



НОВ БЪЛГАРСКИ УНИВЕРСИТЕТ

проф. д.м.н. БОРЯНА ПИРЬОВА

БИОЛОГИЧНА ПСИХОЛОГИЯ

Издателство

ВЕДАСЛОВЕНА-ЖГ

София, 2000

ПРЕДГОВОР

Учебникът отразява съвременното състояние на *биологичната психология* - наука, която изучава биологичните основи на човешкото поведение и поведението на животните. Проф. Пирьова е успяла да предаде в достъпна форма структурите и функциите на различните биологични системи, които регулират поведението на организмите, механизмите на тази регулация и свързаните с нея ефекти върху поведението. Обхванати са основните аспекти на биологичната психология, като се започне от общите принципи на организация на нервната система, мине се през различните системи на регулация и системите за преработка на сетивна информация и се стигне до генетичните основи на поведението. Неизменна грижа на авторката е да поддържа достъпност на текста за адресата - студентите по социални науки и по-специално студентите по психология.

След като разкрива достатъчно пълно и многоаспектно различните функции на мозъка, които са в основата на всички форми на поведение, проф. Пирьова представя лаконично, но с висока степен на разбираемост анатомо-функционалната характеристика на нервната система. Тя поддържа интереса към тази специална материя, като дава множество житейски примери и успява да насочи читателя към въпроси, които той многократно си е задавал. Това повишава мотивацията му и улеснява възприемането и трайното усвояване на знания. Информацията за методите, чрез които се изследват функциите на нервната система пък, е много подходяща не само, за да се разберат по-дълбоко мозъчните механизми, но и за да се засили интересът на студентите към невробиологията.

Достатъчно място е отделено на общата физиология на възбудните системи, физиологията на мускулите и регулацията на движенията и на интересни проблеми от психофармакологията. Учебникът дава множество знания за функционирането на нервната система на равнище неврон, синапс, клетъчна мембрана, медиатори и др. Всички физиологични процеси на това равнище се разглеждат в рамките на информационната парадигма. Показани са механизмите за кодиране и предаване на информация в невронномрежовите структури, механизмите на регулация и саморегулация на микроравнище и проявите им на макроравнище - в поведението на човека и животните.

Проф. Пирьова много добре изяснява механизмите на зависимостта от лекарствени средства в контекста на действието им върху нервната система. Умело съчетава специалните знания с житейските ситуации. Описва и предупреждава. Без да заплашва, без да морализаторства, с безпристрастния език на науката, показва колко опасни за човека са последиците от пристрастяването му към наркотици.

Сетивната информация е една от най-важните предпоставки за приспособяването на организма към външната среда. Преработката и оползотворяването ѝ имат голямо значение за познавателните процеси. Механизмите за приемане и преработка на сетивна информация, а така също интегративните и когнитивните функции на кората на главния мозък са в основата на когнитивната психология и когнитивната наука. Тези раздели на биологичната психология са органично свързани и със същинската психология. Затова проф. Боряна Пирьова напълно основателно им е отделила две твърде големи по обем глави.

Тук е представена физиологията на сетивните системи. Описанието започва с физиологията на рецепторите, тяхната класификация според вида адекватно за тях дразнене, според модалността, според мястото им в тялото и др. По-нататък в прегледни класификационни схеми са дадени групите рецептори, а след това се описват специфичните рецептори за различните сетивни системи - зрителна, слухова, тактилна, обонятелно-мирисна и др. Функционирането на сетивните системи е проследено от възникването на рецепторното дразнене до преминаването на сетивните импулси в коровите представителства на съответните рецептори.

Напълно естествено в учебника е отделено достатъчно място и за висшите мозъчни функции. Подробно са разгледани функциите на корови структури и подструктури, които осигуряват познавателните процеси, като възприемане, памет, учене, език и реч, планиране на волевите движения, емоции, внимание, мотивация и др. Подходът на описание е функционален. Проф. Пирьова показва кои корови зони са ангажирани със съответните познавателни процеси, като избягва крайния локализационизъм. Твърденията са подкрепени с доказателства от различни видове мозъчна патология, която води до специфични нарушения на познавателните функции.

С голяма стойност за всички студенти от социалните науки са главите, посветени на невробиологичните основи на стреса и генетичните основи на поведението. Те са написани ясно и разбираемо, с много интересни житейски примери, които служат като доказателства за действието на важни средо-ви и генетични

фактори на поведението.

Проф. д.н. Боряна Пирьова предлага съвременен, много актуален и полезен учебник за студентите в социалните и хуманитарните науки. Той не само че въвежда читателя в проблемите на биологичната психология, но създава у него мотивация и желание да продължи да навлиза в по-специализираните области на познанието, като изучаването на висшите мозъчни функции и последиците от тяхното нарушаване, на познавателните процеси, социалната антропология, етологията и др.

Проф. д-р Енчо Герганов

ГЛАВА 1. ВЪВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЧНАТА ПСИХОЛОГИЯ

Биологичната психология е широка област, която обхваща функциите на отделните системи в човешкия организъм в тяхното взаимодействие с психичните процеси. Разделите на биологията изучават явленията на субклетъчно и клетъчно равнище (цитологията), структурата и функцията на тъканите и органите (хистология, анатомия и физиология), индивидуалното им развитие (ембриологията), химичните процеси в тях (биохимията). Натрупаните знания във всички тези области създават основата за изграждане на познания за връзката между биологията на човешкия организъм и функцията на неговия мозък.

Обединението на биологията и психологията е насочено главно към изучаване на мозъчните функции. Това направи възможно през последните години да се опишат някои страни от висшите мозъчни функции като говор, съзнание, памет, мисъл. Познанията ни в тази насока са все още много далече от възможността да свържем когнитивните процеси с биоелектричните явления на невроните, или "да намерим душата в синапсите". Преминавайки обаче от отделната нервна клетка към невронните мрежи и големи невронни констелации, свързани с интегративните функции на нервната система, ние навлизаме в една област, където теоретичните модели и хипотези ще търсят своето потвърждение в изследванията през идващите години. Тази цел ще се постига чрез все по-широко съчетаване на различни изследователски подходи. Фактът, че в съвременната наука е възможно чрез биохимично повлияване на определени елементи от синаптичното предаване, да влияе върху протичането на психични процеси, показва, че макар и твърде дълъг, пътят между неврона и "мисълта", може частично да бъде изминат.

БИОЛОГИЧНАТА ПСИХОЛОГИЯ ИМА МНОЖЕСТВО АСПЕКТИ

Невробиологията има изключително бурно развитие през последните години. Това се дължи главно на разширените възможности на съвременните невробиологични методи на изследване - невроанатомични, невроендокри-нологични, електрофизиологични, автордиографични, диагностика чрез получаване на образи на мозъчните структури и функции (позитрон емисионна томография, ядрен магнитен резонанс), еволюционна и сравнителна психология, методи на молекулярната биология и генетика, и др.

Основната цел на биологичната психология е да представи съвременните разбирания за биологичните процеси, които влияят върху човешкото поведение. Това може да бъде постигнато само ако се осъществява непрекъсната интеграция между достиженията на невробиологията с изследванията в областта на когнитивните, психичните и психосоциалните процеси, които също така определят поведението на човека. Така например, за да се разберат проблемите на половото поведение, следва да се познават не само половите хормони, регулацията на тяхната секреция, механизмът на тяхното действие, тяхното значение за половата диференциация и за половия диморфизъм на мозъка, структурата и функционирането на половите рефлексни, ролята на сетивните системи за сексуалното изживяване, но също така факторите, които определят сексуалната ориентация, личностовата и социална мотивация за репродукция и т.н. Съответно на това множеството от аспекти в един проблем на поведенческите науки, подходите за тяхното изучаване са също многобройни. Целта на тези изследвания обаче, не е само чисто теоретична, но и практическа - в приведения по-горе пример, чрез тези изследвания се подпомага нормалното полово развитие и се отстраняват неговите отклонения.

В центъра на невронауките стои човешкият мозък. Във връзка с това задачите на биологичната психология са:

- да покаже как мозъкът работи на клетъчно ниво;
- да покаже как се преработва информация и как тя се превръща в отговор;
- да свърже поведението с определена активност на мозъка;
- да локализира мозъчните процеси;
- да създаде представа до каква степен психичните процеси могат да се свържат със свойствата на отделните неврони/невронни мрежи;
- да представи невробиологичните основи на възприятието, действието (волеви движения), говора, емоцията, обучението и паметта.

ПОВЕДЕНИЕТО КАТО СРЕДСТВО ЗА ПОДДЪРЖАНЕ НА ТЕЛЕСНАТА ХОМЕОСТАЗА

Многоклетъчните животински организми се намират в една непрекъсната променяща се околна среда. За да съществуват, те трябва да запазват относително постоянство на вътрешната си среда. Уолтър Кенън (Walter Cannon) през 20-те години на 19-ия век дефинира това постоянство на вътрешната среда на организма като **телесна хомеостаза**. Тя се отнася за основни жизнени параметри, като например артериално налягане,

телесна температура, солево съдържание, наличие на достатъчно източници на енергия и др. Живите организми представляват отворени системи, в които настъпват промени под влияние на околната среда. Едновременно с това обаче, те са саморегулиращи се системи, в които еволюционно утвърдени регулаторни системи възстановяват настъпили във вътрешната среда промени. В редица случаи обаче хомеостазата не може да се възстанови без участието и на поведенческите прояви. Така например при продължително неприемане на храна, с преустройство на обмяната на веществата, в организма се набавя необходимата енергия и кръвната концентрация на глюкоза може да се поддържа нормална. Това е за сметка на изчерпване на енергийните резерви натрупани в мастната тъкан и за сметка на разграждане на някои белтъчни структури в организма. Само промяна в поведението за прием на храна - преустановяване на гладуването, ако то се провежда съзнателно, или полагане на усилия за намиране на храна, може да възстанови телесната хомеостаза по отношение на нормалните енергийни запаси и на нормалната структура в организма.

