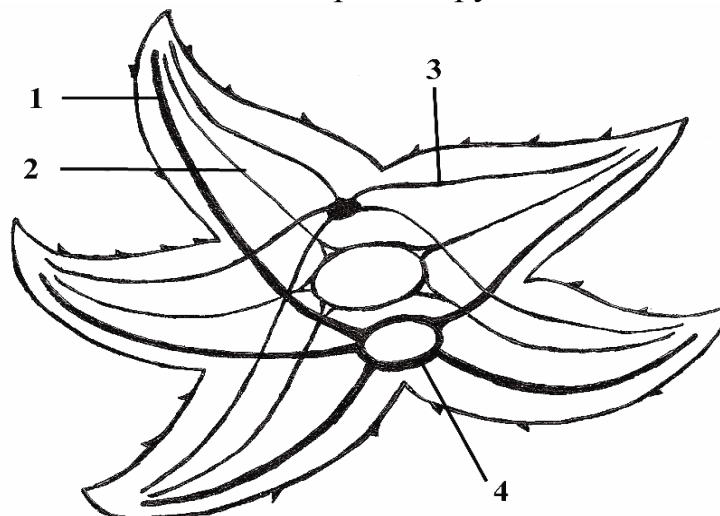


Рис. 3.8. Радиальная нервная система иглокожих (По: Шарова, 1999) :  
1 – эктоневральная нервная система, 2 – гипоневральная нервная система,  
3 – периневральная нервная система, 4 – околопищеводное нервное кольцо

Таким образом, у иглокожих возникает нервная система, характерная для большинства беспозвоночных с узловым типом нервной системы. В ее строении у личинок современных иглокожих до сих пор пытаются найти специфические черты, которые позволили бы объяснить происхождение трубчатой нервной системы у хордовых.

**ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ  
СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 3  
«НЕРВНАЯ СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ»**

**Внеаудиторные задания**

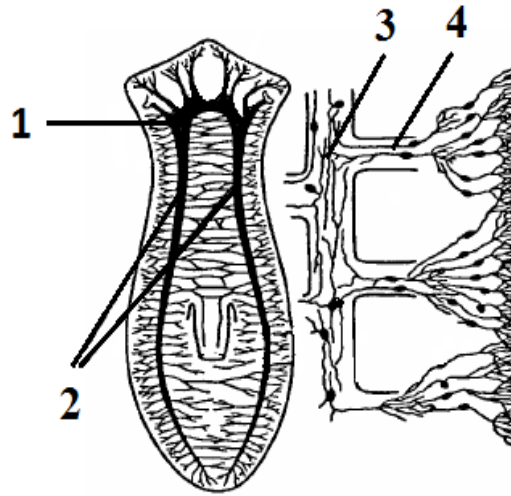
**Задание 3.1. Проблемно-ориентированные задачи.**

**Используя материалы главы и дополнительную литературу об особенностях организации и эволюции нервной системы беспозвоночных, дайте ответы на следующие вопросы.**

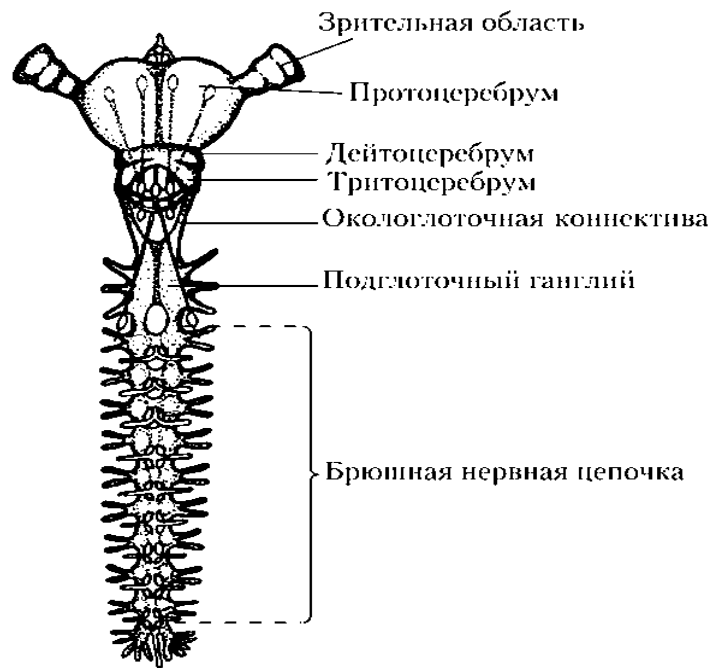
1. Каким образом оказывал влияние на эволюцию нервной системы образ жизни и характер локомоций беспозвоночных?
2. Охарактеризуйте процессы, сопровождающие эволюцию нервной системы беспозвоночных: специализацию, централизацию и цефализацию.
3. Назовите известные вам гипотезы, затрагивающие происхождение нервных клеток.
4. Как отличается расположение элементов нервной системы в организме различных беспозвоночных?
5. Какие морфо-функциональные отличия характеризуют диффузный и узловый тип нервной системы?
6. Назовите ключевые группы беспозвоночных, имеющих диффузную нервную систему.
7. Что представляется собой нервная система типа ортогон, какие животные обладают такой нервной системой?
8. Опишите прогрессивные особенности биологии и экологии животных с узловым типом нервной системы.
9. Какое значение в эволюции беспозвоночных имело появление головного мозга?
10. Назовите особенности нервной системы беспозвоночных, обладающих билатеральной симметрией тела.
11. Назовите особенности организации головоногих моллюсков и социальных насекомых. Можно ли на основании строения нервной системы этих беспозвоночных судить о биологическом прогрессе этих групп?
12. Назовите ключевые особенности классификации и строения органов чувств у кишечнополостных, кольчатых червей, моллюсков, членистоногих и иглокожих.
13. Опишите основные рецепторные и медиаторные системы насекомых.
14. В чем сущность и значение конвергентного сходства в строении нервной системы и органов чувств головоногих и некоторых хордовых?
15. Назовите черты прогрессивного усложнения нервной системы у представителей разных типов беспозвоночных?
16. У головоногих моллюсков скорость проведения нервного импульса по гигантским нервным аксонам может достигать 100 м/с. Однако наибольших показателей скорости проведения нервного импульса достигает у позвоночных в мякотных нервных волокнах, в которых она составляет 120 м/с. Какие особенности строения отростков нейронов у

МОЛЛЮСКОВ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ МОГУТ ОБЪЯСНИТЬ ТАКУЮ ВЫСОКУЮ СКОРОСТЬ?

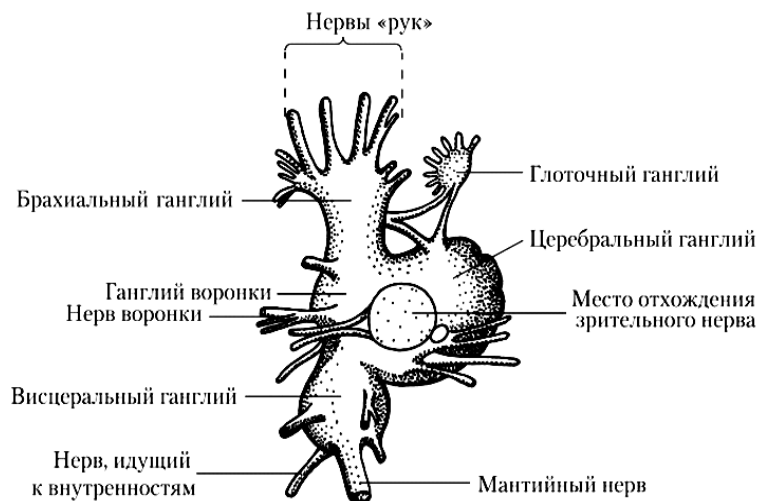
17. Какие типы нервной системы беспозвоночных животных приведены на рисунках под буквами А, Б, В? Каким животным они принадлежат? Какие структуры обозначены под цифрами 1 - 4?



**А**



**Б**



**В**

### **Задание 3.2. Верны ли следующие утверждения? Ответы поясните.**

1. Предполагают, что исходной формой в эволюции нервной системы у всех животных была диффузная.
2. В ходе эволюции у круглых червей сформировалась стволовая нервная система, нейроны которой разбросаны в эктодерме в виде сети.
3. Основными направлениями эволюционного развития нервной системы были централизация элементов, цефализация (развитие головного мозга и головных ганглиев) и общее увеличение числа нейронов и их синаптических связей.
4. Миелинизация нервных волокон существенно повысила скорость проведения нервного импульса по гигантским аксонам кальмара до 100 м/с.
5. В онтогенезе у беспозвоночных нервная система развивается из эктодермы и энтодермы.
6. Нервные и мышечные клетки могли иметь общее происхождение.
7. Все нейроны диффузной системы – мультиполярные.
8. Скорость распространения возбуждения по нейронам диффузной нервной системы очень низкая.
9. Механизм сальтаторного проведения нервного импульса появляется еще у турбеллярий.
10. У гидромедуз нервная система имеет признаки централизации.
11. Упрощение строения нервной системы у большинства паразитических плоских червей является признаком биологического прогресса.
12. Нервная система у дождевого червя имеет метамерное строение.
14. Появление нейропиля в ганглиях полихет доказывает родство диффузной и узловой нервной системы.
15. Значение термина «головной мозг» применяется к такому строению нервной системы, когда происходит концентрация ганглиев на головном конце тела и образование нервных центров.
16. Разбросанно-узловой тип строения нервной системы у насекомых является вариантом организации узловой нервной системы в целом.
17. У головоногих моллюсков головной мозг отсутствует.
18. У насекомых сокращается количество нервных узлов в узловой нервной системе, что упрощает ее организацию.
19. Нейрогемальный орган у насекомых – аналог гипофиза позвоночных животных.
20. Нейрогемальный орган у насекомых – гомолог гипофиза позвоночных животных.

### **Задание 3.3 Тест. Выполните тест, выбрав один из предложенных вариантов ответа.**

1. Раздражимость – это
  - а) движение одноклеточного животного по направлению к раздражителю
  - б) реакция возбуждения

в) движение одноклеточного животного по направлению от раздражителя

г) последовательность комплекса ответных реакций организма на внешние воздействия.

2. Диффузная нервная система характерна для

- а) кольчатых червей
- б) хитонов
- в) гребневиков
- г) двустворчатых моллюсков.
- д) полихет.

3. Nervная система стволового типа характерна для

- а) планарии
- б) ланцетника
- в) дождевого червя
- г) губок
- д) морских звезд.

4. Узловой тип нервной системы не характерен для:

- а) кольчатых червей
- б) хитонов
- в) пресноводной гидры
- г) двустворчатых моллюсков.
- д) полихет.

5. Nervная система представлена брюшной нервной цепочкой и головным мозгом у

- а) ланцетника
- б) губок
- в) голотурии
- г) гидроидных полипов
- д) муравья.

6. У каких животных отсутствует нервная система

- а) ланцетника
- б) губок
- в) голотурий
- г) гидроидных полипов
- д) турбеллярий.

7. Плоские черви имеют нервную систему

- а) диффузную
- б) нервные стволы связаны комиссурами, есть головной ганглий
- в) есть один нервный ствол
- г) в виде брюшной нервной цепочки.

8. Нервная система у кольчатых червей состоит из
- нервных клеток, образующих нервную сеть
  - двух головных узлов и нервных стволов с ответвлениями
  - окологлоточного нервного кольца и отходящих от него нервов
  - окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки.
9. Узлы нервной системы кольчатых червей располагаются
- на брюшной стороне тела
  - диффузно по всему телу
  - на спинной стороне тела
  - только в передней части тела.
10. Найдите характеристики нервных клеток тела гидры
- руководят работой стрекательных клеток, вызывающих поражение жертвы
  - участвуют в сокращении стенки тела благодаря наличию сократительных белков
  - образуют эктодермальный покров тела
  - осуществляют ответ организма на раздражение
  - участвуют в передвижении.
11. У круглых червей
- нервная система представлена окологлоточным кольцом и брюшной нервной цепочкой
  - нервная система представлена головным нервным узлом, от которого отходят два ствола
  - нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом, от которого отходят 8 парных нервных стволов с комиссурами
  - нервная система представлена сетью из нейронов.
12. Нервная система моллюсков представлена
- глоточным нервным кольцом и парой нервных стволов
  - несколькими нервными узлами, расположенными в разных частях тела и соединенных нервными тяжами
  - брюшной нервной цепочкой
  - сетью из нейронов.
13. Установите последовательность усложнения органов нервной системы в эволюции животных. Запишите соответствующую последовательность цифр.
- наличие окологлоточного кольца и брюшной нервной цепочки
  - наличие головных ганглиев и боковых стволов
  - формирование нервной трубки
  - образование нервного сетчатого сплетения
  - наличие борозд и извилин в коре больших полушарий
  - дифференциация переднего мозга на два полушария.



### Задание 3.4. Таблица.

Используя дополнительную литературу, познакомьтесь с особенностями биологии и экологии различных групп беспозвоночных, строением их нервной системы и органов чувств. Обратите внимание, что уровень организации животного, его способность к сложным формам движения, поведение и взаимодействие с окружающей средой, наличие сложно устроенных органов чувств - определяется уровнем развития нервной системы. Затем заполните таблицу по приведенному ниже образцу (табл. 3.1).

Таблица 3.1 - Сравнительная характеристика организации нервной системы у разных групп беспозвоночных животных

| Тип              | Ключевые группы    | Образ жизни и характер локомоций | Особенности внешней и внутренней морфологии | Тип нервной системы | Расположение нейронов нервной системы в организме | Особенности строения нервной системы | Скорость проведения нервного импульса | Органы чувств |
|------------------|--------------------|----------------------------------|---|---------------------|---|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------|
| Кишечнополостные | Гидроидные         |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Сцифоидные медузы  |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Плоские черви    | Ресничные черви    |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Сосальщикообразные |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Ленточные черви    |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Круглые черви    | Нематоды           |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Коловратки         |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Кольчатые черви  | Полихеты           |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Олигохеты          |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Моллюски         | Хитоны             |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Двустворчатые      |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Брюхоногие         |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Головоногие        |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Членистоногие    | Ракообразные       |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Паукообразные      |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Многоножки         |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
|                  | Насекомые          |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |
| Иглокожие        | Морские звезды     |                                  |   |                     |   |                                      |                                       |               |

## ТЕМА 4. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХОРДОВЫХ

### 4.1 Основные направления филогенеза трубчатой нервной системы

Трубчатая нервная система - высший этап структурной и функциональной эволюции животных. Трубчатая нервная система характерна только для представителей типа Хордовые: как для более простых форм, таких как ланцетник (подтип Бесчерепные), так и для млекопитающих и человека (подтип Позвоночные). У них центральная нервная система закладывается в виде *нервной трубки* с полостью внутри – *невроцелем*. Несмотря на сходство строения и функционирования нейронов у беспозвоночных и хордовых, трубчатая нервная система отличается от других вариантов организации нервных систем, поэтому необходимо обозначить ее специфические признаки и основные направления филогенеза:

1) В эмбриогенезе у всех хордовых происходит образование нервной трубки только из эктодермы. Нервная трубка закладывается дорзально, а не вентрально, как, например, брюшная нервная цепочка у кольчатых червей. Нервная трубка и ее производные у позвоночных – спинной и головной мозг - развиваются над хордой.

В настоящее время в нейробиологии остается открытым вопрос об исходном, предковом, типе строения нервной системы, который в процессе эволюции трансформировался в трубчатую нервную систему у гипотетического вторичноротого предка хордовых животных. У беспозвоночных расположение узлов нервной системы в организме существенно отличается по сравнению с нервной трубкой. В настоящее время обсуждается несколько гипотез о происхождении трубчатой нервной системы у хордовых. По одной гипотезе, узловатая нервная система у беспозвоночных животных возникла путем обособления чувствительных клеток, расположенных в эпителии с брюшной стороны. Эти специализированные клетки погружались все глубже под защиту покровного эпителия, где происходила их концентрация. У предков хордовых животных, по-видимому, также имелась продольная полоса чувствующего эпителия, которая погружалась под эктодерму, но располагалась она уже на спинной стороне. Сначала нейроэктодерма функционировала в виде чувствительной пластинки с открытым желобком, а затем желобок замкнулся в трубку. После этого события значительная часть нервной трубки, вероятно, утратила значение органа чувств и превратилась в центральный нервный аппарат.

По другой гипотезе, предки хордовых испытали *инверсию* сторон тела, и нервная система, которая первоначально развивалась на брюшной стороне, стала функционировать на физиологически новой спинной стороне. Еще Ж. Сент-Илер, доказывая единство планов строения членистоногих и позвоночных, писал: «Взгляните на рака, опрокинутого на спину, и вы увидите, что все системы органов располагаются у него так же, как у позвоночных животных».

Еще одна гипотеза опровергает предыдущую идею «перевернутости». Выдвинуто предположение, что у гипотетического предка хордовых могло быть два нервных ствола, лежащих как с брюшной, так и со спинной стороны. В ходе эволюции брюшной ствол мог редуцироваться и остаться только спинной. Например, у современных представителей класса Кишечнодышащие из типа Полухордовые (ближайших родственников хордовых) имеются два продольных нервных ствола: брюшной и спинной. Спинной ствол у них частично свернут в трубку, точно так же, как у хордовых животных.

Поскольку единого общепринятого мнения о происхождении трубчатой нервной системы в настоящее время не существует, то традиционно принято считать, что ЦНС хордовых животных не гомологична ЦНС беспозвоночных.

3) Нейроны, которые являются производными клеток нервной трубки, в нервной системе хордовых могут образовывать комплексы, разного строения и уровня организации (рис. 4.1). Эти комплексы, в целом, повторяют этапы эволюции нервной системы у животных.

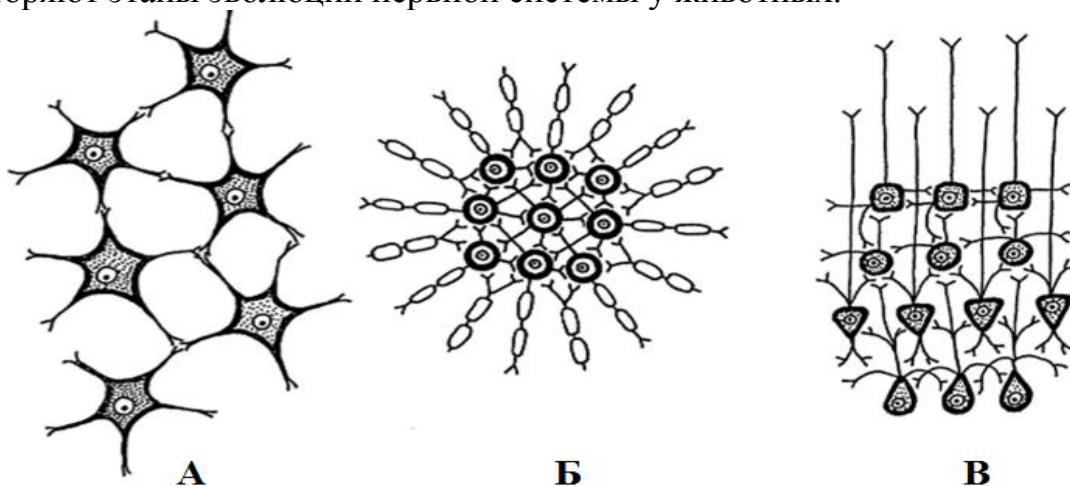


Рис. 4.1. Типы (уровни) организации нейронов в нервной системе хордовых животных :  
 А – ретикулярный, Б – ядерный и ганглионарный, В - корковый

Выделяют ретикулярный, ядерный и корковый типы (уровни) организации нейронов в трубчатой нервной системе хордовых. Нейроны с *ретикулярной организацией* не образуют плотных скоплений, а расположены диффузно, разбросанно. Соединяющие их нервные волокна напоминают сеть (от лат. *reticulum* - сеть). Это самый древний уровень организации трубчатой нервной системы. Диффузное расположение нейронов встречается, например, в спинном мозге и стволе головного мозга позвоночных животных в составе ретикулярной формации. В случае, когда нейроны образуют достаточно компактные неслоистые скопления, которые, если они находятся в ЦНС, называются *ядрами*; и нервными *ганглиями* (или *узлами*), если они находятся в периферической нервной системе. В составе ЦНС соседние ядра отделены друг от друга прослойками белого вещества. По сравнению с беспозвоночными, у хордовых животных отмечается меньшее разнообразие высоко специализированных ганглиев и отсутствие окологлоточного нервного кольца. В случае, когда нервные клетки образуют слои, причем в каждом слое

находится один или несколько типов нейронов, сходных по строению и функциям, выделяют *корковый уровень организации* нервных клеток. Это самый прогрессивный уровень строения трубчатой нервной системы, характерный только для позвоночных животных.

5) У позвоночных при образовании структур серого вещества продолжается процесс *централизации*. Формируется спинной мозг, который заканчивается в ее головном конце большой ганглиозной массой - головным мозгом (рис. 4.2). У позвоночных животных вид трубки имеет только спинной мозг. Однако особенности формирования головного и спинного мозга в филогенезе и онтогенезе позвоночных позволяют объединить в единый тип строения как спинномозговой нервный тяж, так и ганглиозную массу головного мозга.