Поддържането на телесната хомеостаза става с участието на нервни и хуморални регулаторни процеси. Нервните регулаторни процеси се осъществяват посредством соматичните и вегетативни нерви, които са ефекторната част на централната нервна система. Соматичната нервна регулация е бърза и точна. Нейните въздействия са насочени към определени скелетни мускули, които извършват фини и координирани движения. Вегетативната нервна регулация е също бърза, но е по-дифузна. Тя нагажда функциите на вътрешните органи към моментните нужди на организма. Хуморалната регулация се осъществява от биологично активни вещества, каквито са хормоните, които се секретират в ендокринните жлези и в някои тъканни клетки, от растежни фактори и от медиатори. Хуморалната регулация е еволюционно по-древна и е по-бавна в сравнение с нервната.

НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ПОВЕДЕНИЕТО

Човешкото поведение е резултат от висшите функции на нервната система. Най-общо то може да бъде определено като *реакция на организма спрямо сумата от външни и вътрешни стимули, чиято последователност от действия са насочени към задоволяване на основни жизнени нужди и към приспособяване на индивида към определени условия на околната среда.*

Разнообразните форми на поведение могат да бъдат дефинирани твърде различно, в зависимост от това дали се разглеждат техните предимно физиологични или предимно психологични аспекти.

В осъществяването на повечето поведенчески актове взимат участие трите главни функционални системи на мозъка: сетивната, мотивационната и двигателната. *Сетивната система* обхваща работата на всички сетивни органи и преработката на сетивната информация в мозъка. Тя осигурява информацията за промените във външната среда и за състоянието на вътреш-

ната среда на организма. Въз основа на индивидуалния минал опит, емоционални и социални нагласи, *мотивационната система* насочва дейността на двигателната система, която създава отговора на организма. Мотивационната система се представя главно от структурите на лимбичната система от кората на крайния мозък, в която се намират центровете на емоциите. Лимбичната система е свързана също така с регулацията на вроденото поведение. *Двигателната система* осъществява последователността от движения необходими за постигане на определена цел. Тя регулира движенията на скелетните мускули, които се подразделят на неволеви и волеви. Неволевите движения се припокриват с двигателните отговори при безусловните рефлексии, а волевите в повечето случаи са резултат на обучение и в осъществяването им участва паметта. Двигателна система в този случай означава не само двигателен отговор в тесния смисъл на думата, за придвижване на тялото, но и всякакъв вид отговори от страна на вегетативната нервна система, които най-често са съкращение на гладки мускули, изграждащи стените на вътрешните органи, и промени в секреторната активност на жлези.

За развитието на психосоматично обусловени болестни състояния голямо значение има *емоционално мотивираното поведение*, при което удоволствения или неудоволствения преживявания се съпътстват от прояви, които ние характеризираме като състояния на радост, страх, гняв, ярост, потиснатост, агресивност. Мотивираното от емоции поведение има двигателни компоненти от типа на неволевите, вродени двигателни отговори, каквито са напр. промяна в мимиката на лицето, промяна в мускулния тонус, позата на тялото, начина по който се извършват съкращенията на скелетните мускули и др. и вегетативни явления, като например промяна в широчината на зениците, промяна в секреторната активност и моториката на храносмилателния тракт, промени в честотата на сърдечните съкращения и кръвното налягане, промени в секрецията на потните жлези и др. Именно тези съпътстващи вегетативни явления, когато имат голяма продължителност могат да предизвикат болестни промени.

ВИДОВЕ ПОВЕДЕНИЕ

Различните поведенчески прояви биват *вродени и придобити*. Вродените са генетично определени, придобитите са резултат на обучение. Цялостното поведение на израслия организъм е резултат от непрекъснатото взаимодействие между вроденото и придобитото поведение, т.е. между наследеното и индивидуалното формирано под действието на факторите на околната среда. И най-стереотипните отговори, характерни за вродените форми на поведете, непрекъснато се модифицират от различни фактори на средата.

И най-1.....--«л , - отговори като говора се влияят от вроден* фактори, Относителната тежест на генетичните фактори е различна, но и в най-утвърдените форми на вродено поведение могат да се наблюдават промени под действието на индивидуалния опит. За значението на генетичните фактори при формиране на човешкото поведение, може да се съди по това, че от общо 100 000 гена в човешкия геном, вероятно не по-малко от 70 000 са активни по отношение структурното и функционално изграждане на нервната система.

Вродено поведение. То се проявява в прости форми, каквито са *безусловните рефлекс* и в по-сложни форми, каквито са *инстинктивните форми на поведение*,

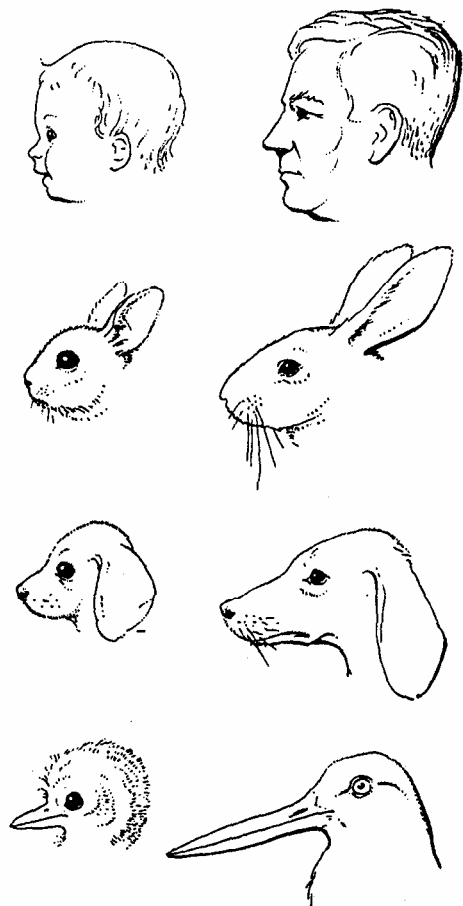
Безусловните рефлекс са свързани с основните жизнени процеси и са налице при новороденото дете. Те са главно следните:

- *Хранителни*: сукане, гълтане, слюнкоотделяне, по-късно през първата година от живота се появява и дъвкателен рефлекс;
- *Защитни*: отдръпване при болково дразнене, мигане, кихане, кашляне, повръщане;
- *Ориентировъчни* - насочване на вниманието към нов външен стимул;
- *Полови* - свързани с размножителния процес: ерекция, движения при копулация, еякулация. Половите рефлекс също се появяват в по-късен период от живота, след пубертета;
- *Двигателни* - миотатични, сухожилни, за поддържане позата и др. Инстинктивните форми на поведение са общи за определен биологичен

вид, т.е. те са видово специфични и генетично програмирани. Те обхващат сравнително сложни последователности от двигателни и други прояви, чрез които се постига определена цел. Така напр. гнезденето при птиците е инстинкт, който се проявява в специфичната за определен вид форма. Даже когато млада женска е отглеждана в изолация, тя е в състояние да построи гнездо, да го почиства и да се грижи за малките по един безупречен начин.

Инстинктивните форми на поведение са свързани с осигуряване на прехраната - *хранителни*, с осигуряване целостта на организма - *самосъхранение или отбранителни*, с продължението на рода - *полови*, с отглеждането на малките - *родителски*. При животните са проявени в силна степен *стадно* инстинктивно поведение и *ориентировъчно*, свързано с миграционните процеси за намиране на храна и за осигуряване на екологични условия подходящи за размножение. Към инстинктивните форми на поведение се причислява също така склонността към *подражателство*, което подпомага във висока степен обучението.

Етолозите (етологията е наука за изучаване поведението на животинските организми в естествената им среда) считат, че за да се появи вроденото поведение, голямо значение имат някои отключващи фактори, наречени още *ключови, или знакови стимули*. Такива са например проявяващите се в размножителния период оцветявания на тялото при някои риби. У мъжките ин-



Фиг. 1. 1. Ключови стимули за емоционална реакция.

Профилите на детето, зайчето, кученцето и патето, имат няколко общи белега (изпъкнало чело, съсено лице, кръгли очи и пухкави бузи), които представляват ключови стимули за емоционална реакция свързана с родителско поведение.

дивиди нарастването на продължителността на деня напролет, стимулира секрецията на полови хормони. Това предизвиква свиване на тъмните пигментни клетки и поява на червено оцветяване на част от коремчето като сигнал за размножителна готовност. Това именно представлява знаковия стимул за женските да изхвърлят хайвера.

Значението на знаковите стимули не може да бъде отречено и за човешкото поведение. На фиг 1.1. са показани няколко профила на младенци и възрастни индивиди. Показването на образите на младенците определено извикват родителски емоции и пориви и някои техни белези могат да бъдат разглеждани именно като ключови стимули.

Някои от инстинктите носят наименованието *нагон* (напр. глад, жажда, секс, любопитство) и непреодолимо определят формите на поведение. При социализирането на човека нагоните придобиват по-сложни форми, като

напр. самоутвърждаване на личността в обществото. Силните желания на хората са подхранвани от техните нагони.