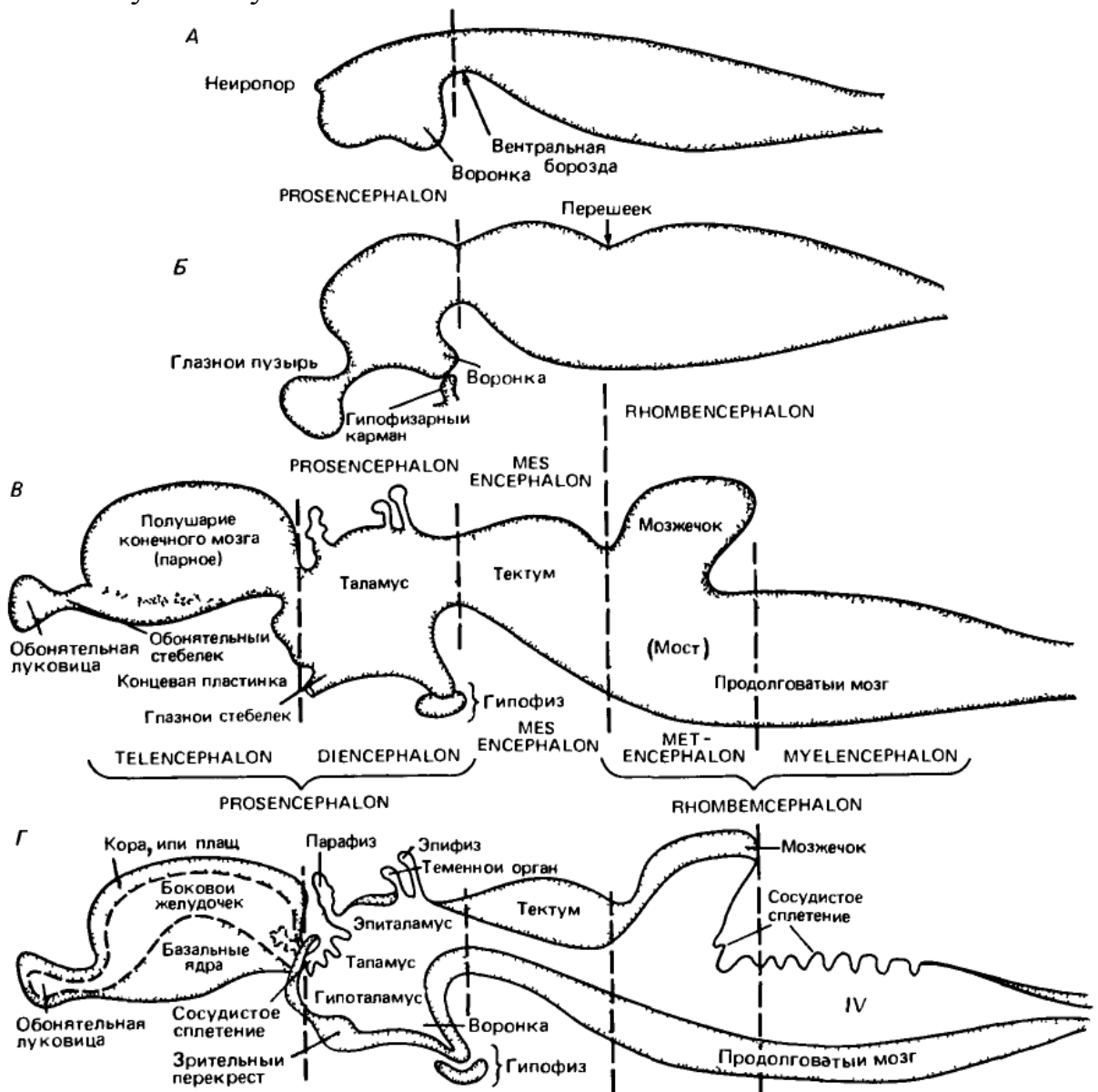


Рис. 4.2. Схемы, отражающие последовательность эволюции основных отделов и структур головного мозга позвоночных животных (По: А. Ромер, Т. Парсонс, 1992) :

А - В нервной трубке дифференцированным является только первичный передний мозг (*prosencephalon*), Б - Намечаются три основных отдела, В - Стадия пяти отделов,

Г - Специализация и дифференциация отделов головного мозга

б) Как проявление процессов централизации структур нервной ткани, на переднем конце нервной трубки у позвоночных животных происходила *энцефализация* - прогрессирующее развитие отделов головного мозга (*encephalon*) как высшего координирующего органа ЦНС, состоящего из множества взаимосвязанных между собой нервных клеток и их отростков, нейроглии, волокон, сосудов. Головной мозг, развиваясь в прогрессивном ряду позвоночных как передний отдел нервной трубки и проходя стадии трех и пяти мозговых пузырей, к завершению органогенеза претерпевает значительные изменения формы при существенном нарастании объема. У разных позвоночных животных головной мозг построен по единому плану и состоит из 5 отделов, прогрессивная эволюция которых происходила в направлении: продолговатый мозг → мост и мозжечок → средний мозг → промежуточный мозг → передний мозг (рис. 4.2). Филогенез головного мозга протекал в связи с усилением двигательной активности животных и возрастанием объема информации, поступающей от органов чувств. Передний мозг сформировался в ходе развития динамических связей с органом обоняния, средний – с органами зрения, а задний – со статокинетическим анализатором, внутренним ухом и органами боковой линии.

7) Из невроцеля нервной трубки происходит формирование полостей: мозговых желудочков и спинномозгового канала. Мозговые желудочки сообщаются между собой, а в области продолговатого мозга они сообщаются со спинномозговым каналом. Все они заполнены спинномозговой жидкостью, которая образуется в сосудистых сплетениях за счет фильтрации плазмы крови. В желудочках различают *дно (основание)* и *крышу (мантию или плащ)* из нервной ткани. Усложнение строения нервной трубки сначала наблюдается в ее глубоких слоях, расположенных ближе к ее полостям.

8) Теленцефализация – эволюционное развитие структур переднего мозга (его другие названия – конечный или большой) - в онтогенезе позвоночных проходит сходным образом. Нервная трубка заканчивается спереди *конечной*, или *терминальной, пластинкой*. По бокам от нее формируются вздутия с полостью внутри – будущие полушария и боковые желудочки переднего мозга, окруженные нервной тканью. В зависимости от уровня развития нервной системы, в области дна желудочков развиваются зачатки серого вещества - *полосатых тел (pallaeostriatum)*, а в области крыши – структуры древней (*palleocortex s. pallaeopallium*) и старой (*archicortex s. archipallium*) коры. Новая кора, или неопаллиум, или неокортекс (*neocortex s. neopallium*) является самой «молодой» структурой, которая достигает наиболее прогрессивного развития у млекопитающих и человека.

Таким образом, в поверхностных слоях переднего мозга высокими темпами развивается кортикализация - процесс формирования коры из серого вещества с постепенным переходом к ней функций высшего нервного центра. Новая кора содержит чувствительные (проекционные соматочувствительные, обонятельные, зрительные, слуховые, вкусовые), двигательные (моторные) и ассоциативные зоны. Все сенсорные и моторные зоны занимают не более 20% поверхности коры. Кортикализация связана с

резким увеличением площади ассоциативных областей, которые преобладают в новой коре. *Ассоциативные зоны* служат для интеграции различных сенсорных влияний, которые переключаются в связанную с ними двигательную (моторную) зону и используются для определения наиболее подходящих ответных реакций организма. В них идет высший анализ и синтез раздражений. В результате формируются сложные формы сознания, запоминания, обучения и мышления, а результаты их деятельности составляют интеллект (способность организма использовать полученные знания) и высшие формы поведения. Таким образом, в отличие от ганглиозных структур серого вещества, кора мозга обладает рядом свойств, характерных только для нее. Важнейшее из них - чрезвычайно высокая пластичность и надежность, как структурная, так и функциональная, что является доказательством прогрессивной эволюции переднего мозга.

9) Передний мозг в эволюции различных групп позвоночных формировался двумя принципиально разными путями, в связи с чем можно выделить два его типа: инвертированный и эвертированный. Характерная черта строения *инвертированного переднего мозга* - наличие в полушариях латеральных, или боковых, желудочков. Разрастающиеся боковые части нервной трубки заворачиваются внутрь так, что плащ оказывается снаружи. Такого типа мозг имеют круглоротые, хрящевые и двоякодышащие рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. Полушария *эвертированного типа* лишены желудочков. Единственной группой позвоночных с таким типом переднего мозга являются лучеперые рыбы. У них дорзальная часть нервной трубки, то есть ее крыша из серого вещества, развивается в разные стороны от терминальной пластинки сначала в латеральном, а затем в вентральном направлении. Поэтому серое вещество оказывается во внутренних и вентральных областях переднего мозга, а его крыша остается тонкой, эпителиальной, лишенной нервных клеток.

10) С развитием головного мозга у позвоночных животных происходит более четкое разделение нервной системы на центральный и периферический отделы при одновременном снижении автономности периферических структур. Идет развитие и усложнение проекционных, комиссуральных и ассоциативных нейронных связей и проводящих путей между вновь образующимися нервными центрами. Происходит *иерархизация* – развитие соподчинённости одних структур нервной системы - другим. В процессе эволюции это приводит к появлению анатомических субстратов для развития *высшей нервной деятельности* у млекопитающих. Иерархизация включает и процесс *субординации*, который выражается в том, что центры нижних уровней ЦНС в ходе эволюции не деградируют, а становятся промежуточными нервными центрами. Они встраиваются в систему связей новых высших нервных центров, дополняя их иннервацию. Так, более древние отделы ЦНС имеют сегментарную организацию – спинной мозг, продолговатый мозг, средний мозг. Их центры иннервируют строго определенные участки тела, закладывающиеся сегментарно. Более молодые отделы – надсегментарные: промежуточный мозг, мозжечок, кора больших полушарий, - не имеют

непосредственной связи с органами тела и управляют их деятельностью через сегментарные промежуточные нервные центры. В то же время, формирование нервного центра более высокого уровня приводит к параллельному усложнению организации нижележащих центров. Например, развитие коры в переднем мозге сопровождается появлением в нижележащих отделах головного мозга новых промежуточных надсегментарных центров: коры нового мозжечка, дополнительных структур серого вещества в составе базальных и красных ядер.

11) Спинной мозг при своей морфологической непрерывности в значительной степени сохраняет свойство *сегментарности* и *метамерности*, которое было выражено у беспозвоночных животных с брюшной нервной цепочкой. Он выполняет две ключевые функции: рефлекторную и проводниковую. Достаточно хорошо развитый аппарат внутренних спинномозговых связей обеспечивает целостность и богатство простых и сложных спинномозговых рефлексов, которые способны вовлекать в процесс практически весь спинной мозг. Например, автоматический безусловный рефлекс автоматической походки новорождённых обеспечивается только работой сегментов спинного мозга: если новорождённого слегка наклонить вперед, то он делает шаговые движения. В спинном мозге также расположены нейроны, предающие импульсы от скелетных мышц, внутренних органов и покровов тела в головной мозг. Через нейроны спинного мозга также проходит большая часть двигательных сигналов, управляющих работой большинства органов тела.

В ряду позвоночных вместе с прогрессирующим усложнением структуры и функции спинного мозга нарастает его зависимость от головного. Это хорошо видно на примере динамики *спинального шока* – патологического состояния нарушения проводимости, вызванного травмой спинного мозга. Известно, что явления спинального шока обусловлены прекращением нисходящих двигательных влияний со стороны головного мозга. Чем сильнее эти влияния, тем более глубоки и длительны последствия их прекращения. Спинальный шок в эксперименте у лягушки длится минуты. Для кошки это время исчисляется часами, у приматов – неделями и месяцами. Клиническая практика свидетельствует, что травматический разрыв спинного мозга у человека приводит к развитию тяжелейших, практически необратимых проявлений спинального шока.

12) У хордовых по сравнению с беспозвоночными животными заметна наименьшая подчиненность организма эндокринной и нейросекреторной системам регуляции. У них нервная регуляция преобладает над гуморальной. У хордовых также более выражена *консервативность* нервной системы, которая проявляется в меньшем разнообразии строения рецепторных и медиаторных структур одновременно с их более высокой пластичностью при изменении условий окружающей среды. Таким образом, для филогенеза трубчатой нервной системы хордовых животных наиболее характерны такие направления эволюции, как централизация, специализация, энцефализация и иерархизация.

## 4.2 Нервная система ланцетника

Ланцетник является представителем типа Хордовые (*Chordata*), подтипа Бесчерепные (*Acrania*) и класса Головохордовые (*Cephalochordata*). Это небольшие морские животные, обитающие на дне песчаных отмелей. Они ведут малоподвижный, роющий образ жизни, способны к ундулирующему плаванию, при котором движения происходят в одной плоскости. Ланцетники имеют сходный со всеми хордовыми общий план строения и эктодермальную закладку нервной системы в эмбриогенезе. На спинной стороне зародыша возникает утолщение – *нервная пластинка*. В дальнейшем, вследствие неравномерности роста клеток, нервная пластинка прогибается, и в ней образуется *нервная бороздка*. Нервная пластинка при этом принимает вид желобка; затем ее края смыкаются, и образуется *нервная трубка* с расположенной внутри полостью – *невроцелем*. Нервная трубка лежит непосредственно под покровной эктодермой, от которой она отделилась.

Нервная система взрослого ланцетника состоит из центрального и периферического отделов. Центральная нервная система представлена нервной трубкой, расположенной над хордой и окруженной соединительнотканной оболочкой. Края трубки полностью не срастаются, а внутри нее имеется видоизмененный невронецель – *центральный канал*. Белое вещество у ланцетника анатомически выражено плохо: отсутствуют мягкотные нервные волокна. В передней части канал расширяется в полость – *мозговой желудочек*, на дне которого располагается *инфундибулярный орган* – зачаток гипофизарной системы. Этот орган состоит из цилиндрических чувствительных клеток с ресничками. У личинок полость мозгового желудочка сверху сообщается при помощи небольшого отверстия – *нейропора* – с лежащим на поверхности органом обоняния – *ямкой Келликера*. У взрослых особей нейропор зарастает.

Внешне нервная трубка не подразделяется на головной и спинной мозг, но условно в ней можно выделить головной отдел, содержащий два сегмента. Строение и функции головного конца нервной трубки иные, чем в остальных ее частях. Передний конец оказывает регулирующее воздействие на всю рефлекторную деятельность животного: разрушение головного конца трубки приводит к нарушению координации движений у ланцетника. На переднем конце нервной трубки располагается темное *пигментное пятно*, или непарный глазок. Предположительно, это редуцированный орган равновесия, но окончательно его функция не изучена: у вымерших (предковых) головохордовых он был хорошо развит. В головном отделе имеются ганглиозные скопления нервных клеток, функция которых также не ясна. По всей нервной трубке, за исключением головного конца, преимущественно в области невронецеля, расположены *глазки Гессе* (рис. 4.3). Каждый глазок состоит из крупной чувствительной клетки и прилегающей к ней вогнутой пигментной клетки. Глазки Гессе способны улавливать световые лучи, проходящие через полупрозрачные ткани тела животного, то есть выполняют генеральную светочувствительную функцию.



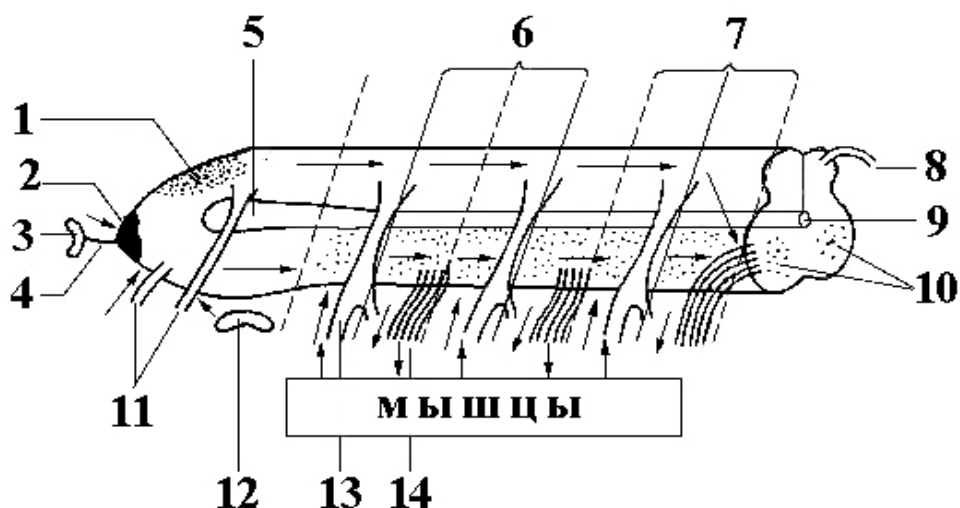


Рис. 4.3. Схема строения и функционирования нервной системы ланцетника  
(По: И. Б. Волчанецкий, Н. И. Ларина, 1973) :

- 1 – дорзальная зрительная клетка, 2 – переднее пигментное пятно, 3 – ямка Келликера,  
4 – непарный терминальный нерв, 5 – переднее расширение неврочеля, 6 – левый миомер,  
7 – правый миомер, 8 – левый спинной нерв, 9 – неврочель, 10 – глазки Гессе,  
11 – передние нервы, 12 – ямка Гатчека, 13 – правый (чувствительный) спинной нерв,  
14 – правый (двигательный) брюшной нерв.

*Стрелками показаны направления, по которым передаются нервные импульсы*

Периферическая нервная система ланцетника состоит из нервов, отходящих от нервной трубки. От ее головного конца отходят две пары головных нервов, а от остальной части – брюшные и спинные нервы. От каждого сегмента идут по две пары – правая и левая – спинных и брюшных нервов. *Спинной нерв* смешанный: он включает чувствительные волокна, иннервирующие в основном кожу, и вегетативные двигательные, которые оканчиваются в мускулатуре внутренних органов. Он выходит напротив межсегментарных миосепт одним корешком. *Брюшной нерв* двигательный и отходит многими корешками напротив середины мышечного сегмента - миомера, ветвясь в каждом из них. Поскольку мышечные сегменты – миомеры - с правой и левой стороны тела сдвинуты друг относительно друга, подобное необычное ассиметричное смещение наполовину сегмента также имеется у спинных и брюшных корешков. Иными словами, у ланцетника правые и левые брюшные и спинные нервы отходят не друг напротив друга, а поочередно. Брюшные двигательные нервы построены из гигантских нейронов – *клеток Родэ*, аксоны которых несут импульсы от нервной трубки к миомерам. В целом, нервная система ланцетника является возможной иллюстрацией начальных этапов эволюции ЦНС у предков позвоночных животных. Вегетативная нервная система у ланцетника разделения на симпатическую и парасимпатическую части не имеет.

### 4.3 Нервная система круглоротых

Круглоротые, появившиеся примерно 400 млн. лет назад, являются древним классом позвоночных животных, которые сохранили придонный образ жизни. Это свободноплавающие животные, размах движений которых,

по сравнению с ланцетниками, осуществляется уже в двух плоскостях. Однако отсутствие парных плавников ограничивает возможности локомоций у круглоротых. Современные представители данного класса составляют два подкласса – миноги и миксины. Круглоротые являются продуктом независимой эволюции, проходившей параллельно с развитием челюстноротых животных. Это позволяет взглянуть на их нервную систему как на имеющую особые признаки, отличающие ее от нервной системы других позвоночных животных.

Головной мозг миноги имеет наиболее простое строение по сравнению с другими позвоночными животными. Он относительно мал, уплощен, занимает не всю полость мозговой коробки. Его отделы лежат в одной плоскости, не налегая друг на друга, следовательно, головной мозг не образует изгиба в вертикальной плоскости, свойственного животным из всех вышестоящих классов. Однако все отделы, характерные для мозга позвоночных, у круглоротых присутствуют: передний, промежуточный, средний, продолговатый мозг и мозжечок, хотя они развиты крайне слабо (рис. 4.4).

Передний мозг (*telencephalon*) имеет очень небольшие размеры. Сверху он почти полностью разделен на два полушария. Впереди и латерально от полушарий лежат очень крупные *обонятельные доли* (*lobus olfactorius*), играющие важную роль в поисках пищи с помощью обоняния. Дно переднего мозга образуют *полосатые тела* (*corpora striata*), а крышу – только эпителий. Внутри переднего мозга имеется двураздельная единая полость – *боковой желудочек мозга*. В перивентрикулярной области выделяют зачатки серого вещества, которое является гомологом архикортекса у рыб и других позвоночных.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) виден сверху и отчасти сбоку. Он выражен намного хуже, чем у рыб. В крыше промежуточного мозга лежит небольшое отверстие треугольной формы, ведущее в полость третьего желудочка мозга. На задней стенке отверстия располагаются первичные зрительные центры – *габенулярные ганглии* (*ganglion habenulae*). В последующие эволюции позвоночных эти ганглии преобразуются в ядра поводков эпителиамуса.

На крыше промежуточного мозга имеется два выроста – *теменной* (*париетальный*, или *прапинеальный*) *орган* и лежащий под ним и более развитый *пинеальный*, или *эпифизарный орган*, который превращается у остальных позвоночных в эпифиз. У некоторых видов круглоротых и рыб развиваются оба этих органа, которые содержат светочувствительные клетки. На нижней стороне промежуточного мозга, в его передней части, отходит пара зрительных нервов, не образующих у круглоротых зрительного перекреста (хиазмы). За ними располагается *воронка*, на которой лежит плоская подмозговая железа – *гипофиз*. Внутри промежуточного мозга имеется полость, называемая *третьим мозговым желудочком*.

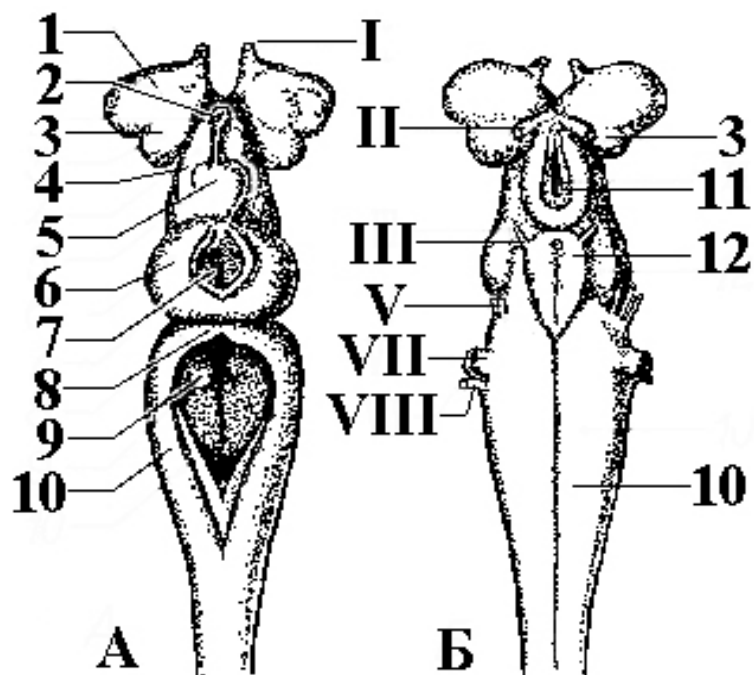


Рис. 4.4. Головной мозг миноги (По: Ф. Я. Держинский, 2005) :

А – вид сверху, Б – снизу; 1 - обонятельная доля, 2 – теменной орган, 3 – полушария переднего мозга, 4 – промежуточный мозг, 5 - габенулярные ганглии, 6 – зрительные доли среднего мозга, 7 – отверстие в крыше среднего мозга, 8 – зачаточный мозжечок, 9 – ромбовидная ямка, 11 – воронка, 12 - дно среднего мозга, I, II, III, V, VII, VIII - пары черепных нервов

Средний мозг (*mesencephalon*) лежит сзади промежуточного мозга; резкая граница между ними отсутствует. Боковые стенки среднего мозга образуют яйцевидно-овальные парные *зрительные доли* (*lobi optici*), между которыми имеется отверстие, закрытое *средним мозговым сплетением* (*plexus chorioideus medius*). Передняя стенка отверстия образована *задней спайкой* (*comissura posterior*), соединяющей правую и левую зрительные доли. Полость среднего мозга составляет *водопровод мозга* (*aqueductus cerebri*), соединяющий третий желудочек с четвертым. *Крыша* (*тектум*) среднего мозга у круглоротых очень тонкая, перепончатая, лишена нервной ткани. Средний мозг у круглоротых функционирует как первичный зрительный центр, обеспечивая очень слабую светочувствительность.