Придобито поведение. То е резултат от продължителното взаимодействие на организма с околната среда в хода на неговото развитие. Голямо значение за формиране на придобитото поведение имат процесите на обучение (вж. гл. 10). За разлика от вроденото, което е стереотипно, придобитото поведение се изгражда постепенно, различава се много при различните представители на вида и до голяма степен има индивидуален двигателен, комуникативен, а при човека и лингвистичен модел. Придобитото човешко поведение във висока степен се мотивира от задоволяване на биологични нужди, но за неговото формиране голямо значение имат социалните фактори. Придобитото поведение освобождава вътрешното напрежение, което се създава поради непълното задоволяване на нагоните.

Импринтинг. Това е една елементарна форма на придобито поведение. То е изучено и описано подробно от етоло-га Конрад Лоренц, който с още двама други етолози Карл Фриш и Николаас Тинберген през 1973 година получава Нобелова награда за изследванията върху организацията на индивидуалното и социално поведение при животните. Импринтингът означава процеса на бързо развитие у новородени животни на социална привързаност към своята майка. Нормално това става в един ранен критичен период от индивидуалното развитие. При патетата например се проявява в точно следене придвижванията на майката при търсене на храна, при навлизане във вода и плуване. Той може обаче да се прояви и към друг стимулен обект, който през този критичен период за развитието на малкото замества майката. Отделянето от обекта на импринтинга предизвиква тревожно състояние - *дистрес на отделянето*. Лоренц разграничава импринтинга от обикновеното учене по това, че той се установява в един кратък отрязък от време, наречен критичен период (вж. гл. 14), за неговото изграждане не е необходимо възнаграждение и той почти не се забравя.

Сходни на импринтинг процеси се установяват и при бозайници, така че човек може да поеме родителската роля спрямо овце, коне и др. Установено е, че при кучетата този сензитивен период за изграждане на импринтинг е между четвъртата и шестата седмица от жив'ота им.

ОСНОВНИ МЕТОДИ ЗА ИЗСЛЕДВАНЕ НА ПОВЕДЕНИЕТО

Методите за изследване на поведението при човека се различават съществено от тези при животните. При човека възможностите са много по-ограничени, тъй като не могат да се провеждат каквито и да било експери-

менти, при които да се променят условията му на живот или условията му за нормално развитие. Едно основно разграничаване на методите за изследване е дали те са **неинвазивни** (провеждат се без нарушаване целостта на организма), или **инвазивни**. С малки изключения при човека могат да се провеждат само неинвазивни изследвания. Съвременните неинвазивни методи за изследване на мозъка са представени в гл. 3. Цялостното представяне на методичните подходи за изследване на поведението надхвърля многократно обема и целите на настоящия учебник. Представените в тази част методи далеч не изчерпват проблема. Те дават само представа за някои основни изследователски подходи, а в хода на изложението в следващите глави, във връзка с конкретни проблеми, ще има допълнения към това изложение.

Главните използвани методи за изучаване на поведението са различни видове наблюдения, при които се формулират определени критерии за проследяване. Основният проблем е наблюдението да бъде обективно, и да се дефинират надеждни показатели. Наблюденията повишават стойността си, ако се приложат някои от следните подходи:

- *Контролирано наблюдение* - създава се ситуация с определени сти-мулни условия, при която се изучават реакциите на хората;
- *Лонгитудинално наблюдение* — проследяват се поведенчески прояви за различни периоди от време (месеци или години) на една и съща група наблюдавани лица;
- *Популационни наблюдения* - наблюдават се големи групи от хора, които отговарят на някакъв общ критерий (вид хранене, училищна система, религия, местоживее, семейна среда,);
- *Клинични наблюдения* - наблюдават се лица с психофизиологични (перцептивни, паметови, емоционални, говорни и др.) или психични разстройства. Изводите от клиничните наблюдения се обогатяват, ако наблюденията над пациентите се интерпретират едновременно с функционални изследвания на нервната система (вж. гл. 3), както и с резултати от патологоанатомични изследвания на техните мозъци.

Инвазивни изследвания при хора. Това са методи при които се провеждат наблюдения по време или след хирургична интервенция. Част от тези интервенции носят наименованието *психохирургия* и като правило са били провеждани по строго определени медицински показания. Опитите за психохирургия на хора са били правени по подобие на хирургични интервенции при опитни животни, които са имали за резултат промени в емоционалност-та или агресивността. Психохирургията е била оправдавана като средство за отстраняване на вредно за индивида поведение, или намаляване интензивността на неувладяема с лекарствени средства телесна болка. По същест-

во психохирургията се различава от неврохирургията, при която се отстранява тумор, или запушване на мозъчен кръвоносен съд, водещи до неврологични увреди.

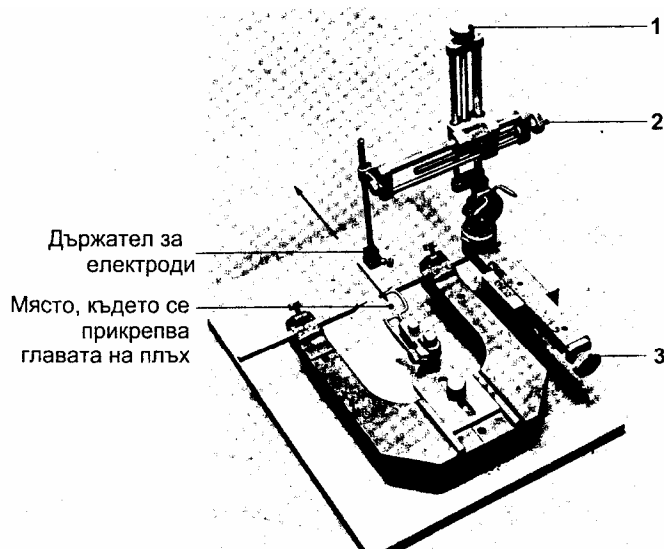
Първоначално психохирургически интервенции са били прилагани на душевно болни с опасно агресивно за тях самите, или за околните поведение, под формата на *префронтална лобектомия*. Отстранява се част от челните дялове, които са отчасти "глухи" в неврологично отношение. Това означава, че не се появяват явни отпадни явления в двигателните функции и в сетивността. Нежеланите ефекти обаче като липса на инициатива и спонтанност, притъпена емоционалност, личностова промяна, понякога епилептични пристъпи, правят това лечение твърде оспорвано и то понастоящем не се прилага. Продължава да се прилагат единствено микрохирургични интервенции от рода на електролитични лезии, които в редки случаи се прилагат в областта на амигдалата при пристъпи от неконтролируема ярост. При разширяващите се възможности на психофармакологични въздействия съществува тенденция психохирургията да бъде изоставена.

Друг инвазивен метод, който е допринесъл съществено за картирането на мозъчната кора, е бил приложен от канадският неврохирург Уайлдър Пен-фийлд (Wilder Penfield). През 50-те години на нашия век той е осъществил голям брой операции на пациенти с тежка форма на епилепсия с цел да облекчи тяхното състояние чрез отстраняване на епилептогенното огнище (ко-рова зона от където започва безконтролното разпространение на възбуждането, водещо до епилептичен припадък). Мозъчната тъкан няма болкови рецептори. Поради това пациентите са били оперирани с местна анестезия, и са били в съзнание по време на операцията. В процеса на търсене на епилептогенното огнище Пенфийлд е произвеждал електрически дразнения на точки от мозъчната кора и е регистрирал реакциите на пациентите и техните обяснения за това какво усещат. По този начин са били локализирани областите на първичните и вторичните сетивни и двигателни полета и ролята на някои асоциативни зони или полета, свързани с паметта. В някои случаи са били възпроизвеждани с голяма точност обстоятелства на минали събития, за които пациентът сам е бил очуден че си спомня с такива подробности за звуци, образи или миризми.

Друга хирургична интервенция е прерязване на мазолестото тяло, което свързва двете мозъчни хемисфери. Тя е извършвана като крайна мярка за да се спасят пациенти, болни от епилепсия, от често повтарящи се и невъзможни за лекарствен контрол епилептични припадъци. По същество при тази операция се прекъсва връзката между двете мозъчни хемисфери. Позната е под наименованието *разцепен мозък* (split-brain). Пациентите след тази операция не са похввали в ежедневието си бит никакви лесно забележими дефекти. Те дори са запазвали придобити двигателни умения като плуване, каране на колело. Целенасочени психофизиологични изследвания обаче са показали значителни различия в когнитивните възможности на двете хемисфери. Тези изследвания са допринесли много да обогатим познанията си за функционалните различия на двете мозъчни хемисфери (вж. гл. 10).

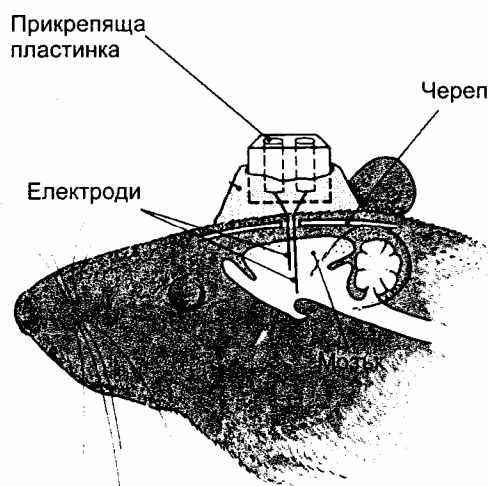
Инвазивни изследвания върху опитни животни в експериментални условия. Един основен метод с разнообразни възможности е *стереотаксичният метод*. Той се състои в пространствено ориентиране и насочване на електроди или канюли към определени мозъчни структури. За неговото осъществяване се ползват атласи за мозъка на различни опитни животни, най-често котки, бели плъхове и зайци. В тези атласи по няколко външни ориентир върху повърхността на черепния скалп и при определено положение на главата на опитното животно, поставено в стереотаксичния апарат (фиг. 1. 2), са дадени точните координати на отделни мозъчни структури, например хипоталамични ядра. Опитното животно е под наркоза и в интересувашите ни мозъчни структури, се имплантират електроди, или канюли (фиг. 1. 3). С първите могат да се регистрират мозъчни биопотенциали, или да се направят електролитични лезии (разрушаване на мозъчна тъкан чрез пропускане на прав електрически ток). С канюлите могат да се въвеждат различни вещества (естествени медиатори, техни блокери, лекарствени вещества и др.). С тези подходи е проучена ролята на неврони като част от така наречените нервни центрове - мозъчни структури, в които постъпва сетивна информация от външни, или вътрешни стимули и се формира рефлекс-сен или поведенчески отговор.