*Мозжечок* (*cerebellum*) развивается из разросшейся крыловидной пластинки. У миноги он располагается за средним мозгом в виде небольшого валика, который плохо обособлен от продолговатого мозга. Спереди и сверху мозжечок ограничивает ромбовидную ямку – полость продолговатого мозга. Отсутствие у круглоротых парных плавников ограничивает возможности локомоций у этих животных, что напрямую отразилось на анатомии мозжечка, который на анатомических препаратах обнаруживается очень трудно. В нем выделяют парные *ушковидные части*, которые впервые появляются именно у круглоротых и поэтому называются *древним мозжечком* (*archicerebellum*). В мозжечке круглоротых уже появляются зернистые клетки и более крупные

клетки - предшественники клеток Пуркиньюе коры мозжечка. Крупные ядра в мозжечке у круглоротых отсутствуют.

Мозжечок у миноги напрямую связан с механорецепцией. Поскольку круглоротые являются водными животными, которые в воде совершают змеевидные движения, им необходимо удерживать тело в вертикальном положении. Поэтому преимущественное значение для них приобретает именно механорецепция, позволяющая оценивать гидродинамическую ситуацию среды обитания и удерживать тело в равновесии. Таким образом, у круглоротых мозжечок наряду со средним мозгом выполняет высшие интегративные функции.

Продолговатый мозг (*medulla oblongata*) имеет удлиненную форму, сравнительно велик и постепенно переходит в спинной мозг. Крыша продолговатого мозга состоит из эпителиальной пленки с крупным сплетением кровеносных сосудов (*plexus chorioideus posterior*), а дно и боковые стенки образует нервная ткань. Если удалить крышу, то будут видны полость IV мозгового желудочка и его дно - *ромбовидная ямка (fossa rhomboidea)*, которая впереди сообщается с водопроводом мозга, а сзади переходит в спинномозговой канал.

Спинной мозг располагается над хордой. Он имеет уплощенную лентовидную форму и покрыт соединительнотканной оболочкой. На периферии вокруг спинномозгового канала хорошо заметны волокна белого вещества. Однако мякотные нервные волокна у круглоротых в нем отсутствуют. В сегментарном отхождении спинномозговых спинных и брюшных корешков, в отличие от ланцетника, наблюдается билатеральная симметрия. Двигательные нейроны у круглоротых, так же как и у ланцетника, сохраняют гигантские размеры, и называются *мюллеровскими клетками*. Функции вегетативной нервной системы у круглоротых выполняют волокна блуждающего нерва.

#### **4.4 Нервная система рыб**

Рыбы являются древними первичноводными позвоночными животными. Современная ихтиофауна насчитывает 20-22 тысячи видов. Они возникли в силуре (400 - 500 млн лет назад) и в наше время занимают господствующее положение в водных биоценозах. Головной мозг рыб, по сравнению с круглоротыми, в 10 - 40 раз крупнее. Это стало следствием усложнения характера движений вследствие появления парных плавников и связанных с ними мышц синергистов и антагонистов. Поэтому отделы головного мозга у рыб более дифференцированы. Между ними значительно усложняются взаимосвязи, в том числе появляются новые двигательные пути, обеспечивающие согласованную работу мышц синергистов и антагонистов. В связи с этим в белом веществе появляются мякотные нервные волокна, обеспечивающие «адресную» доставку импульса к каждой мышце. Для рыб характерен *ихтиопсидный тип головного мозга*. В этом случае мозг состоит из пяти основных отделов, но ведущим из них является средний мозг. Он координирует работу всей нервной системы (принимает информацию, осуществляет ее анализ и вырабатывает ответные двигательные реакции).

Более подробно рассмотрим строение головного мозга хрящевых рыб на примере акулы – *Squalus acanthias* (рис. 4.5). Все отделы мозга у рыб располагаются в одной плоскости, однако у акул анатомически они выражены лучше, а также у них появляется изгиб в области среднего мозга, характерный для наземных животных.

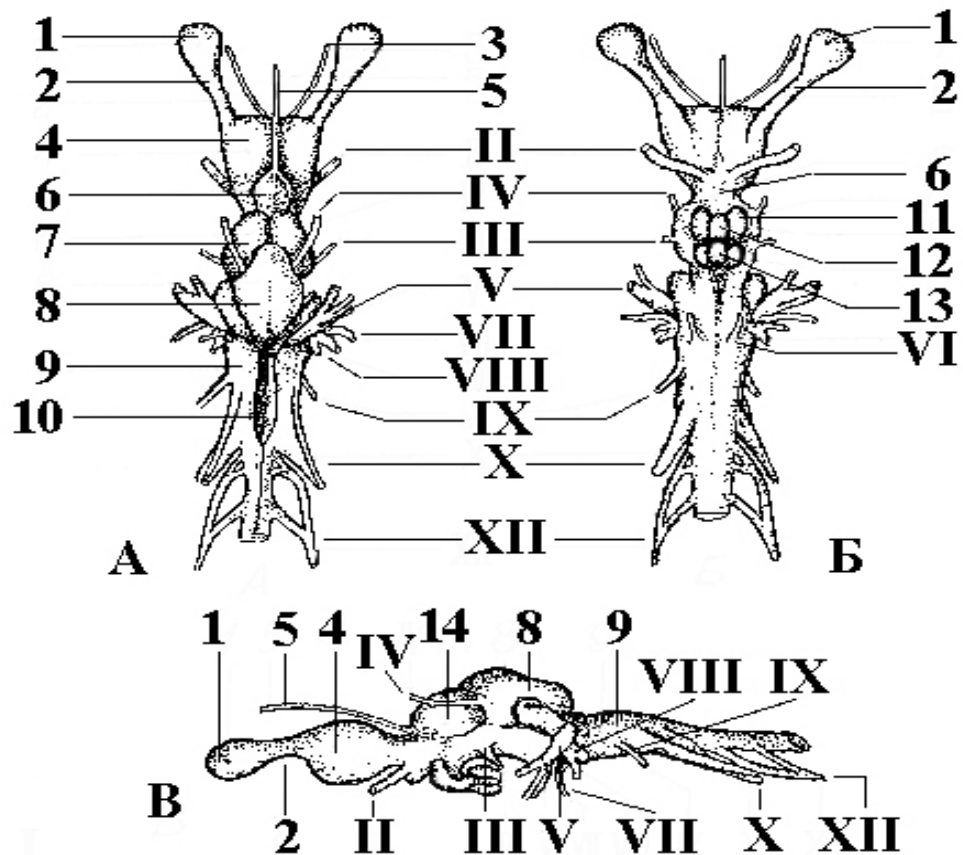


Рис. 4.5. Головной мозг акулы (По: Маринелли и Стренгер, 1959) :

А – вид сверху, Б – снизу, В – сбоку;

1 – обонятельная луковица, 2 – обонятельный тракт, 3 – конечный нерв, 4 – передний мозг, 5 – эпифиз, 6 – промежуточный мозг, 7 – зрительные доли, 8 – мозжечок, 9 – продолговатый мозг, 10 – четвертый желудочек, 11 – нижние доли, 12 – сосудистый мешок, 13 – гипофиз, 14 – средний мозг,

II - зрительный нерв, III - глазодвигательный нерв, IV - блоковый нерв, V - тройничный нерв, VI - отводящий нерв, VII - лицевой нерв, VIII - слуховой нерв, IX - языкоглоточный нерв, X - блуждающий нерв, XII - подъязычный нерв

Передний мозг (*telencephalon*), имеющий сравнительно крупные размеры, снаружи делится продольной бороздой на две половины – *полушария* (*hemispheria*). Внутри этой борозды нет, поэтому полушария не разделены. В переднем мозге его срединную часть занимают полушария, а боковые отделы представлены крупными обонятельными долями (*lobus olfactorius*), которые являются первичным обонятельным центром. Обонятельные структуры у рыб очень хорошо развиты, так как для ориентации в водной среде обитания большое значение имеет именно химическое чувство. Обонятельные доли продолжают в обонятельные тракты (*tractus olfactorius*), которые впереди расширяются и образуют обонятельные луковицы (*bulbus olfactorius*). К луковицам в виде тонких нитей подходят обонятельные нервы (*n.n. olfactorii*).

Крыша и бока переднего мозга, образующие у рыб *мантию*, или *плащ* (*pallium*), как и у всех низших позвоночных, остаются относительно тонкими, двуслойными. Крыша переднего мозга хрящевых рыб почти вся эпителиальная, но в ней все-таки имеется нервная ткань - *epistriatum*, которая выстилает полость непарного желудочка. В целом, серое вещество переднего мозга у рыб образует скопления в обонятельных долях, в полосатых телах - на дне переднего мозга и сплошным слоем выстилает полость желудочка. Полоска серого вещества вокруг желудочка, несмотря на то, что она имеет небольшую площадь и располагается внутри, а не в крыше переднего мозга, - называется *древней корой*, или *палеокортексом*, или *палеопаллиумом*. Палеокортекс является высшим обонятельным центром, придавая ведущую обонятельную функцию всему переднему мозгу.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) впервые анатомически обособляется именно у рыб. Он располагается сразу же позади переднего мозга в виде узкой полосы. В промежуточном мозге выделяют три отдела: верхний - *эпиталамус*, или надбугорная область, средний - *таламус*, или зрительный бугор, и нижний - *гипоталамус*, или подбугорная область. На тонкой перепончатой крыше промежуточного мозга лежит верхняя мозговая железа, или *эпифиз* (*epiphysis*). Снизу промежуточный мозг более выражен и вытянут в *воронку* (*infundibulum*), которая у рыб имеет самое сильное развитие. Впереди воронки отходят крупные *зрительные нервы* (*n. opticus*), образующие типичный для позвоночных перекрест зрительных нервов - *хиазму* (*chiasma nervorum optidorum*). Боковые части воронки формируют *нижние доли* (*lobus inferior*), лежащие позади перекреста зрительных нервов в виде парных округлых тел. Выrost дна промежуточного мозга образует тонкостенный *сосудистый (железистый) мешок* (*saccus vasculosus*), позади которого лежит нижняя мозговая железа *гипофиз* (*hypophysis*) или *питуитарное тело*. Его передняя часть - *аденогипофиз* - возникает в месте контакта передней стенки воронки с выростом эктодермы из крыши ротовой области зародыша - *питуитарного мешка*. *Нейрогипофиз* возникает из задней стенки воронки, которая образует стебелек, связывающий гипофиз с таламусом. В этой области воронки располагаются особые нейросекреторные нейроны, которые выделяют гормоны, поступающие по длинным аксонам в нейрогипофиз, который выделяет тропные гормоны, выделяющиеся в кровь. В *таламусе* у рыб впервые появляется зрительный центр, а также центр, связанный с обонятельной областью переднего мозга. В целом, промежуточный мозг у рыб является первичным зрительным центром, а также участвует в переработке информации, полученной от других органов чувств. Гипофиз и эпифиз также играют большую роль в гормональной регуляции обменных реакций в организме.

Средний мозг (*mesencephalon*) у рыб хорошо развит и сверху приобретает крышу - две *зрительные доли* (*lobi optici*) или *двухолмие*, в котором заканчиваются проводящие тракты от органа зрения. Под двухолмием располагается полость - *водопровод мозга* (*aqueductus cerebri*). Дно среднего мозга составляет стволовая часть головного мозга, называемая

*ножками мозга (crura cerebri)*. На этом уровне эволюции возникают связи среднего мозга с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом. Средний мозг у рыб является высшим интегративным центром, что характерно для *ихтиопсидного типа мозга*.

Мозжечок (*cerebellum*) массивен, имеет овальную форму и боковые возвышения – *ушки* или *аурикулы (archicerebellum)*, которые прикрывают значительную часть зрительных долей среднего мозга и переднюю часть продолговатого мозга. Аурикулы функционально связаны с вестибулярным аппаратом и органами боковой линии. У хрящевых рыб и амфибий имеется одна пара мозжечковых ядер (ядра шатра), именно к ним и идет информация от нейронов коры. У рыб впервые появляется непарная срединная часть - *тело (paleocerebellum)* – *старый мозжечок*, соответствующий червю млекопитающих. Появление тела мозжечка у рыб было связано с необходимостью более точной координации движений при осуществлении сложных маневров в воде с помощью парных и непарных плавников. Мозжечок обеспечивает общую координацию движений, поддерживает равновесие и мышечный тонус, а также связан с рецепторами боковой линии. В нем концентрируются проекции всех сенсорных систем (соматосенсорной, органов боковой линии, вестибулярной, зрительной и слуховой).

Продолговатый мозг (*medulla oblongata*) удлинённый, постепенно переходит в спинной. Крыша его очень тонкая и не имеет нервных клеток. В крыше располагается *заднее сосудистое сплетение (plexus chorioideus posterior)*, питающее мозг. Под сосудистым сплетением лежит объёмный IV желудочек (*ventriculus quartus*). В продолговатом мозге осуществляется регуляция рефлекторной деятельности спинного мозга и вегетативной нервной системы. Это центр, координирующий работу кровеносной, дыхательной, скелетно-мышечной, пищеварительной и выделительной систем. Кроме того, здесь же располагаются ядра вестибулярного аппарата и органов боковой линии.

У костных рыб, так же как у хрящевых, выделяются те же отделы головного мозга; и основные функции этих отделов у представителей двух классов, по существу, одинаковы. Среди костных рыб выделяется подкласс Лучеперые рыбы, представители которых имеют *эвертированный тип* строения переднего мозга. При этом типе строения в полушариях отсутствуют боковые желудочки, характерные для *инвертированного типа конечного мозга* всех остальных позвоночных: от круглоротых - до млекопитающих. Таким образом, отличием головного мозга лучеперых рыб от хрящевых заключаются в отсутствии нервных клеток в крыше переднего мозга.

Вегетативная нервная система у рыб, как и у других позвоночных, развивалась преимущественно вокруг кишечной трубки и внутренних органов. Эволюция системы иннервации «органов растительной жизни» проходила медленнее и менее прогрессивно по сравнению с развитием соматической нервной системы. Вегетативная нервная система сохранила первичную, более древнюю организацию, связанную с двухнейронным составом двигательного пути к органам. В этом пути

высокая скорость проведения нервного импульса резко снижается при переключении на последний двигательный нейрон вегетативной рефлекторной дуги. У круглоротых и рыб появляется дифференцировка вегетативной нервной системы на симпатический и парасимпатический отделы, начинают развиваться иерархические связи ЦНС с вегетативной нервной системой. У хрящевых рыб вегетативные волокна присутствуют как в черепных, так и в спинномозговых нервах, а вегетативные ганглии неупорядоченно разбросаны около позвоночника.

В спинном мозге у рыб появляются хорошо выраженные спинные и брюшные рога серого вещества. Гигантские двигательные нейроны у хрящевых рыб называются *маутнеровскими клетками*, которые также сохраняются у некоторых амфибий (см. главу 1.6).

#### 4.5 Черепные нервы позвоночных животных

У позвоночных животных черепные нервы, (другие их названия - черепно-мозговые, или головные), отходят от ствола головного мозга и иннервируют все органы и ткани головы, шеи, а также отдельные органы грудной и брюшной полостей. У миног, рыб и земноводных непосредственно от головного мозга отходит 10 пар, и только начиная с рептилий, у амниот, от ствола мозга отходит 12 пар черепных нервов. Ядра имеют только 10 выходящих из мозга нервов. Первая и вторая пара черепных нервов – обонятельный и зрительный – *нервы особой чувствительности*, которые развиваются как выросты переднего мозгового пузыря, входят в мозг и не имеют ядер в стволе. Они образованы отростками вставочных нейронов и представляют собой образования, связывающие органы обоняния и зрения с мозгом. Остальные черепные нервы дифференцировались из спинномозговых нервов, и поэтому принципиально сходны с ними по организации. Еще одним полностью *чувствительным нервом* является VIII пара, которая связывает мозг и внутреннее ухо, но при этом она имеет ядра в стволе. Ядра III и IV пар расположены в среднем мозге. У большинства позвоночных, у которых мост анатомически плохо выражен, ядра V - XII пар локализованы в продолговатом мозге. У млекопитающих и человека ядра V - VIII пар находятся в мосту, а в продолговатом мозге расположены ядра последних четырех пар черепных нервов – с XI по XII пары. Двигательные ядра черепных нервов в головном мозге, как и в спинном, располагаются с брюшной (вентральной, передней) стороны ствола. Черепные нервы III, IV, VI, XI, XII пар – *двигательные*. Они являются гомологами брюшных (вентральных, передних) спинномозговых корешков и упорядоченно закладываются относительно головных сомитов (сегментов мезодермы) зародыша. Задние корешки у этих нервов не развиваются. *Смешанные нервы* V, VII, IX, X пар несут соматически-чувствительные и соматически-двигательные нервные волокна. Нервы III, IV, VII и X пар содержат *волокна вегетативной нервной системы*. *Чувствительные ветви* V, VII, IX, X пар смешанных черепных нервов являются гомологами спинных (дорзальных, задних) спинномозговых корешков и имеют дорзально расположенные ганглии, в которых находятся



тела периферических чувствительных нейронов. Однако полного сходства между спинномозговыми и черепными нервами и их ядрами нет, так как при закладке головы у позвоночных происходит сначала образование, а затем редукция жаберных сомитов и жаберных дуг, и поэтому нарушается упорядоченная сегментация скелетной мускулатуры, присущая туловищу. У всех позвоночных нервы V, VII, IX, X, XI пар образуют *группу нервов жаберных дуг*. По-другому их называют *жаберными, эфибранхиальными* или *висцеральными нервами*. Нервы жаберных дуг организованы в соответствии с принципами метамерности, так как жаберные дуги закладываются сегментарно. У рыб и большинства зародышей позвоночных каждый из жаберных нервов иннервирует одну из жаберных дуг и впоследствии – ее производные. По мере редукции жаберных дуг меняется состав ветвей и расположение жаберных нервов в ряду позвоночных. Эти нервы не образуют передних и задних корешков, все их ветви выходят из ствола мозга на его вентральной поверхности. В области глотки и подъязычной дуги в ходе эволюции также появляются особые скелетные мышцы, обеспечивающие их движения, которые требовали дополнительной черепно-мозговой иннервации и появления новых ветвей.

Приведем общую характеристику 12 пар черепных нервов позвоночных животных:

I пара – обонятельные нервы (*n.n. olfactorii*) отходят от обонятельного эпителия и направляются к обонятельным луковицам переднего мозга. Нервы чувствительные. У круглоротых с непарной ноздрей парность нерва сохраняется, у позвоночных с яacobсоновым (вомероназальным) органом этот нерв имеет дополнительную ветвь.

II пара – зрительные нервы (*n.n. optici*) отходят от сетчатки глаза, которая формируется как вырост промежуточного мозга. Нейроны, образующие зрительный нерв, располагаются в ганглионарном слое сетчатки. Нервы входят в мозг в области дна промежуточного мозга. Эти нервы чувствительные. У позвоночных, кроме круглоротых, они образуют зрительный перекрест – *хиазму*.

III пара – глазодвигательные нервы (*n.n. oculomotorii*) отходят от брюшной поверхности среднего мозга. Это двигательные нервы, иннервирующие четыре наружные из шести мышц каждого глазного яблока.

IV пара – блоковые нервы (*n.n. trochlearis*) отходят от среднего мозга на границе с мозжечком. Являются двигательными, иннервирующими верхнюю косую мышцу глазного яблока.

V пара – тройничные нервы (*n.n. trigemini*) отходят несколькими корешками от боковой поверхности продолговатого мозга или моста. Это смешанные нервы. Их двигательные ветви иннервируют мышцы челюстной дуги и ротовой полости. Эти нервы также обеспечивают общую соматическую чувствительность головы, так как имеют чувствительные ветви – верхнечелюстную и глазничную, нижнечелюстная ветвь несет как чувствительные, так и двигательные волокна. Тройничный нерв образуется путем слияния двух нервов – глубокого глазного, иннервирующего кожу

передней части головы, и собственно тройничного нерва, иннервирующего кожу и мышцы нижнечелюстной дуги.

VI пара – отводящие нервы (*n.n. abducens*) отходят от вентральной поверхности продолговатого мозга или моста. Нервы двигательные, иннервирующие заднюю прямую мышцу глазного яблока.

VII пара – лицевые нервы (*n.n. faciales*) отходят несколькими корешками от боковой поверхности продолговатого мозга, вслед за V парой. Эти нервы смешанные, иннервирующие у низших позвоночных часть боковой линии, брызгальце, слизистую оболочку неба и подъязычную дугу, а у высших – лицевую и мимическую мускулатуру. Обеспечивают мимику, слюноотделение, восприятие сладкого, кислого и солёного, иннервируя вкусовые луковицы и слизистую оболочку ротовой полости. От лицевого нерва в процессе развития обособляется VIII пара.

VIII пара – слуховые нервы (*n.n. acustici*) отходят, как и нервы V и VII пары, несколькими корешками от боковой поверхности продолговатого мозга или моста. Нервы чувствительные, иннервирующие перепончатый лабиринт, а так же внутреннее ухо. Тела нейронов этого нерва закладываются в области слуховой капсулы рядом с рецепторами кортиева органа. У круглоротых и рыб в состав слухового нерва входят отдельные ветви нервов боковой линии, которые также могут входить в состав лицевого и блуждающего нервов. У наземных позвоночных эта пара нервов имеет две ветви – преддверный и улитковый парные нервы, а нервы боковой линии полностью исчезают. Отвечают за слух и равновесие.

IX пара – языкоглоточные нервы (*n.n. glossopharyngei*) отходят от продолговатого мозга, несколько отступая назад от слухового нерва, но ближе к брюшной поверхности. Нервы смешанные, имеют несколько ветвей. У низших позвоночных иннервируют глотку и первую жаберную дугу. У высших - глотку, гортань, корень языка и вкусовые тельца языка. Отвечают за глотание и восприятие горького вкуса.

X пара - блуждающие нервы (*n.n. vagi*) отходят несколькими корешками от боковой поверхности задней части продолговатого мозга. Это самые длинные и сложные по характеру ветвления и составу волокон из всех черепных нервов. Нервы смешанные: есть четыре жаберные ветви, которые иннервируют слизистую глотки и мышцы II-V жаберных дуг; одна внутренностная ветвь, которая идет к сердцу, кишечнику, плавательному пузырю, легким; одна боковая - к органам боковой линии. У амниот в состав парного блуждающего нерва входит добавочная ветвь, у амниот эта парная ветвь становится XI парой черепных нервов. Отвечают за речь (у человека), глотание, замедление ритма сердца, стимуляцию перистальтики.

XI пара – добавочные нервы (*n.n. accessorii*) – двигательные нервы, которые отходят от продолговатого мозга. Они свойственны только амниотам, а у рыб и амфибий отсутствуют. У амфибий добавочному (XI пара) нерву соответствует одна из ветвей блуждающего нерва (X пара). Поэтому можно сказать, что добавочные нервы обособляются от

блуждающего нерва. Эта пара в основном иннервирует грудино-ключично-сосцевидную и трапецевидную мышцы, отвечающие за движения головы.

XII пара – подъязычные нервы (*n.n. hypoglossi*) отходят от продолговатого мозга, позади X пары нервов, 1 - 3 маленькими корешками. Эти нервы двигательные, иннервирующие мускулатуру подъязычного аппарата и языка (отвечают за движения языка). У рыб отсутствуют, а у амфибий XII пара отходит от спинного мозга вне мозгового черепа, и поэтому часто рассматривается как спинномозговой нерв. Выражены у амниот.

#### 4.6 Нервная система амфибий

Земноводные - первые наземные позвоночные животные, вышедшие на сушу, которые являются переходным классом от водных к наземным формам. В современной фауне они представляют самый древний класс наземных позвоночных и самую малочисленную среди них группу (1900 видов). В связи с выходом амфибий на сушу, у них произошли коренные структурные и функциональные изменения во многих системах жизнеобеспечения: изменились локомоции, дыхание, кровообращение, водно-солевой обмен. В соответствии с этими изменениями перестраивалась и нервная система, и особенно ее центральные отделы. На рис. 4.6 показано строение головного мозга прудовой лягушки.

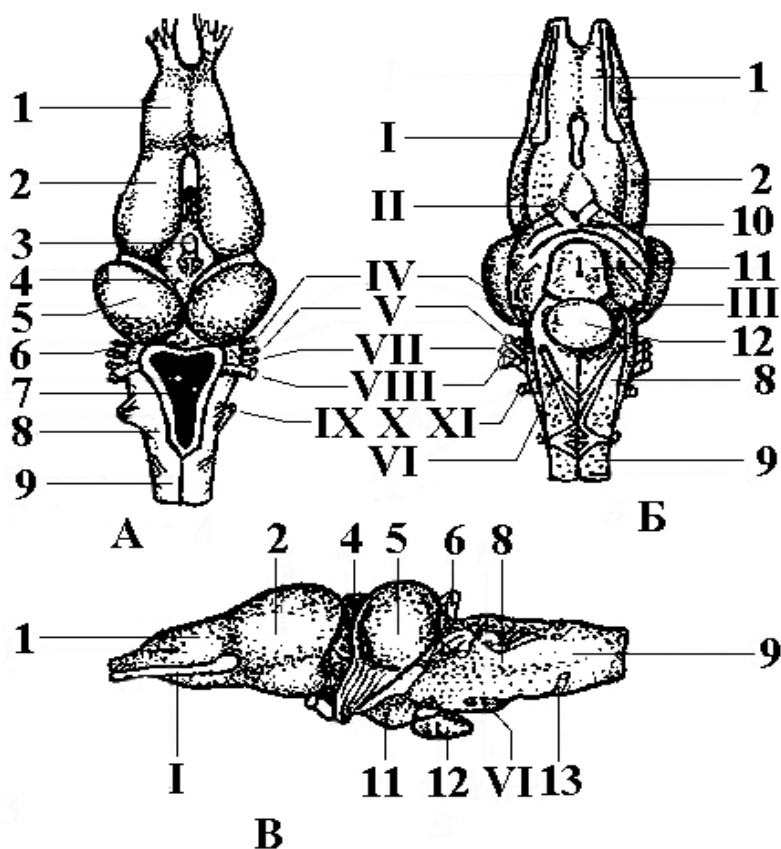


Рис. 4.6. Головной мозг лягушки (По: Р. Видерсгейм, 1900) :

А – вид сверху, Б – снизу, В – сбоку; 1 – обонятельная доля, 2 – полушария переднего мозга, 3 – пинеальный орган, 4 – промежуточный мозг, 5 – средний мозг, 6 – мозжечок, 7 – четвертый желудочек, 8 – продолговатый мозг, 9 – спинной мозг, 10 – перекрест зрительных путей, 11 – воронка, 12 – гипофиз, 13 – спинной нерв, I - XI – черепные нервы

По сравнению с рыбами головной мозг амфибий стал относительно крупнее, (особенно передний мозг), и в нем произошли определенные прогрессивные изменения, появились новые системы нейронных связей. Однако общее строение головного мозга амфибий несет более древние черты. От рыб земноводные унаследовали *ихтиопсидный тип* головного мозга, когда ведущая интегративная функция все еще принадлежит среднему мозгу.

Передний мозг (*telencephalon*) характеризуется увеличением относительных размеров и уже полным разделением полушарий с самостоятельной полостью в каждом из них – *боковым желудочком* (I и II). Сзади боковые желудочки ограничены *концевой пластинкой* (*lamina terminalis*). Обонятельные доли от полушарий отделены слабо.

Полушария переднего мозга занимают его задние две трети. Они имеют овальную форму и в задней части несколько расходятся в стороны. Снизу передний мозг не имеет четкого деления на полушария и обонятельные доли. Однако здесь хорошо видна продольная щель, отделяющая правое и левое полушария. Сбоку переднего мозга проходит *обонятельная борозда* (*sulcus rhinalis*), которая отделяет брюшную (вентральную) часть, содержащую *полосатые тела* (*corpora striata*) от крыши полушарий. Масса полосатых тел, по сравнению с рыбами, увеличивается (рис. 4.7).

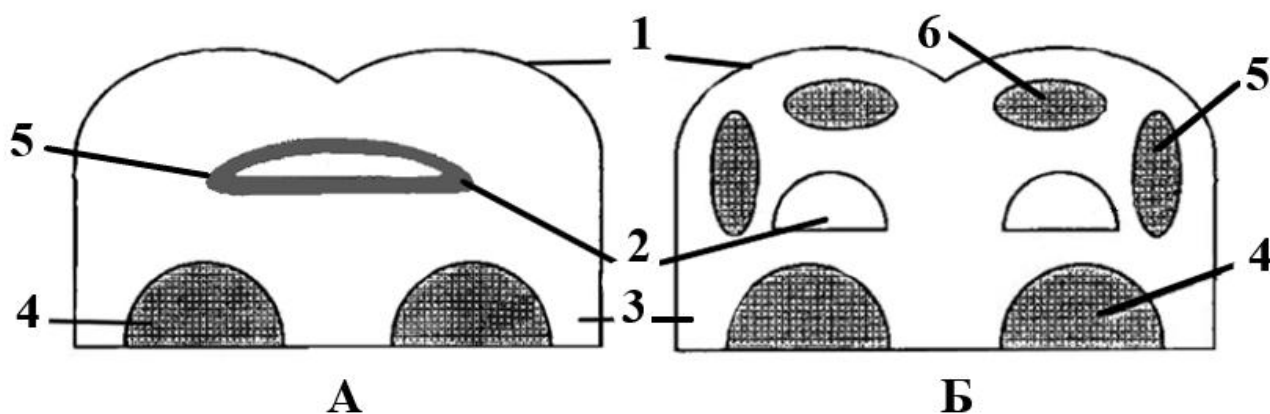


Рис. 4.7. Схема расположения структур серого вещества на поперечном срезе переднего мозга у рыб (А) и амфибий (Б) (По: Н. В. Чебышев, 2000) :

1 – крыша мозга, 2 – желудочек переднего мозга (непарный у рыб и парный у амфибий), 3 – дно мозга, 4 – полосатые тела, 5 – палеокортекс (древняя кора), 6 – архикортекс (старая кора)

В глубоких слоях крыши переднего мозга амфибий впервые в эволюции развивается тонкий слой нервных клеток, образующих первичный мозговой свод - *архикортекс* (*archicortex*) или *старую кору*. Другие названия этой структуры - *архипаллиум* (*archipallium*: архи - старший и *pallium* - плащ). Промежуточное положение между архикортексом и полосатыми телами занимает *палеокортекс*, появившийся еще у рыб. Паллиальная часть переднего мозга у амфибий пока не имеет чётко выраженной, видимой в световой микроскоп при обычных методах окраски по Нисслю, то есть гистологически различимой, трёхслойной структуры. Для её выявления необходима иммуногистохимическая окраска. Несмотря на это можно

заклЮчить, что для всех наземных позвоночных архикортекс является очень характерным серым веществом, тогда как у рыб он обнаруживается только в группе двоякодышащих. Появление архикортекса как нового интегративного нервного центра - привело к усложнению связей переднего мозга с промежуточным и средним мозгом, а также усилило ассоциативные функции серого вещества полушарий, регулирующие двигательные функции и поведение. У безногих амфибий, так же как и у двоякодышащих рыб, впервые появляется *гиппокамп* - парная структура серого вещества, образующаяся из зачатка архикортекса, которая стала представлять собой новый центр обоняния.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) у амфибий является высшим зрительным центром. Сверху он несколько углублен, но виден хорошо, поскольку лишь слегка прикрыт соседними отделами мозга. В средней части крыши промежуточного мозга лежит небольшой *эпифиз*, который у амфибий уже выполняет функцию верхней мозговой железы, хотя и имеет черты строения теменного органа зрения.

Внутренняя полость промежуточного мозга представлена третьим мозговым желудочком. Дно промежуточного мозга образует *мозговую воронку* (*infundibulum*). Впереди воронки хорошо виден перекрест зрительных нервов - *хиазма*, образованная мощными пучками волокон, идущих от зрительных долей среднего мозга: правый пучок переходит в левый зрительный нерв, а левый - в правый зрительный нерв. Нижние доли и сосудистый мешок отсутствуют. К воронке примыкает *гипофиз*, состоящий из двух частей: более крупной задней части (*нейрогипофиз*) и меньшей по размерам передней части (*аденогипофиз*). В промежуточном мозге амфибий, как и у рыб, выделяют *эпиталамус*, (или надбугорную область, надбугорье), *таламус* (зрительные бугры) и *гипоталамус* (подбугорную область, подбугорье).

Средний мозг (*mesencephalon*) у амфибий выполняет высшие интегративные функции, что характерно для ихтиопсидного типа головного мозга. Средний мозг лягушки имеет очень небольшие размеры. Он несет тонкую крышу, которая принимает информацию от органов зрения, осуществляет ее анализ и вырабатывает ответные рефлекторные реакции. *Крыша* (или *тектум*) состоит из *двухолмия* - двух зрительных долей (*lobi optici*), которые связаны между собой лежащей поперечно *задней комиссурой* (*commissura posterior*). Под крышей среднего мозга проходит *водопровод мозга* (*aqueductus cerebri*), дно которого называют *покрышкой* (*tegmentum*). Покрышка включает большое количество нервных ядер, образующих *сетевидную*, или *ретикулярную*, *формацию* (*formatio reticularis*). Основание среднего мозга образовано ножками большого мозга (*crus cerebri*), которые представлены мощными пучками продольных нервных волокон, осуществляющих связь переднего мозга с продолговатым и спинным.

*Мозжечок* (*cerebellum*) развит хуже, чем у рыб, и остается полым внутри. Он имеет вид небольшого валика, лежащего по переднему краю четвертого желудочка. На его поверхности имеется зачаточная кора, а также одна пара мозжечковых ядер - ядра шатра. Слабое развитие мозжечка,

которые обеспечивает амфибиям равновесие на суше, соответствует их очень однообразным и простым движениям в новой для них среде обитания.

Продолговатый мозг (*medulla oblongata*) содержит жизненно важные центры дыхания и кровообращения. Он сверху покрыт эпителиальной пленкой с задним сосудистым сплетением. Под этой пленкой располагается объемный IV желудочек. От продолговатого мозга отходят черепные нервы: с V по X пары включительно. Всего у земноводных от головного мозга, так же как и у рыб, отходит 10 пар черепных нервов (см. главу 4.5).

Спинной мозг у амфибий, по сравнению с рыбами, увеличивается в диаметре за счет развития восходящих и нисходящих проекционных проводящих путей. Развитие конечностей наземного типа привело к формированию у них плечевого и поясничного утолщения спинного мозга и мощных нервных сплетений, иннервирующих передние и задние конечности.

#### 4.7 Нервная система пресмыкающихся

Рептилии впервые в эволюции позвоночных животных полностью перешли к сухопутному образу жизни, где факторы внешней среды более разнообразны. По сравнению с анамниями эти первые амниоты приобрели прогрессивные качественные изменения в организации нервной системы, особенно в строении больших полушарий переднего мозга. С позиций эволюционной нейроморфологии рептилии представляют исключительный интерес, поскольку именно в этом классе позвоночных закладываются те признаки организации ЦНС, которые привели к развитию высших нервных центров в головном мозге их потомков - птиц и млекопитающих. Для представителей классов Пресмыкающиеся и Птицы характерен *зауропсидный* (или *стриарный*) тип мозга. В этом типе мозга из пяти основных отделов самым крупным является передний мозг, который представляет собой высший интегративный центр. Он увеличивается за счет разрастания *полосатых тел* и образования *базальных ядер*. У рептилий передний мозг перестает быть только обонятельным центром, а становится фундаментом для усложнения поведения и условно-рефлекторной деятельности.

Передний мозг (*telencephalon*) рептилий имеет более крупные размеры по сравнению с амфибиями (рис. 4.8). Он включает хорошо развитые полушария, обонятельные луковицы и обонятельные тракты. Полушария широкие, имеют колбообразную форму, вытянутую в оральном направлении. Они полностью прикрывают промежуточный мозг и частично средний. Перед полушариями располагаются крупные *обонятельные луковицы* (*bulbus olfactorius*), которые значительно удалены от полушарий мозга и приближены к обонятельным капсулам; они вытянутой формы и имеют внутреннюю полость, связанную с желудочками полушарий. Длинные *обонятельные тракты* (*tractus olfactorius*) связывают обонятельные луковицы с полушариями мозга.

Характерной особенностью полушарий переднего мозга рептилий является появление в его крыше поверхностного упорядоченного слоя новых по строению и связям нервных клеток, образующих зачаток *новой коры*, или *неокортекса* (*neocortex*, другие ее названия – *неопаллум*, *новый*

плащ). Неокортекс имеет гистологически хорошо выраженное трехслойное строение. У рептилий он является новым центром обоняния, однако большинство высших интегративных функций принадлежит полосатым телам. В процессе филогенеза, разрастаясь послойно в толщину и принимая другие виды чувствительности, помимо обонятельной, - новая кора привела к возникновению шестислойной коры головного мозга у млекопитающих.

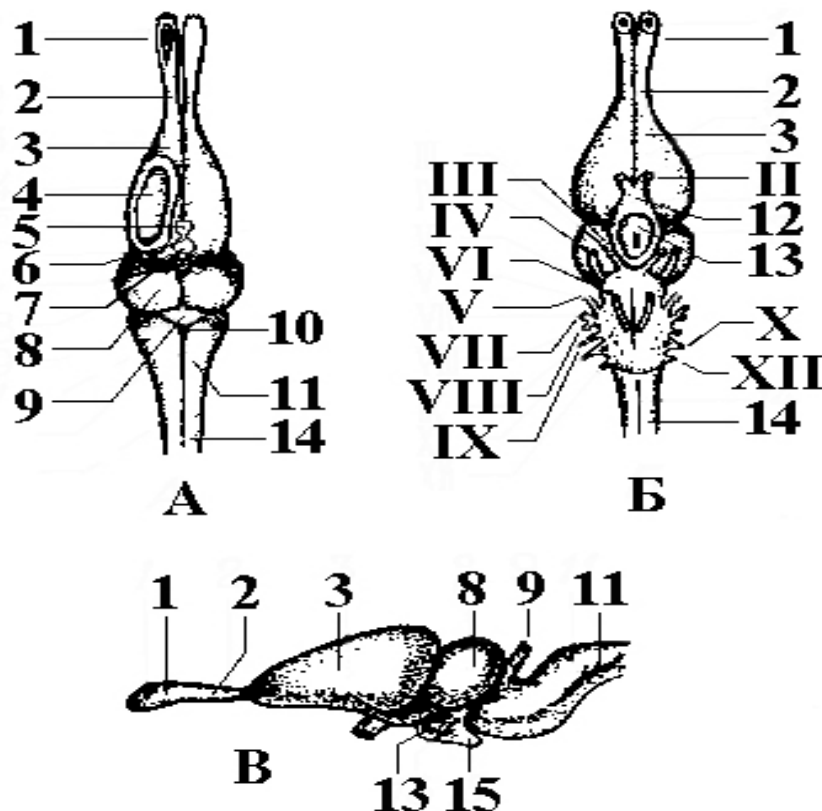


Рис. 4.8. Головной мозг прыткой ящерицы (По: Ф. Я. Держинский, 2005) :

А - вид сверху, Б - снизу, В - сбоку,

1 – обонятельная луковица, 2 – обонятельный тракт, 3 – полушария переднего мозга, 4 – полосатое тело, 5 – теменной глаз, 6 – парафиз, 7 – эпифиз, 8 – зрительные доли, 9 – мозжечок, 10 – ромбовидная ямка, 11 – продолговатый мозг, 12 – перекрест зрительных трактов, 13 – воронка, 14 – спинной мозг, 15 – гипофиз,

II – X, XII – черепные нервы

В целом, у рептилий крыша переднего мозга представлена преимущественно *архикортексом*, или старой корой. Она остается тонкой и характеризуется послойным расположением тел нейронов, аксонов и дендритов. Однако в архикортексе у рептилий обнаруживаются три обособленных островка серого вещества нового (паллиарного) строения и функционирования: латеральный, медиальный и дорсальный. Медиальные островки в процессе эволюции преобразуются в гиппокамп, который у рептилий по-прежнему выполняет функцию центра обоняния. А вот дорсальные и латеральные островки являются зачатками новой коры. Таким образом, у рептилий новая кора располагается только на небольшой площади поверхности полушарий. У них также впервые в эволюции позвоночных

устанавливаются нервные связи между гиппокампом и гипоталамусом, а также между корой и подкорковым серым веществом. У пресмыкающихся также хорошо развита *древняя кора (палеокортекс)*, которая располагается вдоль боковой поверхности и основания переднего мозга.

Наибольшую часть массы переднего мозга составляют внутренние структуры серого вещества - *полосатые тела*. Масса переднего мозга у рептилий увеличивается именно за счет разрастания полосатых тел, усложняющих свою цитоархитектонику и мигрирующих со дна мозга в центр этого отдела. Имеются и другие подкорковые структуры серого вещества, которые у разных рептилий отличаются по степени дифференцировки (амигдала, обонятельный бугорок, *nucleus accumbens*, септум и другие).

Промежуточный мозг (*diencephalon*) с дорзальной стороны не виден, поскольку прикрыт разросшимися назад полушариями. Раздвинув их, можно увидеть часть крыши промежуточного мозга. Промежуточный мозг образует три пузырьвидные образования – *теменной глаз* или парапинеальный орган (*corpus parietale*); *парафиз (paraphysis)* и *эпифиз*, или пинеальный орган (*epiphysis*). Их можно хорошо рассмотреть только под бинокулярной лупой. *Теменной глаз* является дополнительным светочувствительным органом, способным реагировать на изменения интенсивности освещения. Передний его отдел напоминает хрусталик глаза, а задний содержит пигментные и чувствительные клетки. По сути, парапинеальный орган и *эпифиз* составляют тандем, который является регулятором суточной активности пресмыкающихся. *Парафиз* развивается из покровной пластинки промежуточного мозга и имеет вид небольшого шарика; функция его пока остается неизвестной. Под этими тремя образованиями имеется отверстие, ведущее в полость III желудочка. Дно промежуточного мозга представлено воронкой с лежащим под ней нейрогемальным органом - *гипофизом*. Впереди от воронки виден перекрест зрительных нервов - *хиазма*. Внутри промежуточного мозга лежит полость – III желудочек. В промежуточном мозге у рептилий лучше выражен зрительный бугор (таламус), имеющий специализированные ядра, регулирующие чувствительные функции.

Средний мозг (*mesencephalon*) у пресмыкающихся, в отличие от рыб и амфибий, теряет свое значение ведущего отдела головного мозга. Его размеры уменьшаются, он, как и у амфибий, включает двуххолмие. В нем хорошо выражены относительно крупные *зрительные доли (lobi optici)*: они шире полушарий переднего мозга. Сверху зрительные доли состоят из серого вещества. Средний мозг у рептилий, наряду с полосатыми телами, продолжает являться важным центром обработки зрительной информации, а также участвует в формировании двигательных реакций и поведения. Впервые в эволюции амниот в составе ретикулярной формации, которая лежит в области ножек среднего мозга, появляется *красное ядро* – новый двигательный «командный» центр.