Изследвания в онтогенетичен аспект. Важен проблем на съвременната невробиология е естественото развитие на мозъка и отражението на този процес върху когнитивните процеси и поведението на израслия организъм. Във връзка с това са разработени методи за проследяване върху опитни животни на диференциацията на мозъчните клетки в различни срокове от индивидуалното им развитие. Облъчване с рентгенови лъчи или въвеждане на невротоксин, който разрушава делящи се клетки (метилазоксиметанол аце-тат), създава възможности да се търсят корелации между развитието на мозъка и поведението. Анализират се поведенческите дефицити като резултат от нанесени мозъчни увреждания в различни срокове от развитието.



Фиг. 1. 2. Стереотаксичен апарат за плъх.

Главата на опитното животно се фиксира в определено положение и с трите винта за фино движение (1 - във вертикална посока; 2 - в предно-задна посока и 3 - в странична посока) държателят за електроди, или канюли се насочва към определена мозъчна структура.



Фиг. 1. 3. Опитно животно плъх с вживени в хипоталамуса електроди.

Електродите са вградени в прикрепена към повърхността на черепа пластмасова пластинка. Животното е будно и свободно в движенията си.

ГЛАВА 2. ОБЩИ ПРИНЦИПИ НА ОРГАНИЗАЦИЯ НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Функциите на мозъка са в основата на всички форми на поведение - както простите форми като ходене, приемане на храна, така и всички сложни когнитивни процеси, които са в основата на специфичните форми на човешко поведение, като говор, мислене, креативност и др.

Човешкият мозък е съставен от сто милиарда нервни клетки (10^{11}), като почти половината от тях са свързани с обработка на постъпващата информация. Свойствата на отделните нервни клетки на човешкия мозък не се различават съществено от нервната клетка в ганглий на безгръбначно животно. Възможностите на човешкия мозък не са свързани с усъвършенстване на отделната нервна клетка, а с огромния брой неврони, структурно и функционално организирани да приемат и преработват информация. Множеството синапсен (контакти между отделните неврони, през които възбудянето се предава, вж. гл. 3) създава качествено нови възможности за мозъка на приматите, към които принадлежи и човекът.

Всички живи клетки притежават свойството дразнимост, което се състои в това, че те дават някакъв отговор на въздействия от външната или вътрешната среда на организма. При нервните клетки дразнимостта се проявява като възбудимост, а предизвиканият като резултат от това процес е възбудянето. *Основна проява на възбудянето в нервните клетки е генерирането на потенциал на действие.* Чрез потенциала на действие възбудянето се предава на относително голямо разстояние в сравнение с размерите на самата клетка. Потенциалите на действие се разпространяват без затихване и по този начин представляват надежден механизъм за достоверно предаване на информацията от неврон на неврон, от неврон на мускул, или от

неврон на секреторна клетка. Възбуждането е тясно свързано със създаването на потенциали на действие. Те са негов безусловен белег.

Най-общо функциите на мозъка могат да бъдат изброени по следния начин:

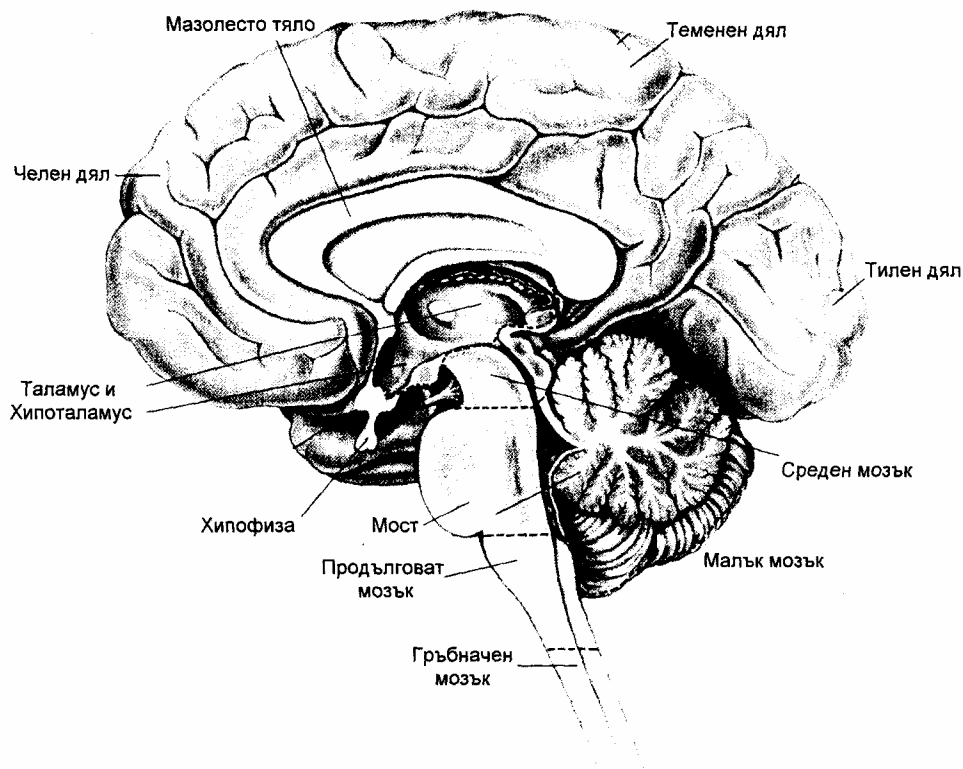
- поддържа жизнените функции;
- получава и преработва информация;
- организира рефлексната дейност;
- регулира движенията, позата на тялото и поддържа равновесието;
- съхранява информация в паметта;
- решава проблеми като използва реч, мислене, създава нови идеи;
- създава удоволствени и неудоволствени емоции;
- организира формите на придобито поведение, като поведението не е механичен сбор от всички тези дейности, а е целенасочена дейност за приспособяването на човека към биологичната и социалната среда, в която живее.

Мозъкът извършва всичките тези дейности едновременно. Ако вземем един прост пример за придобито поведение - шофиране на кола, можем да направим следния анализ за да илюстрираме принципа за едновременност. При шофирането непрекъснато протича преработка на информация от зрителната и слухова системи за движещи се предмети при висока степен на внимание, ползване на паметова информация за всички правила за движението и оценка за съответствие или несъответствие с тези правила, контрол на емоционалните реакции на недоволствие от неспазването на тези правила от други участници в движението, вземане на решение за вид на реакция и извършване на координирани волеви движения необходими за управлението на автомобила.

АНАТОМО-ФУНКЦИОНАЛНА ХАРАКТЕРИСТИКА НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Основни структури на нервната система са невроните и невроглията. Основният вид клетки в нервната система са невроните. Броят им е приблизително 10^{11} . Те притежават свойствата възбудимост и проводимост. Освен неврони в нервната система има и глиални клетки. Глиалните клетки заемат половината от обема на мозъка, но броят им в някои мозъчни структури е 10 пъти по-голям от този на невроните. Подобни по функция клетки се намират и в периферната нервна система - Швановите клетки, които образуват миелиновата обвивка на периферните нерви.

Нервната система се изгражда от сиво и бяло мозъчно вещество. *Сивото мозъчно вещество е съставено от телата на невроните и от невроглиални клетки. Бялото мозъчно вещество е изградено от нервни влакна (аксони на невроните) с миелинова обвивка (вж. по-долу) и глиални клетки.* Нервните влакна в бялото вещество образуват снопове, които свързват във възходяща и нисходяща посока гръбначния с главния мозък. Във всички структури проникват кръвоносни съдове. В гръбначния мозък сивото вещество се разполага в централната му част, а в главния мозък по повърхността (изгражда мозъчната кора) и в отделни централно разположени натрупвания, наречени ядра (*вж. фиг. 2. 1Б*). С ядро означаваме сгрупване на популация неврони, свързани функционално като една невронна мрежа.



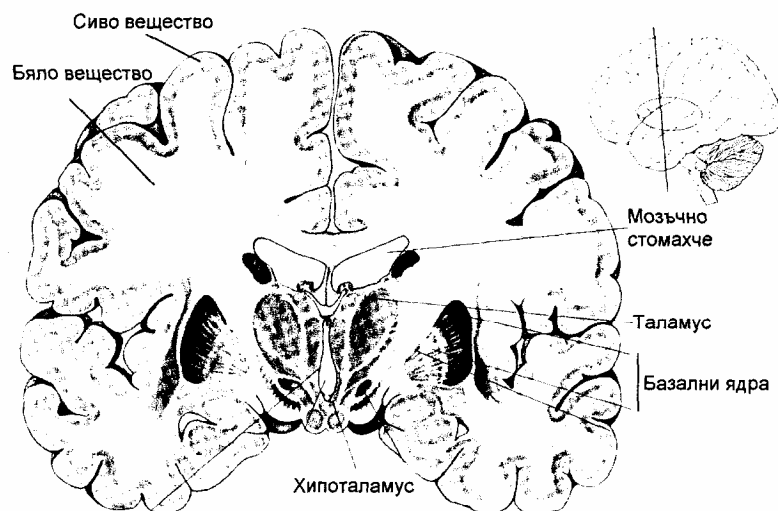
Фиг. 2.1. А. Общ вид на централната нервна система.