Мозжечок (*cerebellum*) у рептилий, по сравнению с амфибиями, значительно крупнее, что связано с интенсификацией и разнообразием



двигательных актов пресмыкающихся на суше. У рептилий и птиц развитие мозжечка шло по пути увеличения тела, а ушковидные части превращались в рудиментарные. Как правило, далее в ходе эволюции аурикулы становятся клочково-узелковой долей мозжечка, которая связана с вестибулярными ядрами. У рептилий, как и далее у птиц, появляется вторая пара ядер мозжечка. Кроме ядра шатра, появляется шаровидное ядро (нет только зубчатого ядра). У разных представителей класса мозжечок различен по форме и степени развития. У прыткой ящерицы, например, мозжечок имеет только уплощенную среднюю часть - червь.

**Продолговатый мозг** (*medulla oblongata*) имеет резкий изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех высших позвоночных. Полость IV желудочка сверху прикрыта сосудистым сплетением. Этот отдел мозга, оставаясь центром безусловно-рефлекторных движений и основных вегетативных функций, находится уже под большим контролем передних отделов мозга. От продолговатого мозга отходят с IV по XII пары черепных нервов. Появляется тонкая веточка добавочного нерва (XI пара). Добавочный нерв (XI пара) прилежит к блуждающему нерву (X пара), а подъязычный нерв (XII пара), начинаясь несколькими корешками от передней части спинного мозга, выходит из черепа через одно или несколько специальных отверстий черепа (см. главу 4.5).

**Спинной мозг** у рептилий очень variabelен по строению, что определяется обособлением шейного отдела, наличием конечностей, хвоста или подвижных кожных складок.

#### **4.8 Нервная система птиц**

Птицы являются высокоспециализированной группой позвоночных, приспособившихся к полету. По сравнению с пресмыкающимися, многочисленные представители класса Птицы характеризуются более сложными формами поведения и внутривидовых взаимоотношений, что напрямую связано с прогрессивным развитием ЦНС. У птиц значительно возрастает масса головного мозга: если у рептилий его масса примерно равна массе спинного, то у птиц этот показатель всегда значительно выше (у голубей, например, 2.5 : 1).

**Передний мозг** (*telencephalon*) четко поделен *продольной бороздой* (*fissura longitudinalis*) на два полушария (рис. 4.9). Масса этого отдела у птиц равна или превышает массу других отделов мозга вместе взятых. Полушария переднего мозга у птиц гладкие, за исключением дневных хищников, куликов и сов, у которых на поверхности полушарий имеются мелкие борозды. К крупным овальным полушариям в передней части тесно примыкают небольшие *обонятельные доли* (*lobus olfactorius*). Уменьшение обонятельных долей в переднем мозге у птиц говорит о меньшем значении обоняния в их жизни, поскольку при быстром полете получение информации через обоняние затруднено или вообще невозможно.

Значительная часть переднего мозга образована, как и у рептилий, *полосатыми телами* (*corpora striata*), что характерно для *зауронцидного*

*типа мозга.* Полосатые тела содержат высшие нервные центры, которые получают сигналы от большинства рецепторов организма и отвечают за формирование сложных форм поведения, связанных с полетом, локомоциями, размножением, добыванием пищи, обучением. Гипертрофированные полосатые тела часто образуют дополнительную структуру - *добавочный гиперстриатум*, который присутствует только у птиц и усиливает интегративные функции переднего мозга. В некоторых случаях эту структуру называют «гиперпаллиум», так как она вероятно имеет корковое происхождение. Таким образом, в мозге птиц производные коры могут занимать гораздо больший объем, чем это считалось прежде. Гиперстриатум несет особое дорсальное возвышение из серого вещества – *Wulst*, у которого прослеживается связь со способностями к обучению, памяти и элементарной рассудочной деятельности у птиц. Например, у попугая возвышение *Wulst* более объемно, чем у курицы. Крыша переднего мозга представлена архикортексом с зачатками неокортекса. Однако неокортекс у птиц не имеет ведущего функционального значения и даже может отсутствовать у некоторых видов.

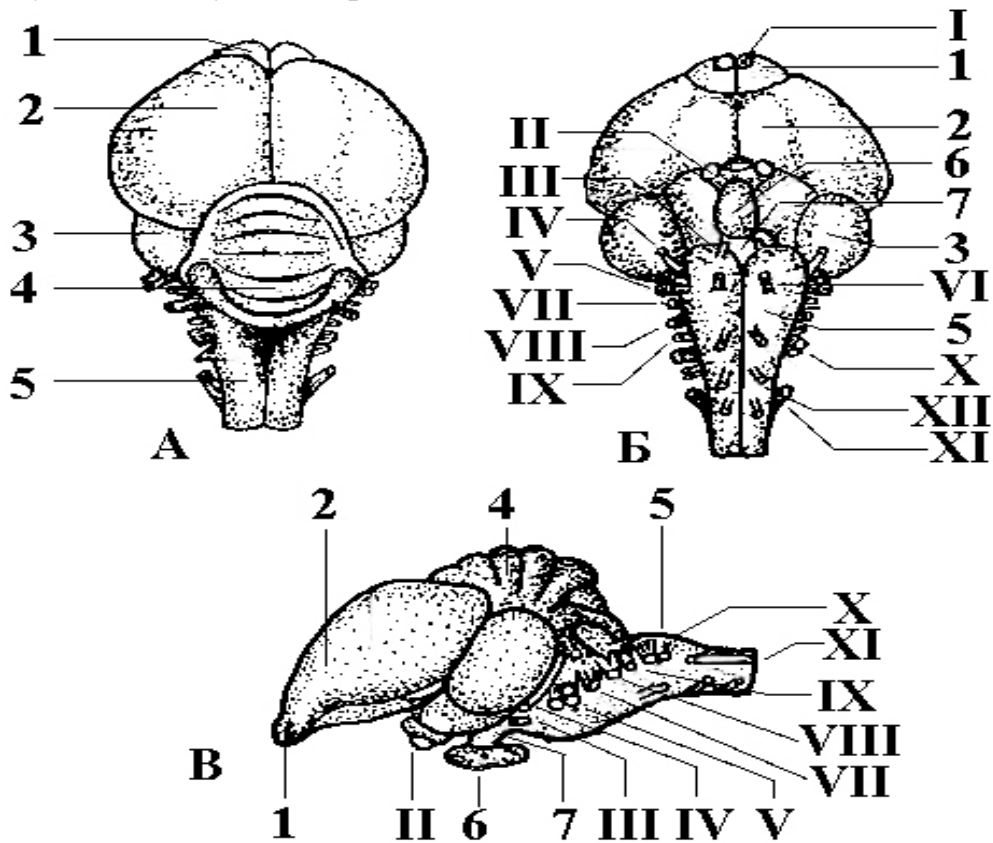


Рис. 4.9. Головной мозг голубя (По: Р. Видерсгейм, 1900) :  
 А – вид сверху, Б – снизу, В – сбоку; 1 – обонятельные доли, 2 – передний мозг, 3 – средний мозг, 4 – мозжечок, 5 – продолговатый мозг, 6 – гипофиз, 7 – воронка, I – XII – черепные нервы

Промежуточный мозг (*diencephalon*) небольшой, сверху скрыт большими полушариями и мозжечком. Эпифиз развит слабо. Гипофиз, напротив, очень крупный. Крыша промежуточного мозга тонкая,

эпителиальная, а боковые стенки утолщены и состоят из *зрительных бугров (thalamus)*.

**Средний мозг (mesencephalon)** сверху частично прикрыт полушариями переднего мозга и мозжечком, вследствие чего его очень крупные зрительные холмики пластинки двуххолмия оттеснены в стороны. В них поступает первичная зрительная информация от сетчатки. В целом, средний мозг у птиц имеет схожее строение с таковым у пресмыкающихся.

**Мозжечок (cerebellum)** у птиц достигает значительного развития, что связано со сложной системой движений во время полета. Мозжечок лежит сразу за сильно разросшимися большими полушариями. Он состоит из *червячка* или тела мозжечка (*vermis*), занимающего центральную часть, а также парных боковых выступов – *ушек*. Полушария мозжечка у птиц пока еще не сформированы. На червячке имеются поперечные борозды, вследствие чего он приобретает складчатое строение. В каждом из боковых выступов различают три доли - гомологи *клочка (floccule)*, характерного для мозжечка млекопитающих. В мозжечке у птиц исчезает внутренняя полость, имеются хорошо развитые структуры серого вещества - трехслойная кора и 2 пары ядер.

**Продолговатый мозг (medulla oblongata)** примыкает к среднему, а сзади плавно переходит в спинной. От него отходят V - XII пары черепных нервов. Всего у птиц 12 пар черепных нервов. Однако добавочный нерв (XI пара), как и у рептилий, имеет вид очень тонкой веточки.

**Спинной мозг (medulla spinalis)** имеет традиционное сегментарное строение. У птиц в поясничном отделе он образует расширение центрального канала, которое носит название *ромбовидного синуса*. В спинном мозге хорошо выражены два утолщения, участвующие в иннервации крыльев и нижних конечностей.

#### **4.9 Черты прогрессивного развития переднего мозга млекопитающих**

Головной мозг млекопитающих, как и у всех позвоночных, состоит из пяти отделов, самым крупным из которых является передний мозг. Передний мозг, который также называют *конечным* или *большим*, полностью разделен на два больших полушария - правое и левое. У высших млекопитающих между полушариями формируется комиссура сложного строения - *мозолистое тело*. Она связывает между собой полушария и координирует их работу. У млекопитающих впервые в филогенезе позвоночных происходит формирование головного мозга нового типа, который называется *маммальным*. Замещение ихтиопсидного типа головного мозга рыб и амфибий более прогрессивными - зауропсидным у птиц, а затем маммальным получило название *субституции*. Прогрессивное развитие маммального типа мозга проходило по пути резкого нарастания массы переднего мозга и многократного увеличения площади *новой коры*. Новая кора появилась на поверхности полушарий между древней (*palleocortex*) и старой (*archicortex*) корой (рис. 4.10). У млекопитающих возникли новые связи неокортекса с остальными отделами ЦНС. Тела нейронов, их аксоны и дендриты новой коры стали располагаться послойно и упорядоченно, образуя

*экранные структуры*. Кора переднего мозга стала получать и эффективно перерабатывать всю сенсорную информацию, перераспределять ее на двигательные проводящие пути, что позволило создавать более быстрый и дифференцированный ответ на внешние и внутренние воздействия. Упорядоченность расположения нескольких миллиардов нейронов в виде 4-6 слоев новой коры - специфический признак млекопитающих - позволило создавать сложнейшие межнейронные связи как внутри переднего мозга, так и между передним мозгом и нижележащими мозговыми структурами.

Усиленное разрастание неокортекса у древних млекопитающих привело к тому, что боковые части старой коры – архикортекса - на дорзальной поверхности больших полушарий были вытеснены к срединной плоскости и образовали *гиппокамп*, известный так же как *аммонов рог* или *морской конек* (рис. 4.10). В дальнейшем, у современных млекопитающих новая кора полностью оттесняет кору гиппокампа с дорзальной поверхности на медиальную, где она заворачивается вовнутрь и уходит под неокортекс в полость желудочка, полностью «прячет» гиппокамп. Снаружи на поверхности полушарий образуется *гиппокамповая борозда* (*sulcus hippocampi*).

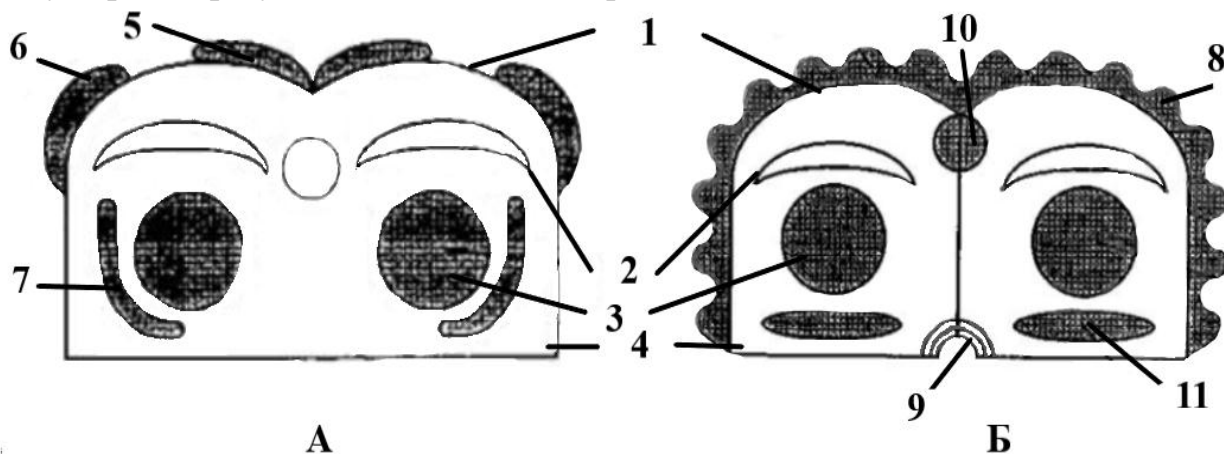


Рис. 4.10. Схема расположения структур серого вещества на поперечном срезе переднего мозга у рептилий и птиц (А), а также млекопитающих (Б)

(По: Н. В. Чебышев, 2000) :

1 – крыша мозга, 2 – парный латеральный желудочек переднего мозга, 3 – комплекс полосатых тел и базальных ядер, 4 - дно мозга, 5 – медиальные островки старой коры (архикортекса), 6 – латеральные и дорзальные островки старой коры (архикортекса) с зачатками неокортекса, 7 - древняя кора (палеокортекс) в виде грушевидной доли, 8 – новая кора (неокортекс) и латеральные островки старой коры, 9 – мозолистое тело, 10 – гиппокамп, 11 – грушевидная доля с остатками древней коры (палеокортекса)

На базальной поверхности полушарий новая кора также вытесняет к средней линии основания мозга палеокортекс - древнюю кору. У примитивных млекопитающих закладки древней коры хорошо развиты, тогда как у высокоорганизованных групп они сохраняются в виде *грушевидной доли*. Достаточно часто грушевидные области коры называют *обонятельной* или *пириформной корой*, *обонятельной долей* или *палеоналлием*. На границе между древней и новой корой возникает глубокая складка, которая затем превращается в *ринальную* или *обонятельную борозду* (*fissura rhinalis*), хорошо выраженную у всех млекопитающих.

Филогенетическое развитие паллиума (плаща мозга) окончательно не изучено. В литературе ведется дискуссия по вопросам использования терминов, обозначающих разные области паллиума у позвоночных. В изложенных выше материалах приведены возможные синонимы, обозначающие структуры плаща переднего мозга: палеопаллиум («древний плащ», или древняя кора, палеокортекс), архипаллиум («старый плащ», или старая кора, архикортекс) и неопаллиум («новый плащ», или новая кора, неокортекс). Обобщенная схема филогенеза серого вещества переднего мозга представлена на рис. 4.11.

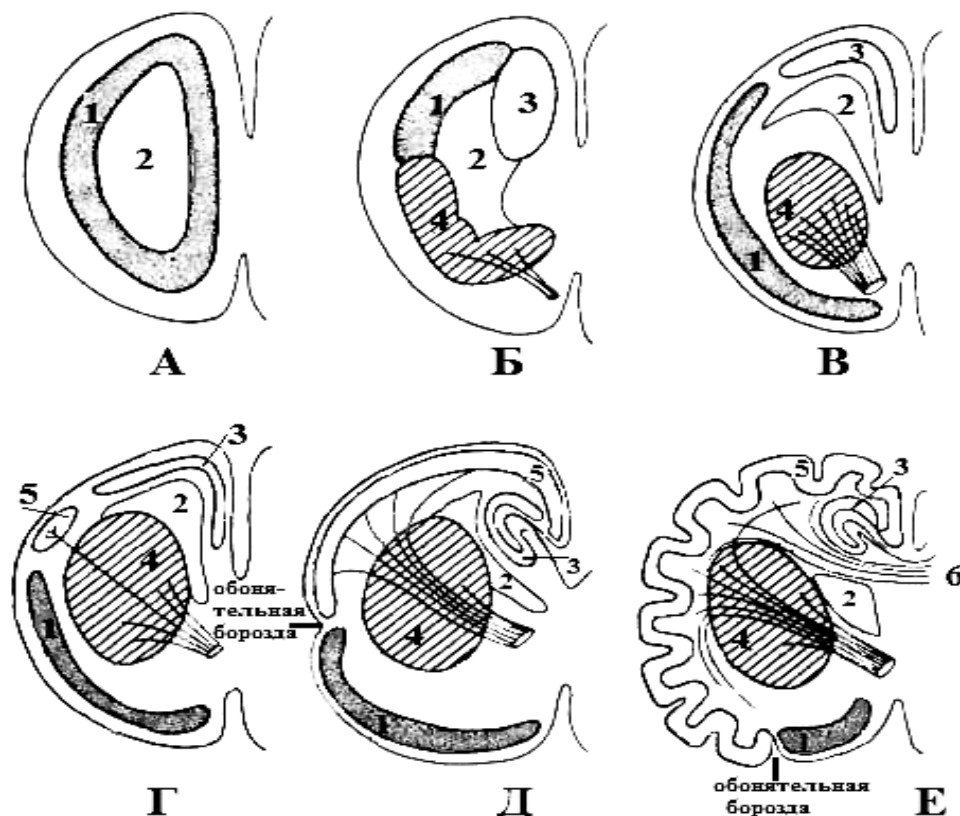


Рис. 4.11. Схема филогенетического развития структур серого вещества в левом полушарии переднего мозга у позвоночных (По: А. Ромер, Т. Парсонс, 1992) :

1 – палеопаллиум, 2 - боковой желудочек, 3 – архипаллиум, 4 - базальные ядра, 5 - неопаллиум, 6 - мозолистое тело; А - примитивная стадия. Полушарие представляет собой обонятельную долю. Слабо дифференцированное серое вещество располагается внутри мозга;

Б - стадия, наблюдаемая у современных амфибий. Серое вещество помещается все еще далеко от наружной поверхности, но уже подразделено на палеопаллиум (обонятельная доля), архипаллиум (гиппокамп) и базальные ядра (полосатое тело). Последнее приобретает значение ассоциативного центра, имеющего афферентные и эфферентные связи с таламусом (изображены линиями, показывающими перерезанные пучки волокон);

В - более прогрессивная стадия, на которой базальные ядра погружаются внутрь полушария, тогда как отделы коры несколько продвинулись кнаружи; Г - стадия, на которой находятся рептилии. Появляется неопаллиум; Д - стадия примитивного млекопитающего. Неопаллиум увеличился. Он имеет обширные связи со стволом мозга. Архипаллиум на медиальной поверхности полушария заворачивается в качестве гиппокампа. Палеопаллиум все еще сильно развит; Е - стадия высокоорганизованного млекопитающего. Неопаллиум сильно разрастается и собирается в складки. Палеопаллиум занимает ограниченную вентральную область, представляя собой грушевидную долю. Развивается мозолистое тело - мощная перемычка, соединяющая области неопаллиума двух полушарий

На освободившейся в результате перемещений древней и старой коры поверхности полушарий у млекопитающих стала преобладать по площади новая кора, прогрессивное развитие которой составляют процессы *кортикализации*. У низших млекопитающих она остается гладкой: на ней нет борозд и извилин. Такой тип строения новой коры полушарий переднего мозга называется *лиссэнцефальным*. Гладкая кора характерна, например, для насекомоядных, большинства грызунов, зайцеобразных, летучих мышей (более простой мозг – мозг грызуна – представлен на рис. 4.12). Дальнейшее прогрессивное развитие полушарий переднего мозга выражалось в увеличении поверхности коры за счет образования борозд (процесс *сулькации*, или *сульцификации*) и извилин (*гирификация*). Мозг с более сложной организацией и складчатостью называют *гирифицированным*. Вначале появились первичные (основные) извилины и борозды (*протогирэнцефалия*). В такой коре присутствуют только две борозды - боковая и обонятельная. Затем возникли извилины и борозды второго и третьего порядка (*дейтерогирэнцефалия*). Позже сформировался особо сложный рельеф коры с четко выраженной видовой и внутривидовой изменчивостью (*мультигирэнцефалия*). Примерами животных со складчатой корой являются копытные, хищники, китообразные и, конечно, приматы и человек.

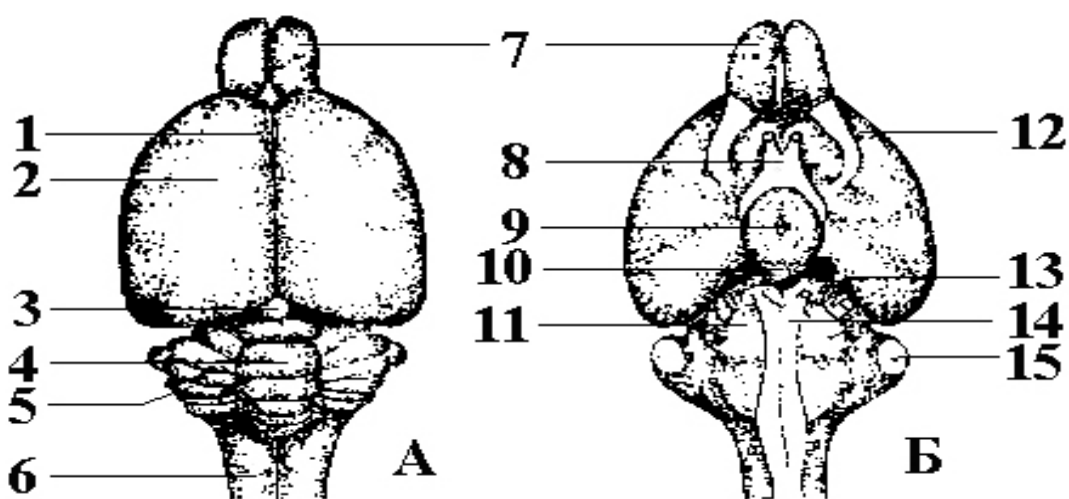


Рис. 4.12. Головной мозг восточноевропейской полевки  
(По: Н. И. Ларина, Г. В. Шляхтин, К. В. Федотова, 1983) :

А – вид сверху, Б – снизу, 1 – продольная борозда, 2 – полушарие головного мозга, 3 – эпифиз, 4 – червь мозжечка, 5 – полушарие мозжечка, 6 – продолговатый мозг, 7 – обонятельные доли, 8 – перекрест зрительных нервов, 9 – воронка, 10 – гипофиз, 11 – оливы, 12 – обонятельная борозда, 13 – ножки переднего мозга, 14 – пирамиды, 15 – придаток мозжечка

Степень сулькации и гирификации больших полушарий очень различается как между разными таксономическими группами млекопитающих, так и внутри них. В каждом отряде можно обнаружить виды с корой более примитивно устроенной и более развитой. Относительно примитивный (гладкий) мозг свойственен видам малоподвижным, приспособленным к узким экологическим условиям, со слабым развитием анализаторов, особенно дистантных. Гирифицированный мозг характерен для

млекопитающих с высокой и разнообразной двигательной активностью. Новая кора лучше развита у видов, у которых передние конечности приобрели хватательную функцию. Так, например, среди грызунов суслики и сурки, ведущие малоподвижный образ жизни, обладают наиболее просто устроенным гладким мозгом, в то время как у белки (это древолазающая форма) и амфибиотических форм (таких как нутрия и бобр) возрастает площадь новой коры. Среди приматов наиболее слабо передний мозг развит у полуобезьян. Павлианы, мартышки, макаки и антропоморфные обезьяны обладают более сложно устроенным передним мозгом с высокой степенью гирификации. Движущими факторами прогрессивного развития коры переднего мозга у приматов стали усиление хватательной и предметной функции передних конечностей; усложнение зрения; развитие пресоциальных форм поведения.