А - вид откъм срединната повърхност: краен мозък, малък мозък, продълговат мозък, мост и началото на гръбначния мозък. Виждат се също така таламусът и хипоталамусът от междинния мозък, хипофизната жлеза, мозолестото тяло.

Нервната система е двустранна и във висока степен симетрична. Нервната система у човека е съставена от:

- Централна нервна система (ЦНС);
- Периферна нервна система (гръбначномозъчни и черепномозъчни нерви);
- Вегетативна нервна система (симпатикусова и парасимпатикусова). Към нея принадлежи и ентералната нервна система.

Към нервната система принадлежат и сетивните органи, които ще бъдат разгледани в гл. 8.



Фиг. 2.1. Б. - Мозъчен срез в показаната равнина - вижда се разположението на сивото (мозъчната кора) и бялото вещество и централно разположените ядра (базални ядра), както и част от мозъчните стомахчета.

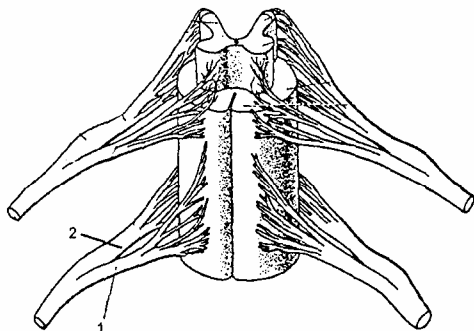
ЦЕНТРАЛНА НЕРВНА СИСТЕМА

Централната нервна система (ЦНС) анатомично има следните 7 главни дяла (фиг. 2.1):

1. Гръбначен мозък
2. Продълговат мозък
3. Мост
4. Малък мозък
5. Среден мозък
6. Междинен мозък
7. Краен мозък, или мозъчни хемисфери

От функционална гледна точка продълговатият мозък, мостът и средният мозък се обединяват в обща структура, наречена **мозъчен ствол**.

Гръбначен мозък. Той наподобява връв с дължина 45 до 50 cm и дебелина около 1 cm. От предната му повърхност излизат предните коренчета на гръбначномозъчните нерви. Те са изградени от аксоните на двигателните неврони. Върху задната повърхност се намират задните коренчета на гръбначномозъчните нерви (фиг. 2. 2). Чрез тях в гръбначния мозък навлизат сетивните неврони. Двигателните гръбначномозъчни нерви са 31 чифта. Участък, от който излиза един чифт, се нарича гръбначномозъчен сегмент. Най-елементарните рефлексии се осъществяват на равнището на един сегмент.



Фиг. 2.2. Два гръбначномозъчни сегмента - изглед отпред.

1 - предни коренчета на гръбначномозъчните нерви;

2 - задни коренчета на гръбначномозъчните нерви. Сивото вещество в гръбначния мозък е разположено в средата.

В предната част на сивото вещество се намират два вида двигателни неврони - големи и малки. Големите мотоневрони, наречени още алфа-мотоневрони, завършват с нервно-мускулен синапс върху скелетните напречно-набраздени мускули. Те са крайният неврон на двигателния път, който започва от двигателната зона на кората (пирамидния път), и предават възбудните импулси за волевите движения. Малките мотоневрони инервират мускулните рецептори - мускулните вретена (вж. гл. 5). В сивото вещество на гръбните сегменти се намират неврони, които принадлежат на симпатиковия дял на вегетативната нервна система, а в кръстната част - неврони на парасимпатиковия дял на вегетативната нервна система.

В бялото вещество на гръбначния мозък се намират снопове влакна, които изграждат *аферентни и еферентни пътища*. Първите предават възходяща информация от кожните рецептори за допир и натиск, болкови дразнения и от импулси от рецепторите в мускулите и ставите за положението на тялото. В сноповете с влакна от еферентните пътища преминава пирамидният път, както и редица други пътища, които свързват различни участъци на главния мозък с гръбначния мозък и които регулират мускулния тонус и движенията - структури на средния мозък, малкия мозък, ретикуларната формация и др.

Прекъсването на гръбначния мозък предизвиква загуба на сетивността и парализи под мястото на прекъсване.

Мозъчен ствол. Изгражда се от следните три структури - продълговат мозък, мост и среден мозък. **Продълговатият мозък** е продължение на гръбначния мозък и представлява връзката с по-горните части на главния мозък. (фиг. 2. 3 и фиг. 2. 4). В него се намират множество ядра от сиво вещество, които регулират дишането, кръвообращението и гълтането, както и ядра на черепномозъчни нерви. **Мостът** се разполага над продълговатия мозък и през него преминават различни снопове нервни влакна. В него също има ядра на черепномозъчни нерви. **Средният мозък** се разполага в горната част на мозъчния ствол. Освен ядра на черепномозъчни нерви, в него се намират и ядра, които регулират мускулния тонус (червеното ядро и черната субстанция).

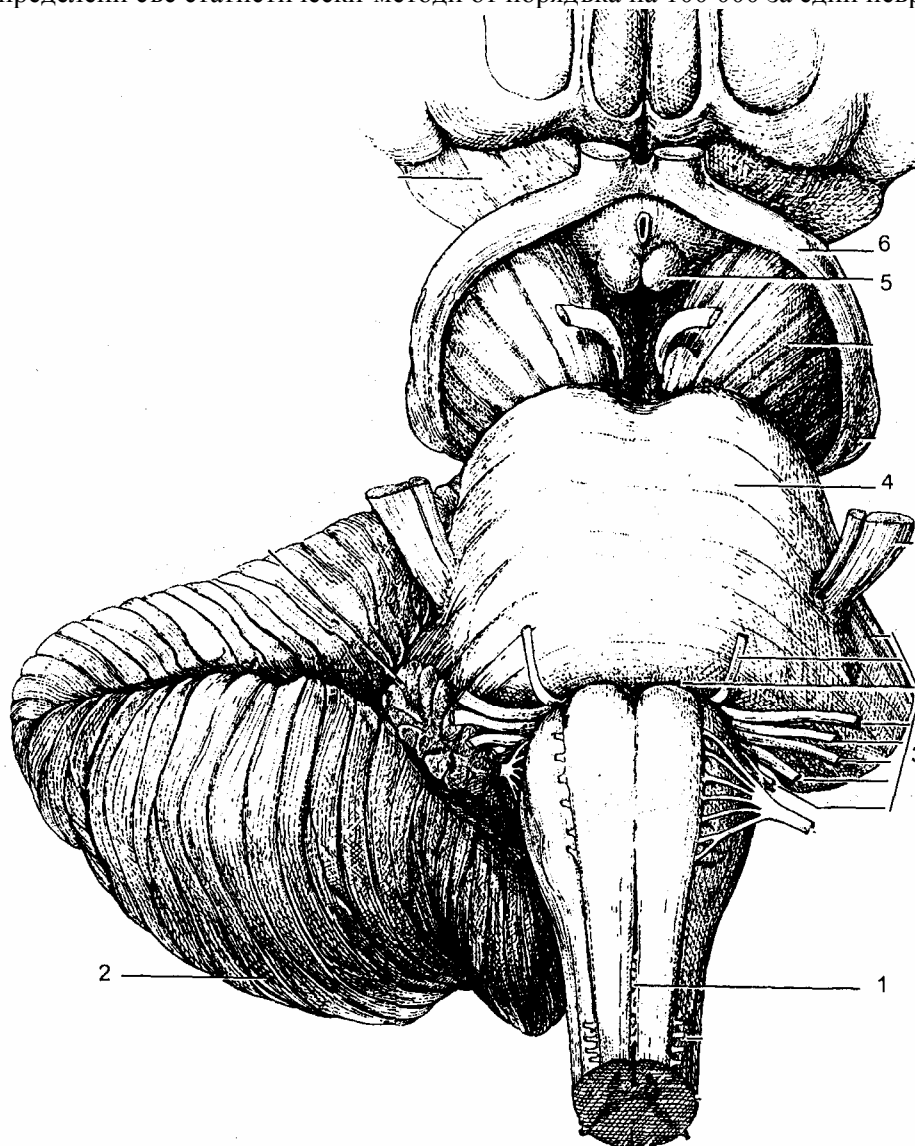
Голяма част от невроните в мозъчния ствол не са организирани в ядра, а са повече или по-малко дифузно разпределени и имат множество връзки помежду си. По този начин се оформя **ретикуларната формация**. Някои от невроните на ретикуларната формация са части от сетивни пътища и чрез възходящи връзки регулират състоянието на бодърстване и сън. Други неврони са свързани предимно с регулация на движенията. В ретикуларната формация се намира и сърдечно-съдовия и дихателният център.

Функциите на мозъчния ствол могат да се обобщат по следния начин:

- През мозъчния ствол преминават възходящи и низходящи пътища. Възходящите са от кожната сетивност, от ставно-мускулните рецептори, а така също и от кръвоносните съдове и от вътрешните органи. Низходящите са към скелетните мускули, към сърцето и кръвоносните съдове, към потните жлези и към вътрешните органи (симпатикови и парасимпатикови).

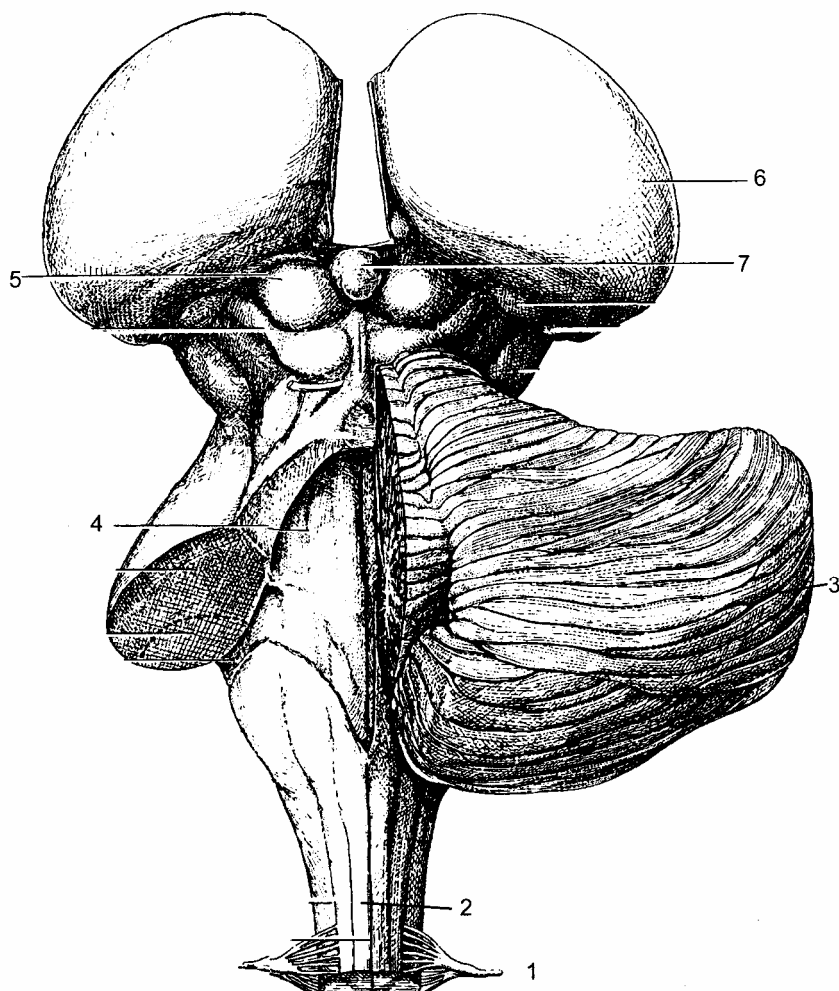
- Чрез ядрата на черепномозъчните нерви (от III до XII), които се съдържат в него, регулира сетивността и движенията на лицево-черепните структури;
- Регулира равнището на будност и внимание чрез дифузна мрежа от неврони, наречена ретикуларна формация;
- Регулира основни жизнени процеси като дишане, храносмилане и кръвообращение;
- В мозъчния ствол се намира центърът на гълтането;
- В мозъчния ствол се намират центровете на кихане, кашляне;
- Мостът като част от мозъчния ствол служи да пренася информация за функцията на двигателната система от мозъчните хемисфери до малкия мозък;
- Средният мозък координира зрителните рефлекс (зенични - на светлина, акомодация, конвергенция) и осъществява някои рефлекс на очни движения, свързани със зрителни или слухови стимули.

Малък мозък. Той е разположен зад моста на мозъчния ствол под тилната част на крайния мозък и се състои от две полукълба, свързани с междинна част - червей. Полукълбата имат силно нагъната повърхност (*еж. фиг. 2. 3 и 2. 4*). В кората на малкия мозък се намират различни неврони, някои от които са с изключително разклонено дендритно дърво, т.н. клетки на Пуркиние (Purkinje) с изключително голям брой синаптични контакти (определени със статистически-методи от порядъка на 100 000 за един неврон).



Фиг. 2. 3. Мозъчен ствол, изглед отпред.

1 - продълговат мозък; 2 - малък мозък; 3 - черепномозъчни нерви; 4 - мост; 5 - среден мозък; 6 - зрителен нерв. Продълговатият мозък е продължение на гръбначния мозък.



Фиг. 2. 4. Мозъчен ствол, изглед отзад.

1 - първият чифт гръбначномозъчни нерви; 2 - продълговат мозък; 3 - малък мозък; 4 - мост; 5 - среден мозък; 6 - хълм (таламус); 7 - хипофизна жлеза.

Тези синаптични контакти са с неврони от структури на крайния мозък, които регулират движенията. Чрез пътищата, които се намират в моста, малкият мозък получава значителна по обем сетивна информация от почти всички модалности.

Функциите на малкия мозък могат да бъдат обобщени така:

- Осъществява несъзнавана сетивна перцепция;
- Модулира силата на съкращения на скелетната мускулатура;
- Модулира тонуса на скелетната мускулатура;
- Прави движенията точни и координирани. При целенасочените волеви движения малкият мозък получава информация за "двигателния образ" на предвижданото движение и осъществява непрекъснат контрол между този начален образ и реалното изпълнение - извършва се непрекъсната и текуща корекция за пълното съвпадение на предвиденото движение и неговото осъществяване (контрол с обратна връзка). Този контрол се осъществява по анатомичните връзки - разклонение към малкия мозък от пирамидния път и обратно информация от гръбначния мозък. Корекциите се осъществяват и по връзките, които съществуват със средния мозък и с ядрата на органа на равновесието (вестибуларния апарат);
- Участва в заучаването на двигателни умения и сръчности, както стереотипни, или автоматични като ходенето, така и нестереотипни, волеви;
- Координира очните движения, например при проследяване на движещ се предмет. Проследяването на движещ се предмет изисква много точна координация на движенията на двете очни ябълки, за да може образът винаги да попада на съответстващи места на двете ретини, което е задължително условие, за да не се раздвоява образът;
- Свързан е тясно с вестибуларния апарат и участва в поддържане на равновесието.

Междинен мозък. Намира се пред средния мозък, вмъкнат между полукулбата на крайния мозък (еж. фиг. 2.1). Негови структури са хълма (тапа-мусът) и подхълмието (хипоталамусът). Първият е "врата на сетивността" -междинна станция за всички аферентни пътища към кората на крайния мозък. Той участва в преработката на сетивната информация и има множество връзки с различни части на мозъчната кора. Хипоталамусът е долната част на междиния мозък. От най-ниско разположената му част изхожда тънко

стебло, към което е прикрепена хипофизата. Хипоталамусът съдържа многобройни ядра, които участват в регулацията на постоянството на вътрешната течна среда в организма. Неговата основна роля е да интегрира вегетативните и ендокринните функции в организма (вж. гл. 6 и 7).

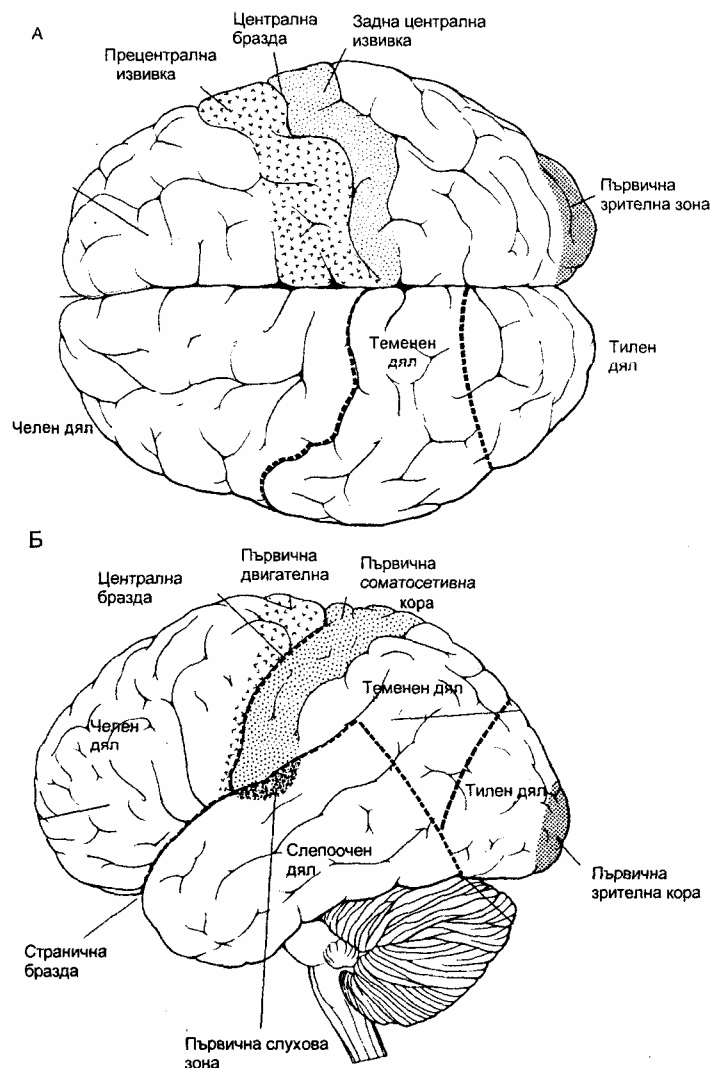
Краен мозък. Крайният мозък е най-добре развитата част на главния мозък на човека и съставлява около 80% от теглото му. Съставен е от две големи полукълба (хемисфери), свързани помежду си с мазолестото тяло (*corpus calosum*). Между двете полукълба има дълбока срединна цепка (*фиг. 2. 5*). Към мозъчните хемисфери принадлежат дълбоко лежащите структури на базалните ганглии, които участват в регулацията на движенията, и лимбичната система (хипокампа и амигдалоидните ядра), която участва в механизмите на емоциите и паметта. Повърхността на хемисферите е неравна - на