У разных млекопитающих кора по всей площади имеет различную степень цитоархитектонической дифференциации. Это определяется прогрессивным развитием корковых отделов тех анализаторов, которые играют ведущую роль в образе жизни животного. Например, для грызунов, в целом, характерно слабое развитие зрительного анализатора. Однако у белки зрительный анализатор лучше развит в связи с необходимостью ориентироваться в кронах деревьев. Поэтому в ее переднем мозге зрительная кора характеризуется не только более широкой площадью, но и высоким разнообразием клеточных типов нейронов.

Прогрессивное развитие переднего мозга, а именно увеличение площади и структуры неокортекса - кортикализация, возрастание массы и объема, - у разных групп млекопитающих было тесно связано с повышением общего уровня морфофункциональной организации, усложнением поведения и образа жизни. Чем филогенетически выше стоит та или иная группа млекопитающих, тем более развитым оказывается передний мозг. Показателем степени его развития является коэффициент теленцефализации: отношение веса переднего мозга к весу всего мозга, выраженное в процентах. Коэффициент теленцефализации в филогенетическом ряду млекопитающих представлен в табл. 4.1.

Таблица 4.1 - Коэффициент теленцефализации у млекопитающих и человека (По: М. Ф. Никитенко, 1969)

| Отряд         | Вес тела, кг  | Вес мозга, г    | Коэффициент теленцефализации, % |
|---------------|---------------|-----------------|---------------------------------|
| Насекомоядные | 0.10 - 0.40   | 0.2 - 2.7       | 53.0 - 59.0                     |
| Рукокрылые    | 0.01 - 0.03   | 0.1 - 0.3       | 51.0 - 52.0                     |
| Зайцеобразные | 0.10 - 4.00   | 1.4 - 16.0      | 52.0 - 61.0                     |
| Грызуны       | 0.10 - 29.0   | 0.3 - 41.0      | 50.0 - 64.0                     |
| Китообразные  | 26.00 - 730.0 | 216.0 - 2160    | 68.0 - 75.0                     |
| Хищные        | 0.10 - 195.0  | 3.0 - 260       | 61.0 - 75.0                     |
| Ластоногие    | 30.00 - 667.0 | 120.0 - 1226.0  | 67.0 - 72.0                     |
| Копытные      | 36.00 - 664.0 | 73.0 - 448.0    | 62.0 - 74.0                     |
| Приматы       | 4.00 - 17.0   | 78.0 - 101.0    | 76.0 - 80.0                     |
| Человек       | 56.00 - 64.0  | 1253.0 - 1556.0 | 86.0                            |

Из данных, приведенных в таблице 4.1, видно, что у млекопитающих с высокой организацией и филогенетически более молодых (приматы и человек) коэффициент теленцефализации значительно выше, чем у животных, филогенетически более древних (насекомоядные и грызуны). Самым высоким коэффициентом теленцефализации обладают хищные, ластоногие, китообразные, приматы и человек. У них также более сложно устроена кора переднего мозга, так как теленцефализация в эволюции головного мозга сопровождалась стремительным увеличением поверхности больших полушарий, в основном за счет сулькации и гирификации. Однако поверхность коры полушарий у млекопитающих увеличивалась по всей их площади неодинаково. Нарастание площади новой коры происходило в то время, когда филогенетически старые формации (древняя и старая кора, и особенно поверхность обонятельных луковиц), заметно уменьшались по площади. Опережающее развитие структур переднего мозга у млекопитающих по сравнению с другими отделами является ярким примером *гетерохронии* в эволюционном процессе. При этом, у большинства позвоночных развитие отделов головного мозга протекает практически одновременно.

Таким образом, теленцефализация и кортикализация определили быстрое и мощное развитие переднего мозга у млекопитающих. Он становится высшим центром интеграции функций целостного организма, поскольку в новой коре возникла способность к анализу и синтезу разнообразных импульсов, идущих от рецепторов, и их отражению. Прогрессивное развитие переднего мозга в эволюции млекопитающих заключалось в усложнении всей коры по сравнению с подкорковыми структурами, в доминировании роли новой коры по сравнению со старой и особенно древней корой. Однако это вовсе не означает, что эволюция неокортекса «упразднила» центры, управляющие инстинктивными актами: она лишь подчинила их высшему контролю.

#### 4.10 Строение головного мозга кошки

Более детально строение головного мозга млекопитающих рассмотрим на примере представителя отряда хищных млекопитающих – кошки.

Передний мозг (*telencephalon*) кошки (рис. 4.13, 4.14) по своим размерам превосходит все отделы ЦНС. Глубокой *продольной щелью* (*fissura longitudinalis*) он разделяется на *правое* и *левое полушария* (*hemispheria*), которые в глубине щели соединяются между собой широким поперечным слоем белых волокон, образующих *мозолистое тело* (*corpus callosum*). В основании обоих полушарий лежит *обонятельный мозг* (*rhinencephalon*), включающий обонятельные луковицы, обонятельные треугольники, грушевидные доли, аммоновы рога и хвостатые ядра.

Парная *обонятельная луковица* в виде эллипса выступает перед большими полушариями. Внутри нее находится полость – *желудочек обонятельной луковицы* (*ventriculus bulbi olfactorii*), который сообщается с боковым желудочком мозга. Назад от обонятельной луковицы идет *общий обонятельный тракт* (*tractus olfactorius communis*). Между обонятельными трактами располагается *обонятельный треугольник* (*trigonum olfactorium*),



позади которого лежит *грушевидная доля (lobus pyriformis)* – вторичный обонятельный центр.

Крышу переднего мозга образует *новая кора - неокортекс*, зачатки которой появляются у двоякодышащих рыб, амфибий и рептилий. Как отмечалось ранее, ее структура у млекопитающих имеет сложное послойное строение. У кошки различают 6 слоев клеток, расположенных параллельно поверхности плаща. Под корой лежит белое вещество, состоящее из проводящих путей. Кора полушарий гирифицированного переднего мозга кошки покрыта многочисленными бороздами, щелями и извилинами, увеличивающими ее поверхность. На поверхности плаща выделяют следующие доли, или области: лобную, затылочную, теменную, височную и обонятельную. У кошки, как и большинства млекопитающих, в каждом полушарии выделяют только четыре доли. Островковая доля появляется только у приматов. Разделение полушарий на доли у многих млекопитающих носит относительный характер, так как борозды и извилины отличаются большим как межвидовым, так и внутривидовым разнообразием и изменчивостью. Изучение цитоархитектоники у кошки, а также афферентов и эфферентов корковых полей у разных групп млекопитающих приводит к выводу об их несоответствии корковым полям человека.

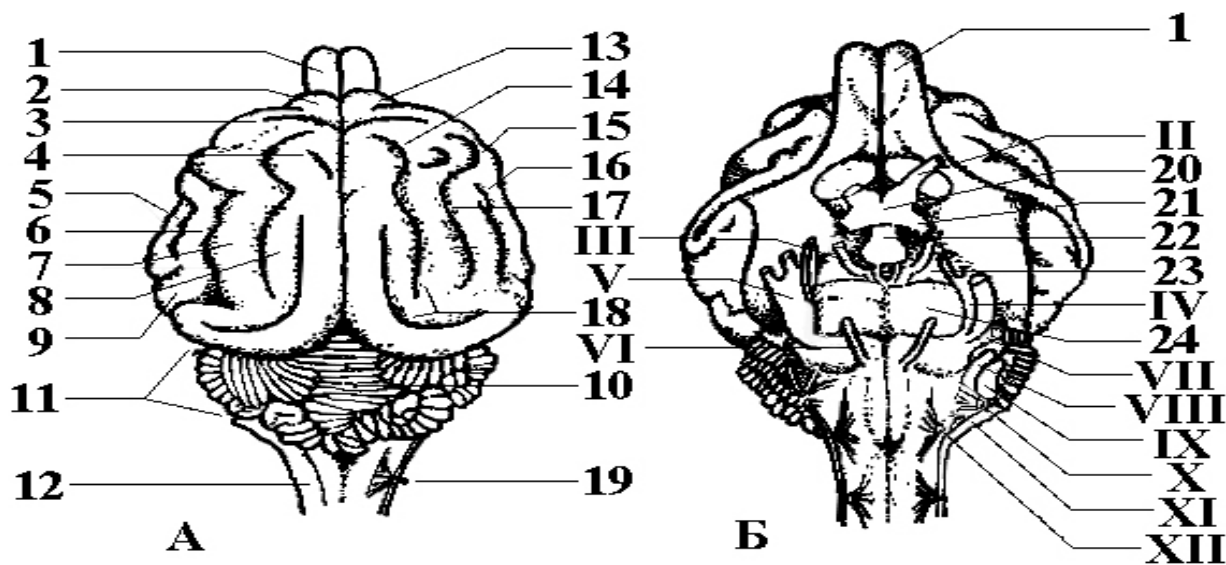


Рис. 4.13. Головной мозг кошки (По: А. Д. Ноздрачеву, 1973) :

- А – вид сверху, Б – снизу; 1 – обонятельная луковица, 2 – полушарие головного мозга, 3 - крестовидная борозда, 4 – борозда валика, 5 – передняя сильвиева извилина, 6 – эктосильвиева извилина, 7 – надсильвиева извилина, 8 – краевая извилина, 9 – задняя сильвиева извилина, 10 – червь мозжечка, 11 – мозжечок, 12 – продолговатый мозг, 13 – пресильвиева борозда, 14 – петлистая борозда, 15 – венечная борозда, 16 – передняя эктосильвиевая борозда, 18 – латеральная борозда, 19 – спинномозговой нерв, 20 – перекрест зрительных трактов, 21 – воронка, 22 – гипофиз, 23 - ножки мозга, 24 – мост, II – XII – черепные нервы

Исходной точкой для определения борозд и извилин плаща кошки является *латеральная сильвиева борозда (sulcus lateralis Sylvii)*. Эта глубокая, но короткая борозда лежит на латеральной поверхности плаща. Над этой

бороздой тремя concentрическими дугами располагаются другие борозды. Первая дуга не соединяется и состоит из двух отдельных борозд - *передней и задней эктосильвиевой борозд (sulcus ectosylvii anterior et posterior)*, между которыми располагаются соответственно *передняя и задняя сильвиевы извилины (gyrus Sylvii anterior et posterior)*. Следующая дуга представлена *надсильвиевой бороздой (sulcus suprasylvii)*, отделяющей *эктосильвиеву извилину (gyrus ectosylvii)*. Последнюю дугу образует *эктомаргинальная борозда (gyrus ectomarginalis)*, ограничивающая *надсильвиеву извилину (gyrus ectosylvii)*. Последняя при переходе на медиальную поверхность продолжается в *краевую извилину (gyrus marginalis)*.

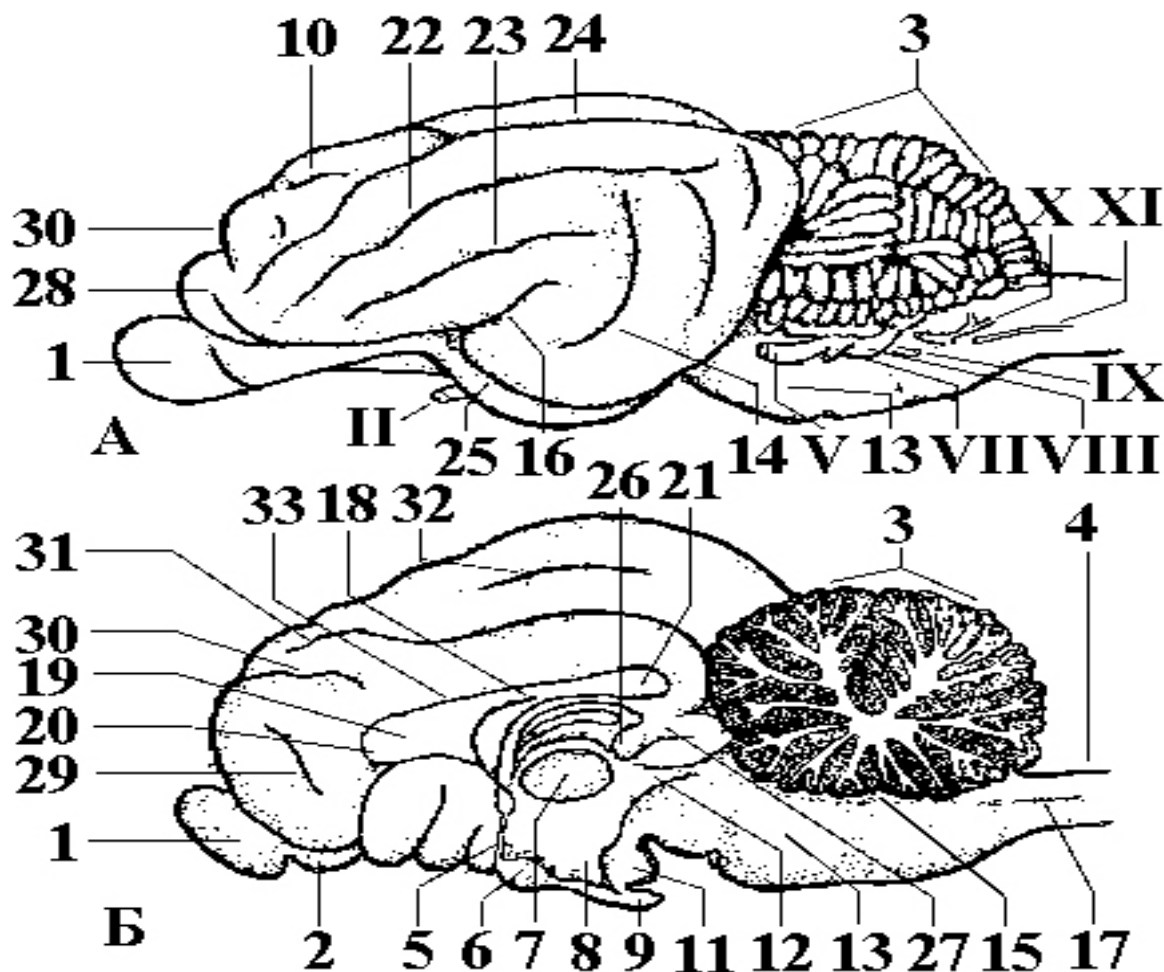


Рис. 4.14. Головной мозг кошки (По: А. Д. Ноздрачеву, 1973) :

А – сбоку, Б – сагиттальный разрез мозга через мозолистое тело;

- 1 – обонятельная луковица, 2 – обонятельный тракт, 3 – мозжечок, 4 – продолговатый мозг, 5 – концевая пластинка, 6 – перекрест зрительных нервов, 7 – внутреннее вещество таламуса, 8 – воронка, 9 – гипофиз, 10 – петлистая борозда, 11 – сосцевидные тела, 12 – водопровод мозга, 13 – мост, 14 задняя эктосильвиева борозда, 15 – четвертый желудочек, 16 – латеральная сильвиева борозда, 17 – центральный канал, 18 – мозолистое тело, 19 – колено мозолистого тела, 20 – клюв мозолистого тела, 21 – утолщение мозолистого тела, 22 – надсильвиева борозда, 23 – передняя эктосильвиева борозда, 24 – эктомаргинальная борозда, 25 – боковая ринальная борозда, 26 – эпифиз, 27 – четверохолмие, 28 – пресильвиева борозда, 29 – лицевая борозда, 30 – крестовидная борозда, 31 – борозда валика, 32 – маргинальная борозда, 33 – борозда мозолистого тела, II, V, VII, VIII, IX, X, XI – пары черепных нервов

В лобной части плаща располагается поперечно короткая *крестовидная борозда* (*sulcus cruciatus*) и почти параллельно ей лежит *петлистая борозда* (*sulcus ansatus*). Выше надсильвиевой борозды располагается *венечная борозда* (*sulcus coronalis*). Вперед от сильвиевой борозды отходит *обонятельная борозда* (*sulcus rhinalis*), служащая границей между обонятельным мозгом и плащом. От обонятельной борозды берет начало *пресильвиева борозда* (*sulcus praesylvius*).

На медиальной поверхности плаща, вдоль мозолистого тела тянется *борозда мозолистого тела* (*sulcus corporis callosi*). Над ней проходит длинная *борозда валика* (*sulcus splenialis*), выше которой лежит сравнительно короткая *маргинальная борозда* (*sulcus marginalis*). В лобном отделе располагается часть крестовидной борозды, переходящей с латеральной стороны. На поверхности, обращенной к мозжечку, лежит *борозда гиппокампа* (*sulcus hippocampi*), а также виден конец *борозды валика*. Кроме описанных борозд и извилин на поверхности плаща мозга кошки имеются маленькие непостоянные борозды и извилины.

На поперечном срезе через полушарие видно, что его центральную часть занимает белое вещество, а периферию – серое вещество мозга. Внутри каждого полушария имеются щелевидные полости – боковые желудочки мозга; впереди они соединяются с полостью обонятельных луковиц, а сзади – посредством *межжелудочкового (монроевого) отверстия* (*foramen interventriculare*) с третьим желудочком, находящемся в промежуточном мозге. Крышу боковых желудочков образует мозолистое тело, а дно – *гиппокамп*, или *аммонов рог* (*hippocampus*), *полосатое тело* (включает ряд ядер: *хвостатое, чечевицеобразное, миндалевидное*) и *свод* (*fornix*). Боковые желудочки отделяются друг от друга *прозрачной перегородкой*.

*Промежуточный мозг* (*diencephalon*) у кошки сверху прикрыт полушариями переднего мозга, сзади – средним мозгом и виден только снизу (с вентральной стороны). Этот отдел головного мозга состоит из *эпиталамуса* (надбугровая область), *таламуса* (зрительные бугры) и *гипоталамуса* (подбугровая область). У млекопитающих этот отдел головного мозга сохраняет такие же общие черты организации, как и у рептилий, но при этом имеет более прогрессивное строение по сравнению с другими амниотами. Глубокие изменения произошли в связи с усилением роли зрительных бугров промежуточного мозга, через которые в кору стали поступать импульсы от большинства рецепторов.

*Эпиталамус* (*epithalamus*) включает верхний мозговой придаток – *эпифиз* с *поводком* или *уздечкой*. *Эпифиз* (*epiphysis*) представляет собой очень маленькое округлое образование красно-бурого цвета. Он лежит между четверохолмием и зрительными буграми, с которыми соединяется уздечкой, или поводком (*habenula*). *Эпифиз* у кошки, как и у других позвоночных животных, является железой внутренней секреции.

*Таламус* (*thalamus*) состоит из двух *зрительных бугров* (*thalami optici*), между которыми находится третий мозговой желудочек. Таламус – самое крупное образование промежуточного мозга. Основное направление его эволюционных преобразований у млекопитающих было

связано именно с увеличением массы и степени дифференциации ядер. Зрительные бугры имеют округлую форму и состоят в основном из серого вещества. Вся чувствительная информация от органов чувств, кроме обоняния, собирается в дорзальном таламусе и переключается на кору больших полушарий конечного мозга. Вентральный таламус также хорошо развит: он обрабатывает всю двигательную информацию из конечного мозга и направляет ее на нисходящие проводящие пути, идущие в средний мозг, мост, продолговатый мозг.

Гипоталамус (*hypothalamus*) состоит из двух частей: передней и задней. Передняя часть представлена серым бугром и воронкой, соединенной с гипофизом, а задняя – сосцевидным телом и стенками третьего желудочка. *Серый бугор (tuber cinereum)* располагается непосредственно за перекрестом зрительных нервов в виде округлого возвышения. *Гипофиз (hypophysis)* примыкает к воронке в виде округлого образования бурого цвета. *Сосцевидное тело (corpus mamillare)* является парным образованием, лежащим сзади воронки выше гипофиза. Сосцевидные тела содержат ядра серого вещества, которые являются промежуточным обонятельным центром у млекопитающих. Как и у всех амниот, в гипоталамусе у кошки располагаются центры терморегуляции и гипоталамо-гипофизарной нейроэндокринной системы. Гипоталамус, в целом, представляет собой важнейший интегративный центр, регулирующий все вегетативные функции организма.

Средний мозг (*mesencephalon*) сверху закрыт полушариями переднего мозга и мозжечком. Он хорошо анатомически оформлен: включает крышу, представленную четверохолмием, а также ножки большого мозга и водопровод мозга. Крыша среднего мозга поделена взаимно перпендикулярными бороздами и образует *четверохолмие (corpora quadrigemina)*, располагающееся позади зрительных бугров и впереди мозжечка. Оно состоит из серого вещества, покрытого снаружи полоской белого. В нем различают *передние* и *задние бугорки* (или *холмики*), подчиненные контролю переднего мозга. Передние бугорки меньше задних, и образуют промежуточные зрительные центры, а задние – слуховые. Таким образом, у кошки, как и у всех млекопитающих, в среднем мозге появляются нижние холмики. Соотношение между верхними и нижними холмиками может служить показателем ведущего значения зрительного или слухового анализаторов у того или иного вида. *Ножки большого мозга (pedunculi cerebri)* в виде двух толстых валиков лежат на основании мозга позади зрительных трактов. Располагающееся в них *красное ядро* переключает двигательные сигналы из мозжечка. *Водопровод мозга (aqueductus cerebri)* располагается в центральной части среднего мозга между четверохолмием и ножками большого мозга.