нея се намират множество бразди, които очертават извивки. Чрез множеството извивки и бразди е осъществена еволюционна стратегия за увеличаване размерите на кората в мозъчните хемисфери. На всяка хемисфера различаваме три повърхности - горно-странична, срединна и долна. Мозъчните хемисфери се разделят на четири дяла: *челен, теменен, тилен и слепоочен* (вж. *фиг. 2. 5*). Челният се отделя от теменния чрез централната бразда. Страничната бразда (Силвиевата бразда) отделя слепоочния дял от челния и теменния. По долната повърхност на челния дял заляга най-древната част на крайния мозък - *обонятелният мозък*. Всеки от мозъчните дялове има специфична функция. Най-общо тази главна локализация на функциите е следната:

- Челен дял - планиране на бъдещето и волеви движения;
- Теменен дял - обща (соматосетивна) сетивност и "образ за тялото";
- Тилен дял - зрение;
- Слепоочен - слух и в известна степен учене, памет и емоции. Мозъчни стомахчета. Те представляват кухини, изпълнени с гръбначно-мозъчна течност. Мозъчните стомахчета са четири - две странични, трето и четвърто мозъчни стомахчета. Те са свързани помежду си, както са свързани и с централния канал в гръбначния мозък и с тясното пространство под мозъчните обвивки, около главния и гръбначния мозък. (*фиг. 2. 6*). Гръбначно-мозъчната течност се секретира от съдови сплитове, разположени в самите стомахчета. Количеството ѝ е около 150 ml. По състав е близка до състава на кръвната плазма. Тя представлява една буферираща възглавница за мозъка срещу сътресения. Вродени малформации или възпалителни заболявания на мозъка в ранна детска възраст, могат да блокират някой от проходите между отделните стомахчета и да предизвикат застой на течността. Развива се състоянието *хидроцефалия* - несъразмерно разрастване на мозъчната част на черепа. То се съпътства с изоставане в психичното развитие и наличие на различни неврологични симптоми.

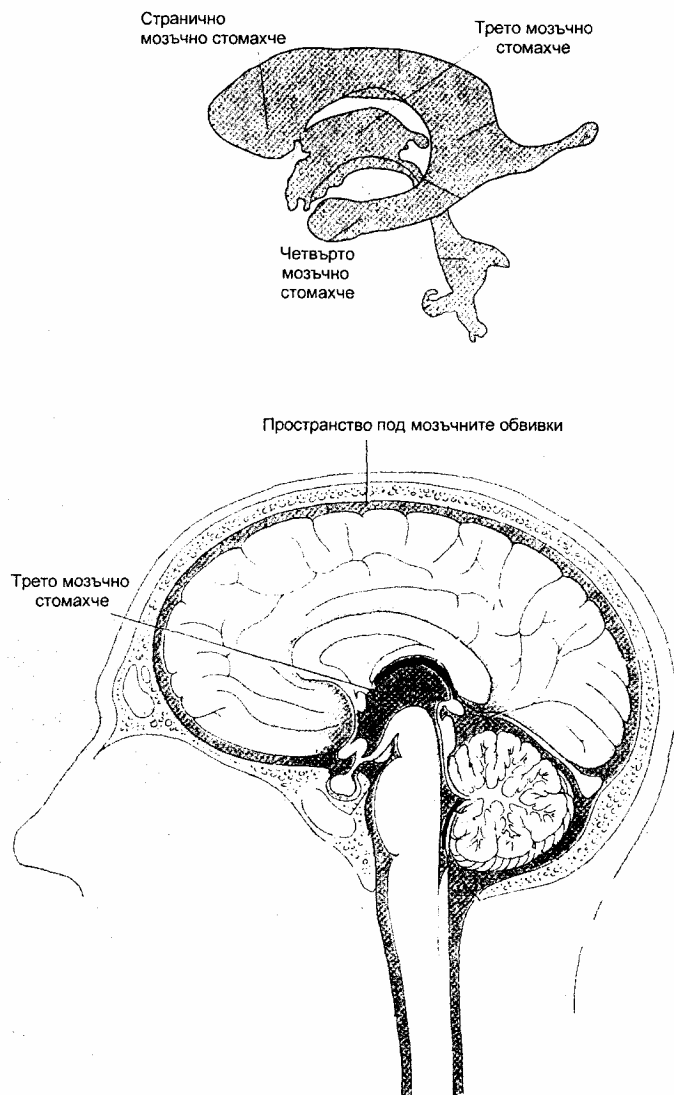
ПЕРИФЕРНА НЕРВНА СИСТЕМА

Към периферната нервна система спадат гръбначномозъчните нерви, че-репно мозъчните нерви и периферната част на вегетативната нервна система, която ще бъде разгледана отделно. Периферната нервна система осъществява връзките с повърхността на тялото и всички структури на двигателния апарат. Тези връзки са двустранни - от периферията към централната нервна система се наричат *аферентни*, от централната нервна система към периферията - *еферентни*. Периферните нерви представляват снопове от нервни влакна - израстъци на нервни клетки. Самите клетки са разположени в ганглии (за сетивните нерви) и в ядра в гръбначния мозък и мозъчния ствол за



Фиг. 2. 5. А - горна и Б - странична повърхност на мозъчните хемисфери.

двигателните нерви. Двигателните еферентни нерви инервират скелетните напречноабраздени мускули и за разлика от вегетативните, са волеви. Те носят наименованието *соматична нервна система*. Към соматичната нервна система принадлежат и сетивни влакна, свързани с рецепторите в сетивните органи. Нервните влакна, обвити със съединителна тъкан, образуват снопче-та, които също имат съединителнотъканна обвивка. Разделят се на четири дяла: челен, теменен, тилен и слепоочен. Челният се отделя от теменния чрез централната бразда. Страничната бразда (Силвиевата бразда) отделя слепоочния дял от челния и теменния.



Фиг. 2. 6. Мозъчни стомахчета - две странични, трето и четвърто мозъчни стомахчета (горе). Те са свързани помежду си, както са свързани и с централния канал в гръбначния мозък и с тясното пространство под мозъчните обвивки, около главния и гръбначния мозък (долу).

Периферната нервна система се състои от 12 чифта черепномозъчни нерви и 31 чифта гръбначномозъчни нерви.

Черепномозъчните нерви изхождат от главния мозък. Те притежават сетивни, двигателни и парасимпатикови ядра, които са разположени в мозъчния ствол. Ядра на черепномозъчните нерви са част от сетивните системи на слуха, вкуса, равновесието. Сетивна информация от кожата и лигавиците на главата достига до мозъчния ствол чрез друга част сетивни влакна. Изхождащите от двигателни ядра нерви участват в контрола на движенията на лицевата мускулатура, очните мускули и мускулите на шията. Към черепномозъчните нерви принадлежи и най-големия нерв на парасимпатиковата нервна система. По реда на появяването си на повърхността на мозъка те се подреждат по следния начин:

I чифт - Обонятелни нерви;

II чифт - Очни нерви. Образуват се от израстъци на клетки от ретината на двете очи;

III чифт - Очно двигателни нерви;

IV чифт - Скрипцовидни нерви. Двигателни нерви за горните коси очни мускули;

V чифт - Троични нерви. Главни сетивни нерви за лицевата част на главата;

VI чифт - Отвеждащи нерви. Инервират външните прави мускули на очите;

VII чифт - Лицеви нерви. Двигателни нерви за всички мимически мускули. Съдържат и парасимпатикови влакна за слюнките и слъзните жлези;

VIII чифт - Слухово-равновесни нерви. Сетивни нерви за слуха и органа на равновесието;

IX чифт - Езично-гълтачни нерви. Смесени сетивно-двигателни нерви за езика и гълтача;

X чифт - Блуждаещи нерви (вагусови нерви). Най-големите черепномозъчни нерви, които съдържат сетивни и двигателни парасимпатикови влакна. Нервите се спускат по шията, преминават през средостението и завършват в коремната кухина. По своя път те отделят голям брой клонове за шийните органи, сърцето,

белите дробове, органите на храносмилателната система;

XI чифт - Добавъчни нерви. Двигателни нерви за мускули на шията;

XII чифт - Подезични нерви. Двигателни нерви за езика и устната кухина;

На *фиг. 2. 7* схематично са представени черепномозъчните нерви и органите, до които те достигат.

Гръбначномозъчните нерви се образуват от сливането на предните и задните коренчета на съответните сегменти (вж. *фиг. 2. 2*). Те са смесени -сдържат сетивни влакна за рецепторите по кожата и в ставите и мускулите, и двигателни влакна, които инервират скелетните мускули. В нервите, които изхождат от кръстцовата част на гръбначния мозък, има и парасимпатикови влакна, които инервират половите органи и пикочния мехур.