**М о з ж е ч о к** или **м а л ы й м о з г** (*cerebellum*) у кошки, как и всех млекопитающих, включает два *полушария (hemispheria cerebelli)*. Как и у птиц, полушария мозжечка приобретают трехслойную *кору (cortex cerebelli)* из серого вещества: появляется *новый мозжечок* или *neocerebellum*. Кора располагается поверхностно и несет многочисленные борозды и извилины. В

мозжечке млекопитающих впервые в эволюции появляются дополнительные ядра – парное *зубчатое ядро*. В результате развития полушарий мозжечок у кошки очень крупный, лежит сверху продолговатого мозга, а спереди граничит с полушариями большого мозга. Парные полушария располагаются вокруг срединной непарной части мозжечка – *червя (vermis)*. Внутри мозжечка располагается белое вещество, которое на продольном срезе вследствие многочисленных складок имеет вид ветвящегося дерева, получившего название «*древо жизни*» (*arbor vitae*). Мозжечок тесно связан с корой больших полушарий и другими отделами мозга. Через верхние ножки мозжечок получает проприорецептивную информацию из ассоциативных областей коры, через нижние (из спинного мозга и ствола) - о состоянии опорно-двигательного и вестибулярного аппарата, положении тела и конечностей. Через средние ножки команды от мозжечка поступают к ядрам ствола мозга и к двигательной коре больших полушарий. Таким образом, мозжечок играет роль высшего двигательного центра, обеспечивающего сложные локомоции и настраивающего тонкие, согласованные движения конечностей. Он в постоянном режиме сигнализирует о положении тела и отдельных его частей в пространстве. Это важнейший регулятор тонуса скелетных мышц. Сказанное свидетельствует, что мозжечок у млекопитающих эволюционировал в связи с развитием моторики и усложнением движений.

Изучение коры мозжечка впервые началось в 1836 г. с рисунка чешского ученого Я. Е. Пуркинье, который смог получить качественный срез его коры. До этого момента в науке существовали сомнения в том, что головной мозг состоит из клеток. Мозжечок, как и весь головной мозг, - очень мягкая субстанция, и, когда исследователи пытались приготовить препараты-срезы, то мозговые структуры сильно деформировались. Я. Е. Пуркинье удалось зафиксировать ткань мозжечка, уплотнив её таким образом, что при изготовлении среза и последующем окрашивании проявились клеточные структуры, в которых были видны крупные клетки с хорошо заметными ядрами. Ученый увидел только два слоя коры мозжечка – внутренний *гранулярный* и средний - *ганглионарный*, в котором находятся крупные нейроны грушевидной формы, которые впоследствии стали называться клетками Пуркинье. Разработанные им методы фиксации не позволили ему увидеть в коре мозжечка поверхностного *молекулярного слоя*. Не увидел ученый и всего дендритного дерева клетки Пуркинье, которая обладает потрясающим ветвлением: от её тела начинаются 2 - 4 очень крупных дендрита, которые образуют значительное количество мелких ветвящихся отростков. В этих грушевидных клетках также есть аксон, который направляется к ядрам мозжечка. На синапсах, которые находятся на дендритах клеток Пуркинье, «хранится» так называемая двигательная память. Я. Е. Пуркинье внес существенный вклад в мировую физиологическую и анатомическую науку, а также в становление клеточной теории, доказав, что головной мозг имеет клеточное строение.

Продолговатый мозг (*medulla oblongata*) у кошки по своей форме напоминает спинной мозг. Его условной границей снизу является место выхода первой пары спинномозговых нервов. Валикообразное расширение продолговатого мозга, граничащее со средним мозгом, называют *мостом* (*pons*). Основную массу продолговатого мозга составляют проводящие пути – белое вещество, в котором лежат скопления серого вещества – ядра. Между продолговатым мозгом и мозжечком располагается четвертый желудочек.

В спинном мозге кошки в связи с развитием локомоторной функции конечностей появляются грудное и поясничное утолщения, в которых анатомически хорошо выделяются боковые рога. Чувствительные проводящие пути спинного мозга усиливаются за счет появления тонкого и клиновидного пучков. От двигательных зон коры головного мозга начинается двигательный пирамидный путь, который проходит через спинной мозг к скелетным мышцам.

Таким образом, анализ основных направлений филогенеза нервной системы беспозвоночных и хордовых животных показывает, как постепенно в процессе эволюции усложнялось ее строение: начиная от диффузно расположенных нервных клеток кишечнополостных до сложных корковых структур у высших позвоночных животных. В целом, в научных публикациях продолжается дискуссия по поводу филогенетического развития различных структур нервной системы. Продолжаются и научные исследования головного мозга животных и человека.

## **ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 4 «НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХОРДОВЫХ»**

### **Аудиторная практическая работа «Сравнительная анатомия нервной системы хордовых»**

**Цель занятия** - по микроскопическим и анатомическим препаратам изучить расположение и морфологию структур нервной системы у отдельных представителей типа Хордовые, и на этой основе выделить черты прогрессивной эволюции их нервной системы.

**Задание 4.1. Микроскопические препараты «Продольный и поперечный срезы тела ланцетника».** (*Краситель: гематоксилин-эозин*).

Под малым увеличением микроскопа рассмотрите продольный срез тела ланцетника. Со спинной стороны найдите нервную трубку с хорошо заметными глазками Гессе на ее переднем конце. Обратите внимание на взаимное расположение органов у ланцетника: под нервной трубкой находится хорда. Она длиннее нервной трубки и заходит в головной конец тела, но над хордой головной мозг отсутствует. С брюшной стороны лежит кишечная трубка, в жаберном отделе которой заметны множественные жаберные щели. По бокам от хорды можно заметить метамерного строения мышечную систему ланцетника. Каждый миомер иннервирован парными спинным и брюшным нервами. На поперечном срезе опять найдите нервную трубку, учитывая взаимное расположение осевых структур. Найдите ее полость – центральный канал - видоизмененный невроцель. В какие структуры у позвоночных превращаются нервная трубка и ее полость? Зарисуйте все найденные структуры.

**Задание 4.2. Вскрытие черепной коробки окуня и изучение его головного мозга.**

Отчлените голову от тела рыбы. Разрушив заднюю часть мозговой коробки с помощью препаровальных игл и пинцета удалите крышу черепа. Под ней обнаружится жироподобная ткань, закрывающая мозг. Препаровальной иглой уберите эту ткань и рассмотрите головной мозг. Найдите передний мозг, зрительные доли среднего мозга, мозжечок, продолговатый мозг и зрительный тракт. Отпрепарируйте глаз и рассмотрите форму глазного яблока. Каким отделом головного мозга рыб он иннервируется? Вскройте глаз и найдите шаровидный хрусталик. Как образуется орган зрения и хрусталик у рыб? Каким образом развитие зрительного анализатора влияет на строение головного мозга у позвоночных животных? Зарисуйте головной мозг окуня.

**Задание 4.3. Сравнительная морфология головного мозга позвоночных животных (по фиксированным анатомическим препаратам).**

Рассмотрите влажные анатомические препараты каспийской миноги, акулы катран, озерной лягушки, агамы, голубя, крысы, у которых вскрыта черепная коробка. Найдите передний, промежуточный, средний,

продолговатый мозг, а также мозжечок. Все ли отделы анатомически выражены и легко обнаруживаются у разных представителей позвоночных? Проследите, как у них изменяется размер переднего мозга относительно других отделов. У кого из представленных животных самый большой по относительным размерам мозжечок? У кого над другими отделами преобладает передний мозг? У кого из представленных животных передний мозг несет черты гирификации и сулькации? Ответы аргументируйте, сделайте выводы.

#### **Задание 4.4. Гистологический препарат «Мозжечок собаки».**

*Краситель: Импрегнация хлорным золотом по методу Рамона-и-Кахаля.*

Появление трехслойной коры в мозжечке – прогрессивный признак в организации головного мозга у млекопитающих. Под малым увеличением рассмотрите срез полушария мозжечка собаки и изучите его общий план строения. На срезе заметны многочисленные борозды и узкие извилины, характеризующие строение его коры. Кора мозжечка – слой серого вещества, расположенный поверхностно (рис. 4.14). В центре обнаруживаются небольшие прослойки волокон белого вещества, связанные с белым веществом в срединной части мозжечка. Серое и белое вещество в своем расположении друг относительно друга напоминают лист туи, придают мозжечку характерный вид, что получило название «древа жизни».

Найдите участок коры мозжечка с любой стороны от борозды и переведите микроскоп на большое увеличение. На срезе коры найдите три слоя коры, начиная с поверхностного, – молекулярный, ганглионарный и зернистый.

Молекулярный слой – содержит сравнительно небольшое количество мелких звездчатых и корзинчатых клеток. Звездчатые нейроны лежат в самом поверхностном слое коры. Они своими телами и дендритами остаются в молекулярном слое, а их аксон формирует тормозные синапсы с дендритами или телом клеток Пуркинье нижележащего слоя. Корзинчатые нейроны называют так потому, что их дендриты также располагаются в пределах молекулярного слоя, а длинный аксон спускается к телам клеток Пуркинье, где, разветвляясь, охватывает их наподобие корзинок и образует с ними тормозные аксо-соматические синапсы.

Ганглионарный слой образован очень крупными нейронами одного типа. Они плотно расположены в один ряд, имеют тела грушевидной формы и сильно ветвящиеся отростки – это клетки Пуркинье. Их дендриты расположены на одной плоскости и имеют очень сложное ветвление, достигая молекулярного слоя. Аксоны этих клеток проходят в белое вещество, где лежат параллельно волокнам, а также к ядрам мозжечка. Клетки Пуркинье принимают (прямо или через клетки-зёрна) все поступающие в кору сигналы, перерабатывают их и формируют ответный сигнал.

Зернистый слой – самый внутренний, с большим количеством плотно лежащих нейронов разного строения. Среди них найдите клетки-зёрна



(наиболее многочисленные и мелкие), большие звёздчатые нейроны (клетки Гольджи), а также веретеновидные горизонтальные клетки. Клетки-зёрна образуют 3-4 коротких дендрита, из-за чего их называют птичьими лапками. Их аксоны направляются к клеткам вышележащих слоев коры, а именно в молекулярный и ганглионарный слои, где контактируют с дендритами всех остальных клеток коры (в том числе с дендритами грушевидных клеток). Клетки-зерна также синаптируют с приходящими в кору мозжечка нервными волокнами. Это единственные в коре мозжечка нейроны возбуждающего типа. Остальные клетки зернистого слоя корректируют функции грушевидных клеток Пуркинье из среднего ганглионарного слоя.

Зарисуйте клеточный состав трех слоев коры мозжечка. Проанализируйте расположение, ход отростков и функции нервных клеток. Сделайте выводы, подтверждающие прогрессивное строение коры мозжечка у собаки.

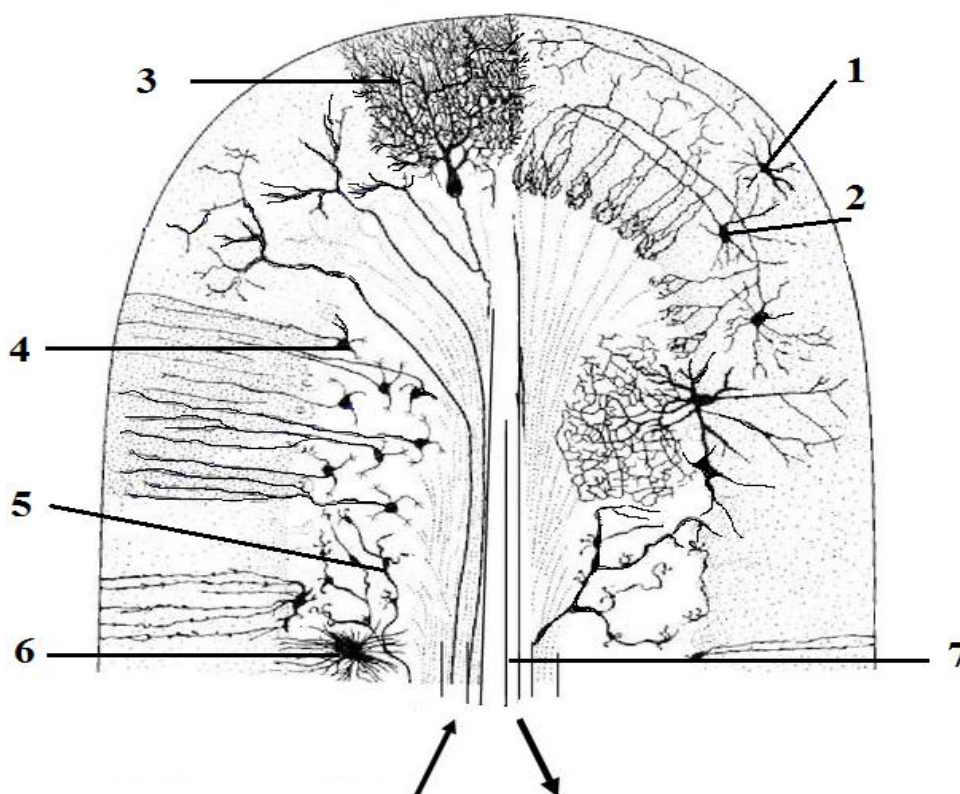


Рис. 4.14. Схема расположения нейронов в составе коры одной из извилин мозжечка :  
 1 - звездчатые нейроны и 2 – корзинчатые нейроны молекулярного слоя, 3 – клетки Пуркинье ганглионарного слоя, 4 – клетки-зерна, а также 5 - клетки Гольджи и 6 – веретеновидные клетки зернистого слоя коры, 7 – волокна белого вещества.  
 Стрелками обозначены импульсы, поступающие в мозжечок из продолговатого и среднего мозга и передача импульсов с коры на ядра мозжечка

### Внеаудиторные задания

#### Задание 4.5. Нервная система ланцетника.

Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.

1. Почему трубчатая нервная система получила такое название?

2. В чем состоят отличия в строении и расположении нервной системы у ланцетника и кольчатого червя?

3. Докажите, что нервная система всех хордовых может быть похожа на ту, какой обладает ланцетник.

4. Какие гипотезы происхождения нервной системы трубчатого типа вам известны?

5. Можно ли сказать, что нервная трубка у ланцетника - светочувствительный орган?

6. О чем может свидетельствовать присутствие пигментных клеток в нервной трубке у ланцетника?

7. В чем заключается связь нервной трубки с периферической нервной системой у ланцетника?

#### **Задание 4.6. Нервная система круглоротых.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

1. Какие отделы выделяют в головном мозге миноги?

2. Каково строение переднего мозга миноги? Чем образованы его дно и крыша?

3. Какие образования имеет промежуточный мозг у рыб? Образуют ли зрительные нервы перекрест?

4. Что такое габенулярные ганглии, пинеальный и теменной органы и где они располагаются?

5. Какая полость имеется в промежуточном мозге?

6. Где располагается средний мозг и какое он имеет строение?

7. Какой вид имеет мозжечок у миноги?

8. Где расположен IV мозговой желудочек?

9. Назовите прогрессивные эволюционные преобразования в головном мозге у круглоротых по сравнению с головохордовыми.

10. Если сравнивать головной мозг миноги и окуня, какие признаки в организации мозга круглоротых, свидетельствующие о его более простом строении, можно обнаружить?

#### **Задание 4.7. Нервная система рыб.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

1. Какие эволюционные изменения происходят в головном мозге хрящевых рыб по сравнению с круглоротыми?

2. Какое строение имеет передний мозг акулы?

3. Какому отделу мозга принадлежат и где в нем располагаются зрительные бугры, перекрест зрительных нервов, воронка, нижние доли, сосудистый мешок?

4. Какие железы внутренней секреции имеются в промежуточном мозге у рыб?

5. Какие функции регулирует промежуточный мозг у рыб?

6. Что такое двуххолмие и какому отделу мозга оно принадлежит?

7. Какие прогрессивные изменения наблюдаются в мозжечке у рыб?
8. Какие функции регулирует продолговатый мозг у рыб?
9. Какие пары черепных нервов отходят у рыб от продолговатого мозга, а также от среднего мозга?
10. В чем отличие головного мозга рыб от головного мозга амфибий?

#### **Задание 4.8. Нервная система амфибий.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

1. Из каких отделов состоит головной мозг амфибий?
2. Какие прогрессивные изменения наблюдаются в строении головного мозга амфибий по сравнению с рыбами?
3. Где располагается, как и почему образуется концевая (терминальная) пластинка? Можно ли считать, что терминальная пластинка и ганглионарная пластинка – это термины-синонимы? Ответ аргументируйте.
4. Что такое архикортекс? Где он располагается?
5. Что редуцируется в промежуточном мозге амфибий по сравнению с рыбами?
6. Какие структуры образуют зрительные доли среднего мозга?
7. Чем представлены крыша и дно среднего мозга у амфибий?
8. При помощи чего соединяются зрительные бугры среднего мозга?
9. Из каких структур образуется ретикулярная формация? Где она располагается и о каком уровне организации головного мозга свидетельствует?
10. Из каких структур состоят и где располагаются ножки мозга?
11. Почему у амфибий слабо развит мозжечок по сравнению с рыбами?
12. Сколько пар и каких черепных нервов отходит от продолговатого мозга у лягушки? Почему в литературе может указываться разное количество черепных нервов, связанных со стволом головного мозга?

#### **Задание 4.9. Нервная система пресмыкающихся.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

1. Какие прогрессивные изменения наблюдаются в головном мозгу рептилий по сравнению с амфибиями?
2. Какое строение имеет передний мозг рептилий?
3. Что такое неокортекс, и в какой области переднего мозга он появляется?
4. Какое строение имеют обонятельные луковицы?
5. Где располагаются теменной глаз, парафиз и эпифиз и какому отделу мозга они принадлежат?
6. Какие функции у рептилий выполняет теменной глаз?
7. Какому отделу мозга принадлежат зрительные доли?
8. Где и в какой плоскости имеются изгибы в головном мозге у рептилий?
9. Где находятся главные интегративные центры головного мозга у пресмыкающихся и птиц?

10. Эволюция рептилий сопровождалась формированием множества путей экологической радиации: экологические формы пресмыкающихся имеют порой резкие отличия в анатомо-функциональной организации у гаттерии, змей, ящериц, крокодилов, черепах. Приведите несколько примеров адаптивной специализации нервной системы у пресмыкающихся из разных экологических и систематических групп.

#### **Задание 4.10. Нервная система птиц.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

1. Какая борозда делит мозг птиц на два полушария?
2. Какие анатомические преобразования произошли у птиц в обонятельных долях?
3. Из чего состоит у птиц крыша переднего мозга?
4. Какое строение у птиц имеет мозжечок? В чем состоит его прогрессивное развитие по сравнению с амниотами и рептилиями?
5. Что представляют собой полосатые тела, какое функциональное значение они имеют у птиц? О каком типе мозга свидетельствует хорошее развитие полосатых тел у птиц?
6. Что такое гиперстриатум, и у каких птиц в мозге лучше развита эта структура? Какие функции она выполняет?
7. Назовите черты прогрессивной эволюции нервной системы у птиц по сравнению с рептилиями. Какие из них напрямую связаны с полетом?
8. Птицы и млекопитающие являются двумя линиями эволюции рептилий. В чем сходство и различия в организации головного мозга у животных из этих трех классов амниот?

#### **Задание 4.11. Нервная система млекопитающих.**

**Пользуясь материалами главы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.**

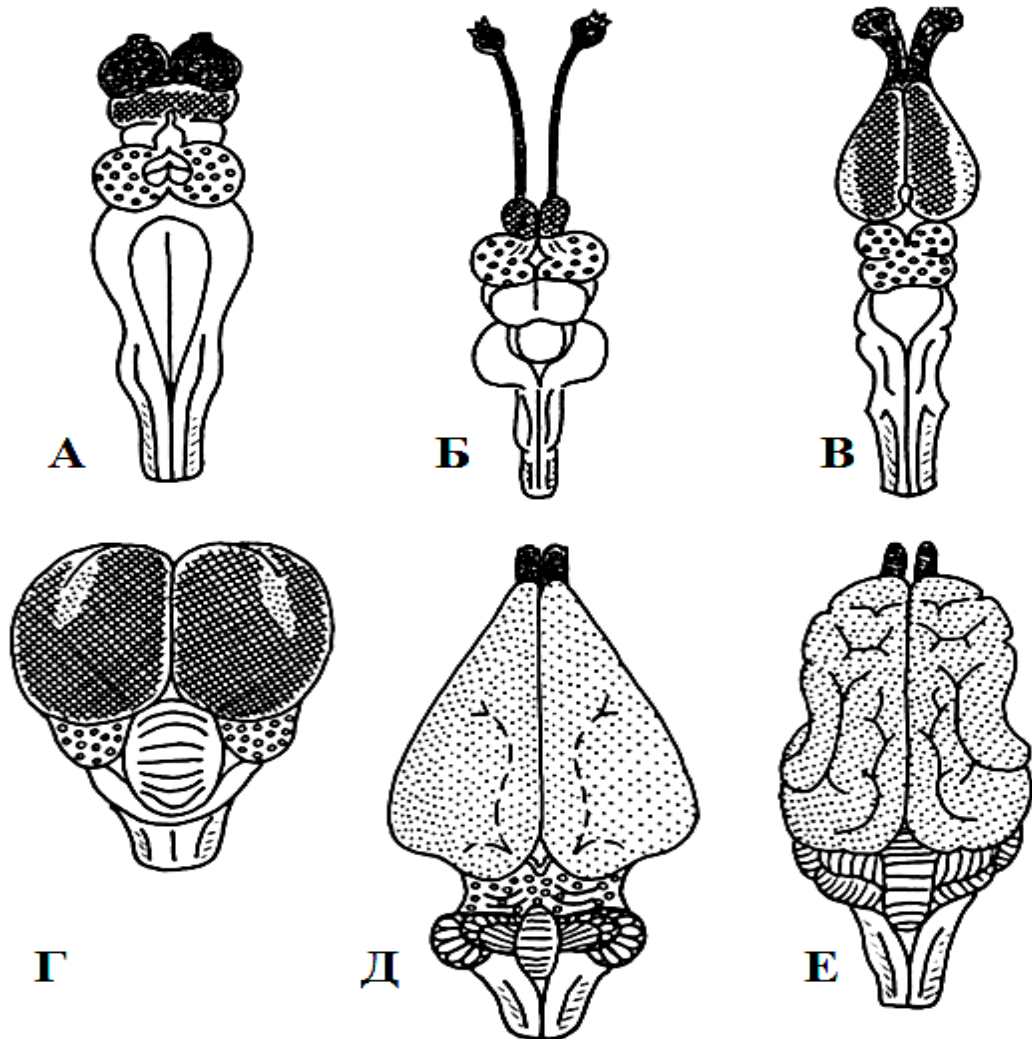
1. Какие прогрессивные изменения произошли в головном мозге млекопитающих по сравнению с рептилиями?
2. Какая из структур головного мозга максимально выражена у млекопитающих?
3. Что такое коэффициент теленцефализации? У каких отрядов млекопитающих он выше?
4. Какие факторы способствовали прогрессивному развитию головного мозга млекопитающих?
5. Где в головном мозге млекопитающих появляется новая кора? В каких направлениях она оттесняет старую и древнюю кору?
6. Что такое сулькация и гирификация? Связан ли уровень сулькации и гирификации переднего мозга с образом жизни животного?
7. Какие полушария переднего мозга называют лиссэнцефальными?
8. Все ли виды животных из одного отряда млекопитающих характеризуются одинаковым уровнем развития борозд и извилин? О чем свидетельствует этот факт?

9. С каким образом жизни связан более высокий уровень сулькации и гирификации переднего мозга у приматов?
10. Объясните значение следующих пар терминов: палеопаллиум и палеокортекс, архипаллиум и архикортекс, неопаллиум и неокортекс? Являются ли они синонимами?
11. У каких млекопитающих появляется островковая кора?
12. Где располагается обонятельный мозг у млекопитающих? Какие структуры он включает? Где находится высший обонятельный нервный центр?
13. Что такое гладкая и гирифицированная кора? Для каких групп млекопитающих они характерны? В чем причины различий в организации коры больших полушарий конечного мозга у разных видов?
14. Назовите уровни развития ассоциативных зон мозга у млекопитающих?
15. Из каких отделов состоит головной мозг кошки?
16. Ромбовидный мозг хордовых гомологичен *подпищеводному (субэзофагеальному)* нервному узлу в головном мозге членистоногих. Этот факт подтверждается гомологичностью многих генов, которые экспрессируются в эмбриогенезе этих структур, а также сходством выполняемых функций и расположением между вышележащими частями мозга и брюшной нервной цепочкой (гомологом спинного мозга у хордовых). Что представляет собой ромбовидный мозг у млекопитающих, и какие функции он выполняет?
17. Что вы понимаете под первичным и вторичным мозговым сводом?
18. Какие доли выделяют на поверхности плаща переднего мозга кошки?
19. Какая щель разделяет полушария большого мозга кошки?
20. У каких животных впервые в эволюции появляется мозолистое тело, где оно располагается и какие функции выполняет?
21. Каким образом борозды и извилины располагаются на верхнелатеральной, медиальной и нижней поверхностях плаща головного мозга кошки?
22. Где располагаются боковые желудочки мозга? При помощи каких отверстий они сообщаются друг с другом и с III желудочком?
23. Чем образованы крыша и дно боковых желудочков?
24. Из каких отделов состоит промежуточный мозг у кошки?
25. К какому отделу головного мозга относится четверохолмие? С чем связано большее или меньшее развитие верхних и нижних холмиков четверохолмия у млекопитающих?
26. Какие функции выполняют передние и задние бугры четверохолмия?
27. Где расположены ножки большого мозга?
28. Какое строение имеет мозжечок у кошки?
29. Что такое «древо жизни»?
30. Назовите границы между продолговатым и спинным мозгом?
31. Как распределены структуры белого и серого вещества в продолговатом мозге? Как называются ключевые из них?

#### Задание 4.12. Проблемно-ориентированные задачи.

Пользуясь материалами темы 4 и дополнительными источниками информации, дайте ответы на вопросы.

1. На рисунке под буквами А – Е изображен головной мозг разных классов позвоночных животных с дорзальной стороны. Каким классам принадлежат изображенные типы мозга? Как на рисунке выглядят ключевые отделы мозга - продолговатый, мост и мозжечок, средний, промежуточный и передний? По каким признакам морфологии этих отделов мозга вы определили их обладателей? Ответ аргументируйте.



2. Какова взаимосвязь между способностью к движению и уровнем развития нервной системы у хордовых животных? Приведите примеры.

3. Почему восходящие и нисходящие двигательные проводящие пути спинного мозга лучше развиты у наземных позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) по сравнению с первичноводными животными?

4. В процессе развития конечный отдел мозга млекопитающих и человека может приобретать вид полусферы с единой полостью (желудочком) внутри. Такая патология называется голопрозэнцефалией. Конечный мозг может быть разделен только в задней части, а лобные доли остаются неразделенными. Такая патология называется алобарной прозэнцефалией.

Конечный мозг может разделиться продольной бороздой, но в глубине оба полушария остаются связанными друг с другом. Такая патология называется проэнцефалией. Объясните с точки зрения филогенеза переднего отдела мозга в ряду позвоночных, почему возможны такие патологии?

5. У человека встречается врожденная патология - агирия (гетерохрония), которая проявляется в отсутствии борозд и извилин (гладкий мозг) больших полушарий. Объясните с точки зрения филогенеза переднего отдела мозга в ряду позвоночных, почему возможна такая патология?

6. У человека встречаются врожденные пороки развития мозолистого тела, такие, например, как аплазия (агенезия) и гипоплазия мозолистого тела (полное или частичное отсутствие комиссуры мозга). Объясните с точки зрения филогенеза переднего отдела мозга в ряду позвоночных, почему возможна такая патология?

7. В эксперименте у кошки проведено полное удаление мозжечка. Какие функции, выполняемые мозжечком, иллюстрирует данный физиологический эксперимент? С какими структурами мозга связан мозжечок, и какое функциональное значение имеют эти связи? Какие нарушения поведения импульса могут наблюдаться при этом у животного?

8. У акул, живущих в толще воды, масса переднего мозга может достигать 60% массы всего головного мозга, а у акул и скатов, живущих в придонной зоне, эта цифра падает до 25%, причем одновременно увеличивается масса обонятельных луковиц. С чем могут быть связаны количественные различия в организации переднего мозга внутри одного класса животных?

9. В филогенезе объем новой коры увеличивается: у ежа он равен 32.4% всей коры, у кролика – 56.0, у собаки – 84.2, а у человека – 95.9%. Как сказалось такое значительное увеличение площади неокортекса в ряду млекопитающих на общем уровне организации этих животных?

10. Анализ новейших данных по нейроанатомии приматов позволил уточнить представления о связи относительных размеров отделов переднего мозга с экологическими и социальными факторами. Оказалось, что относительный объем неокортекса связан со сложностью социального устройства, а отделы, связанные с обонянием, сильнее развиты не только у ночных видов по сравнению с дневными, но и у видов с развитой социальностью по сравнению с теми, кто живет парами или поодиночке. В связи с этими данными предположите, какие доли переднего мозга у приматов претерпели значительные филогенетические преобразования по сравнению с другими млекопитающими?

11. Американские палеонтологи при помощи компьютерной рентгеновской томографии изучили эндокасты (мозговые полости) двух раннеюрских маммалиаформ - цинодонт *Thrinaxodon* и

*Diademodon* - животных, переходных между зверозубыми рептилиями и первыми млекопитающими. Исследование показало, что обонятельные луковицы у них были небольшие, а в носу не было окостеневших носовых раковин. Передний мозг был маленький и узкий, не подразделенный на отделы, без признаков наличия неокортекса. Средний мозг и эпифиз («теменной глаз») не были закрыты сверху полушариями переднего мозга. Мозжечок был шире переднего мозга, спинной мозг тонкий. О каких особенностях общей организации двух видов цинодонтов рассказали ученым выявленные «рептильные» особенности мозга и черепа?

12. Для того чтобы изучить функции отделов головного мозга у животных, в начале XX в. многие ученые (среди них - И. П. Павлов, Ф. Гольц, Г. П. Зеленый, М. Флуранс, Э. А. Асратян) проводили анатомо-физиологические опыты. Тогда было показано, что удаление переднего мозга у костистых рыб не вызывало у них значительных изменений в поведении. Удаление больших полушарий у лягушки при сохранении промежуточного мозга также мало отражалось на ее жизненных функциях: лягушка сохраняла способность к плаванию и ловле насекомых. Удаление больших полушарий у голубя заметно изменяло его поведение. Прооперированный голубь хорошо ходил, чистил перья, однако плохо взлетал и, при сохранении способности к глотанию, утрачивал способность самостоятельно находить корм, и без специального ухода мог погибнуть от голода и жажды. Удаление больших полушарий у собаки сопровождалось еще более заметными изменениями в поведении. Собака без полушарий через неделю после операции не могла самостоятельно найти корм, хотя он стоял около нее, не узнавала хозяина, не реагировала на кличку, однако сохраняла способность к передвижению, обнаружению препятствий, чередованию сна и бодрствования. После операции при хорошем уходе она могла прожить около года. Удаление больших полушарий у обезьяны приводило к быстрой гибели животного, без сохранения минимальных мозговых функций. Объясните, функционирование какой структуры переднего мозга наблюдали ученые? Какие выводы были сделаны о филогенетическом значении этой структуры в ряду позвоночных животных? Благодаря каким отделам мозга и каким их функциям выжившие животные сохраняли жизнедеятельность?

13. У рыбы удален мозжечок. Отразится ли эта операция на ее способности вырабатывать условный рефлекс в ответ на пищевые раздражители?

14. У каких рыб, отличающихся по скорости и маневренности передвижения, – акулы или ската, - удаление мозжечка больше скажется на мышечном тонусе и двигательной активности?

15. Сохранит ли лягушка способность ловить мух, если у нее удалить мозжечок?

16. Будет ли отличаться реакция голубей и кур на удаление мозжечка?



### Задание 4.13. Таблицы.

Используя материалы темы 4, а также дополнительную литературу, заполните таблицы по изложенным ниже шаблонам (табл. 4.2 - 4.4).

Таблица 4.2. Сравнительная характеристика строения головного мозга у различных позвоночных

|   |               | Продолговатый мозг | Мозжечок | Мост | Средний мозг | Промежуточный мозг | Передний мозг |
|---|---------------|--------------------|----------|------|--------------|--------------------|---------------|
| 1 | Круглоротые   |                    |          |      |              |                    |               |
| 2 | Рыбы          |                    |          |      |              |                    |               |
| 3 | Амфибии       |                    |          |      |              |                    |               |
| 4 | Рептилии      |                    |          |      |              |                    |               |
| 5 | Птицы         |                    |          |      |              |                    |               |
| 6 | Млекопитающие |                    |          |      |              |                    |               |

Таблица 4.3 - Сравнительный анализ особенностей головного мозга у приматов и человека

| № | Отдел мозга         | Приматы | Австралопитек | Человек прямоходящий | Человек разумный |
|---|---------------------|---------|---------------|----------------------|------------------|
| 1 | Продолговатый мозг  |         |               |                      |                  |
| 2 | Мозжечок            |         |               |                      |                  |
| 3 | Мост                |         |               |                      |                  |
| 4 | Средний мозг        |         |               |                      |                  |
| 5 | Промежуточный мозг  |         |               |                      |                  |
| 6 | Конечный мозг, кора |         |               |                      |                  |
| 7 | Объем мозга         |         |               |                      |                  |
| 8 | Соотношение отделов |         |               |                      |                  |

Таблица 4.4 - Морфо-функциональная характеристика черепных нервов человека

| Номер пары | Русское и латинское название нерва | Название ветвей | Функциональный характер волокон | Область расположения ядер в стволе мозга | Место выхода из головного мозга | Место выхода из черепа | Область иннервации |
|------------|------------------------------------|-----------------|---------------------------------|--|---------------------------------|------------------------|--------------------|
| 1          | Обонятельный                       |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 2          | Зрительный                         |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 3          | Глазодвигательный                  |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 4          | Блоковый                           |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 5          | Тройничный                         |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 6          | Отводящий                          |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 7          | Лицевой                            |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 8          | Слуховой                           |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 9          | Языкоглоточный                     |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 10         | Блуждающий                         |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 11         | Добавочный                         |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |
| 12         | Подъязычный                        |                 |                                 |  |                                 |                        |                    |

**Задание 4.14. Тест.**

**Выполните тест, выбрав один верный вариант ответа.**

1. Направлениями эволюции нервной системы хордовых являются
  - а) увеличение числа нейронов
  - б) субституция
  - в) централизация и энцефализация
  - г) субординация
  - д) кортикализация
  - е) все ответы верны.
2. Эволюция ЦНС у хордовых в первую очередь связана с развитием
  - а) пищеварительной системы
  - б) системы опоры и движения
  - в) способами размножения
  - г) ни один из ответов не верен.
3. Увеличение скорости проведения нервных импульсов в эволюции хордовых животных связано
  - а) с увеличением количества нейронов
  - б) с увеличением количества связей между нейронами
  - в) с образованием миелиновой оболочки
  - г) с увеличением массы мозга.
4. Трубочатая нервная система появляется
  - а) у плоских червей
  - б) у кишечнодышащих
  - в) у кишечнополостных
  - г) у моллюсков
  - д) у головохордовых.
5. Самый древний тип нервной системы - это
  - а) стволовая нервная система
  - б) диффузная нервная система
  - в) трубчатая нервная система
  - г) узловая нервная система.
6. Высшим интегративным нервным центром у анималий является
  - а) неокортекс
  - б) промежуточный мозг
  - в) средний мозг
  - г) мозжечок
  - д) продолговатый мозг.
7. Развитие переднего мозга у позвоночных сопряжено
  - а) с обонятельной сенсорной системой
  - б) со зрительной сенсорной системой
  - в) со слуховой сенсорной системой
  - г) с осязанием.

8. Структура *Wulst* является характерной частью мозга у
- а) рыб
  - б) амфибий
  - в) рептилий
  - г) птиц
  - д) круглоротых.
9. Габенулярные ганглии впервые появляются у
- а) рыб
  - б) амфибий
  - в) рептилий
  - г) птиц
  - д) круглоротых.
10. Впервые в эволюции новая кора больших полушарий появилась у
- а) рептилий
  - б) амфибий
  - в) круглоротых
  - г) рыб
  - д) млекопитающих.
11. Архикортекс – это
- а) первичные зрительные центры
  - б) первичные обонятельные центры
  - в) первичные слуховые центры
  - г) высшие когнитивные центры.
12. Кора, которая преобладает у приматов – это
- а) палеокортекс
  - б) архикортекс
  - в) неокртекс
  - г) палеостриатум.
13. Архикортекс отсутствует у
- а) млекопитающих
  - б) птиц
  - в) рептилий
  - г) земноводных
  - д) рыб.
14. Грибовидные тела характерны для мозга
- а) ракообразных
  - б) насекомых
  - в) головоногих моллюсков
  - г) круглоротых
  - д) рыб.
15. Для ихтиопсидного типа головного мозга верны все утверждения, за исключением

- а) значительный объем среднего мозга
- б) хорошо развит продолговатый мозг
- в) интегрирующим центром является средний мозг
- г) интегрирующим центром является передний мозг.

16. Зауропсидный тип головного мозга характерен для

- а) рыб и амфибий
- б) амфибий
- в) амфибий и рептилий
- г) рептилий и птиц
- д) млекопитающих.

17. Высшим интегрирующим нервным центром у амфибий является

- а) передний мозг
- б) промежуточный мозг
- в) средний мозг
- г) мозжечок
- д) продолговатый мозг.

18. Высшим интегрирующим центром головного мозга у птиц являются

- а) полосатые тела в области дна переднего мозга
- б) кора больших полушарий
- в) средний мозг
- г) промежуточный мозг
- д) мозжечок.

19. Маммальный тип головного мозга характерен для

- а) китовой акулы
- б) украинской миноги
- в) прудовой лягушки
- г) сизого голубя
- д) прыткой ящерицы
- е) синего кита.

20. Эти черепные нервы у рептилий являются двигательными

- а) III, IV, VI, XI, XII пары
- б) V, VII, IX, X пары
- в) V, VII, IX, X, XI пары
- г) III и IV пары
- д) III, IV, VII и X пары.

21. Отвечают за слух и равновесие черепные нервы

- а) VIII пары
- б) V пары
- в) VII пары
- г) IX пары.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова Т. В., Думбай В. Н., Кураев Г. А., Фельдман Г. Л.* Физиология центральной нервной системы. - Ростов-на-Дону : Феникс, 2006. – 193 с.
- Андреева Н. Г., Обухов Д. К.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных : учебник для студентов вузов. - М. : Лань, 1999. – 384 с.
- Богословская Л. С., Поляков Г. И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. - М. : Наука, 1981. - 160 с.
- Боярчук Е. Д.* Анатомия и эволюция нервной системы : учеб. для студ. вузов. – Луганск : Изд-во ГУ ЛНУ им. Тараса Шевченко, 2014. – 407 с.
- Ларина Н. И., Шляхтин Г. В., Федотова К. В.* Восточноевропейская полевка *Microtus subarvalis* Meyer, Orlov, Scholl 1972 : скелет, пищеварительная, дыхательная, кровеносная и нервная системы. – Саратов : Изд-во Саратов. Ун-та, 1982. - 79 с.
- Малахов В. В.* Эволюционная морфология в России оживает. Размышления после конференции // Природа, 2007. - №8. - С. 74 – 78.
- Малахов В. В.* Новая система билатерий // Вестник РАН, 2010. – Т. 80, №1. – С. 27–44.
- Малахов В. В.* Революция в зоологии: Новые представления о системе и филогении многоклеточных животных // Вестник Российской академии наук, 2013. – Т. 83, №3. – С. 210-215.
- Малахов В. В.* Основные этапы эволюции эукариотных организмов // Палеонтологический журнал, 2003. - № 6. - С. 25 - 32.
- Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных. – Т. 2. - М. : Мир, 1992. – 385 с.
- Рупперт Э. Э.* Зоология беспозвоночных : Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. - Т. 1. - Протисты и низшие многоклеточные / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Варне. - М. : Издательский центр Академия, 2008. - 496 с.
- Рупперт Э. Э.* Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. - Т. 2. - Низшие целомические животные / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Варне. - М. : Издательский центр Академия, 2008. - 448 с.
- Савельев С. В.* Происхождение мозга. - М. : Медицина, 2005. – 368 с.
- Савельев С. В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. - М. : Медицина, 2001. – 272 с.
- Савельев С. В.* Нейробиологические закономерности происхождения наземных позвоночных / Русский орнитологический журнал, 2019. - Том 28, Экспресс-выпуск. - С. 1569-1588.
- Савельев С. В., Негашева М. А.* Практикум по анатомии мозга человека. – М. : ВЕДИ, 2001. – 192 с.
- Linda Z. Holland.* Evolution of basal deuterostome nervous systems // The Journal of experimental biology, 2015. - V. 218. № 4. - P. 637–645.

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ  | 3  |
| ГЛАВА 3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ   | 5  |
| 3.1 Система царства Животные   | 5  |
| 3.2 Основные направления и закономерности эволюции нервной системы у многоклеточных животных     | 6  |
| 3.3 Эволюционная связь нервной системы и системы движения  | 9  |
| 3.4 Происхождение нервных клеток   | 10 |
| 3.5 Сенсорная гипотеза братьев Гертвигов   | 11 |
| 3.6 Нейромышечная гипотеза Клейненберга – Заварзина  | 12 |
| 3.7 Гипотеза Малахова - Савельева  | 12 |
| 3.8 Гипотетическая схема Рупперта – Хлопина  | 14 |
| 3.9 Диффузная нервная система  | 15 |
| 3.10 Нервная система кишечнорастворимых  | 16 |
| 3.11 Узловая нервная система   | 17 |
| 3.12 Нервная система плоских червей  | 19 |
| 3.13 Нервная система круглых червей  | 19 |
| 3.14 Нервная система кольчатых червей  | 20 |
| 3.15 Нервная система моллюсков   | 21 |
| 3.16 Нервная система членистоногих   | 24 |
| 3.17 Нервная система иглокожих   | 26 |
| ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 3 «НЕРВНАЯ СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ» | 28 |
| ГЛАВА 4. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХОРДОВЫХ  | 34 |
| 4.1 Основные направления филогенеза трубчатой нервной системы                                    | 34 |
| 4.2 Нервная система ланцетника   | 40 |
| 4.3 Нервная система круглоротых  | 41 |
| 4.4 Нервная система рыб  | 44 |
| 4.5 Черепные нервы позвоночных животных  | 48 |
| 4.6 Нервная система амфибий  | 51 |
| 4.7 Нервная система пресмыкающихся   | 54 |
| 4.8 Нервная система птиц   | 57 |
| 4.9 Черты прогрессивного развития переднего мозга млекопитающих                                  | 59 |
| 4.10 Строение головного мозга кошки  | 64 |
| ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 4 «НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХОРДОВЫХ»                | 71 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ  | 85 |

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ:  
ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ  
(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ АСПЕКТЫ)**

**/ Учебно-методическое пособие для студентов  
биологических и психологических факультетов /**

**II часть.**

**Нервная система беспозвоночных и хордовых животных**

**Татьяна Викторовна Перевозникова,**  
доцент кафедры морфологии и экологии животных  
биологического факультета  
СГУ имени Н. Г. Чернышевского,  
кандидат биологических наук.  
E-mail: [Perevoznecova@yandex.ru](mailto:Perevoznecova@yandex.ru)

**Геннадий Викторович Шляхтин,**  
профессор, заведующий кафедрой морфологии и экологии животных  
биологического факультета  
СГУ имени Н. Г. Чернышевского,  
доктор биологических наук.  
E-mail: [genvic41@mail.ru](mailto:genvic41@mail.ru)

ISBN 978-5-00140-929-8



*Учебное издание*

Оригинал-макет изготовлен Т. В. Перевозниковой

---

Подписано в печать 29.12.2021. Формат 60×84 1/16. Гарнитура Times New Roman.  
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 5,06. Тираж 100 экз. Заказ № 5150-21/29121.  
Отпечатано в соответствии с предоставленными материалами  
в ООО «Амирит», 410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 88.  
Тел.: 8-800-700-86-33 | (845-2) 24-86-33  
E-mail: [zakaz@amirit.ru](mailto:zakaz@amirit.ru) Сайт: [amirit.ru](http://amirit.ru)