ВЕГЕТАТИВНА НЕРВНА СИСТЕМА

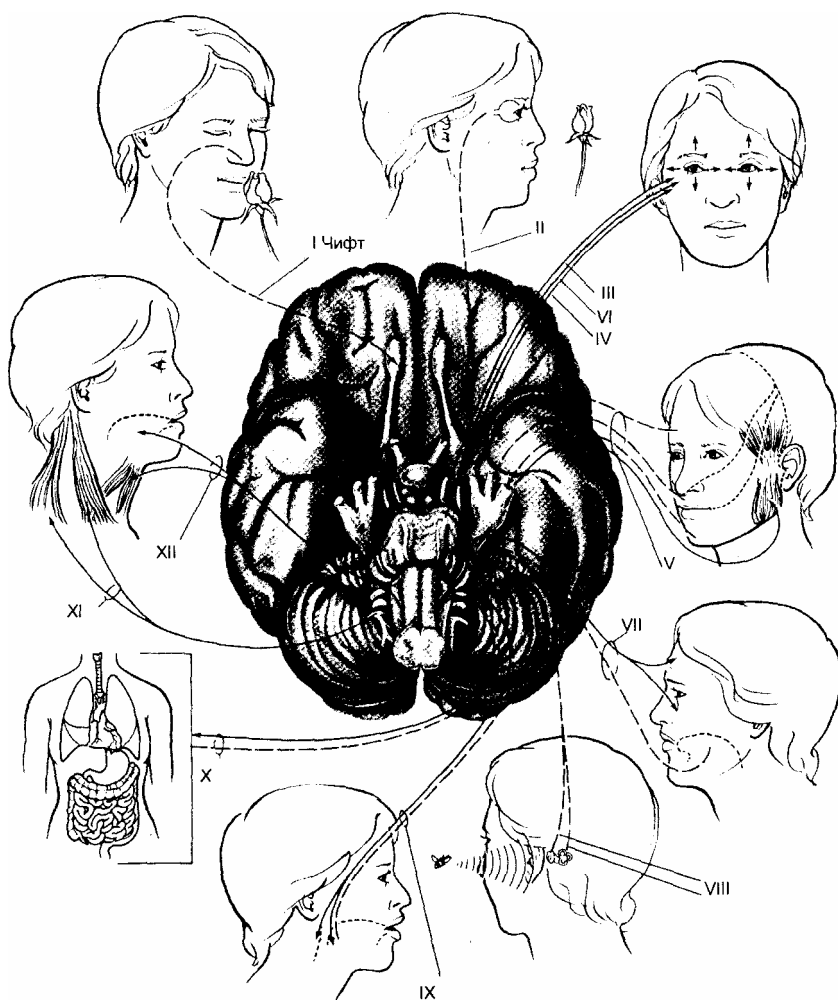
Вегетативната (автономна) нервна система (ВНС) се състои от две различни части - ***симпатикусова и парасимпатикусова***. Всяка от тях се изгражда от аферентни и еферентни неврони, които образуват смесени сплитове. *Аферентните неврони* започват от рецепторите, разположени в стените на вътрешните органи и кръвоносните съдове (интерорецептори). По тези нерви протича несъзнаваната сетивна информация за състоянието на вътрешните органи, артериалното налягане, състава на кръвта и др. *Еферентните неврони* инервират гладката мускулатура на вътрешните органи и кръвоносните съдове, сърдечната мускулатура и жлезите. Анатомично структурите на ВНС са части от централната и периферната нервна система, но функционално се различава основно по това, че образуват неволеви рефлексии дъги. За разлика от тях останалите периферни нерви са част от соматичната нервна система. Те изграждат рефлексии дъги, които подлежат на волев контрол. За разлика от ВНС информацията от сетивните неврони на соматичната нервна система се осъзнават.

Симпатикусов дял. Произлиза от неврони, които се намират в сивото вещество на гръбначния мозък - в гръдните и първите два поясни сегмента. Това са централните симпатикови ядра. Аксоните на тези неврони напускат гръбначния мозък през предните коренчета и навлизат в ганглиите на сим-патиковите стволоче, които се намират от двете страни на гръбначния стълб (*фиг. 2. 8*). Крайните разклонения на симпатиковите нерви образуват синап-си с гладкомускулните структури на вътрешните органи и с жлезите. Медиатори в крайните окончания на симпатикуса са *норадреналинът и адреналинът* (вж. гл. 3). Норадреналинът е около 90%, адреналинът - 10%.

Парасимпатикусов дял. Произлиза от неврони, които се намират в ядрата на III, VII, IX и X черепномозъчни нерви (околомоторен, лицев, езиковъл-тачен и блуждаещ) и в сивото вещество на най-долната кръстна част на гръбначния мозък. Невроните на последната инервират половите органи и пикочния мехур. Медиатор в крайните окончания на парасимпатикуса е *ацетилхолинът*(вж. гл. 3).

Влияние на ВНС върху работата на някои вътрешни органи. По-голямата част от вътрешните органи получават инервация от двата дяла на ВНС (вж. *фиг. 2.8*), като ефектите им в повечето случаи са противоположни. Основните ефекти на ВНС могат да се обобщят по следния начин:

1. *Око* - симпатикусът разширява зеницата, парасимпатикусът я свива.
2. *Сърдечно-съдова система* - симпатикусът учестява и усилва сърдечните съкращения, а парасимпатикусът ги забавя. Симпатикусът свива кръвоносните съдове и повишава артериалното налягане. Парасимпатикусът разширява кръвоносните съдове само в слюнките жлези и във външните полови органи.



Фиг. 2. 7. Схема на черепномозъчните нерви и органите до които те достигат. С плътни линии са означени двигателните нерви, а с пунктир - сетивните. За наименованията на отделните нерви вж. текста.

3. *Стомашно-чревен тракт* - парасимпатиковите нерви усилват перисталтиката (съкращения на гладкомускулната стена) на стомаха и тънкото черво, а симпатикусът я потиска. Парасимпатикусът стимулира секреторната активност на храносмилателните жлези. Влиянието на симпатикуса върху тях е потискащо, но много по-ограничено.

Организация на нервната система 35

4. *Въздухоносни пътища* - възбуждането на симпатикуса води до разширение на горните дихателни пътища.

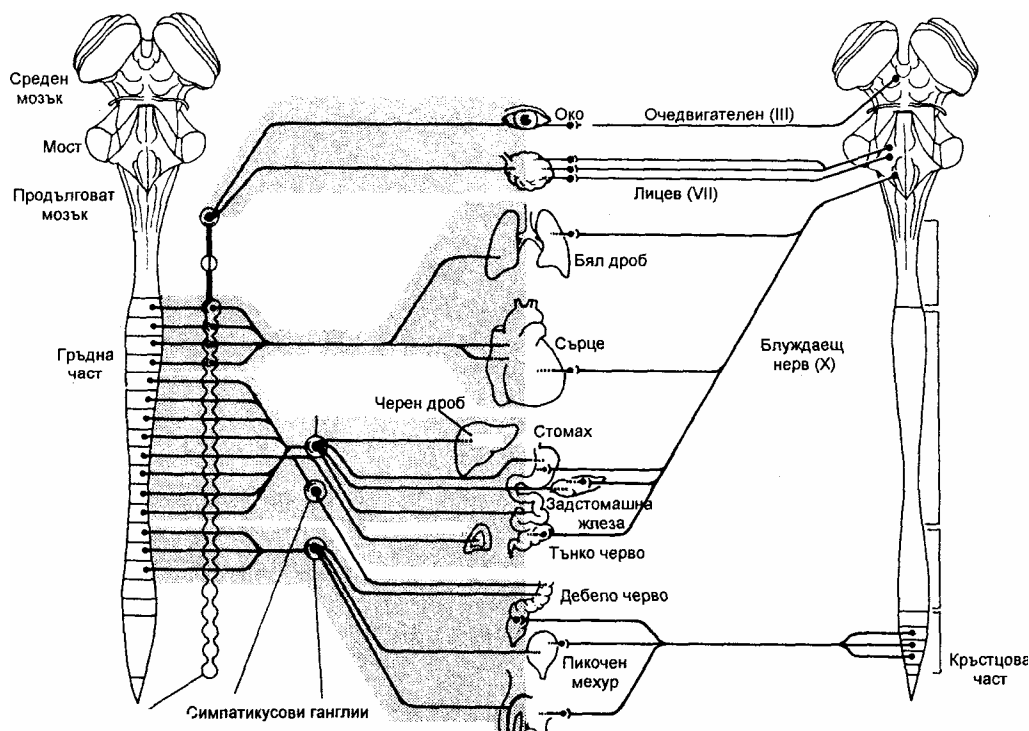
5. *Обмяна на веществата* - възбуждането на симпатикуса води до повишаване на концентрацията на кръвната захар

6. *Сърцевина на надбъбречната жлеза* - при възбуждане на симпатикуса настъпва силно активиране на секрецията на сърцевинните надбъбречни хормони адреналин и норадреналин (същите, които са медиатори в крайните окончания на симпатикуса, но тук съотношението е 4:1).

7. *Ендокринни жлези* - симпатикусът стимулира секрецията на щитовидната жлеза, а парасимпатикусът стимулира секрецията на инсулин от задстомашната жлеза.

Симпатиков дял

Парасимпатиков дял



Симпатикусов ствол

ЩЦ) Репродуктивни органи

Фиг. 2. 8. Вегетативна нервна система. Схема за структурата на симпатикусо-вия и парасимпатикусов дял и органите които те инервират.

Ако се обобщят тези ефекти, се вижда, че симпатикусът организира работата на вътрешните органи при състояние на напрежение, докато ефектите на парасимпатикуса са свързани с приспособяване на организма за състояние на покой, след нахранване.

Както се вижда в повечето случаи двата дяла на ВНС имат противоположни ефекти. Това правило за противоположните ефекти обаче е само частично вярно. Така например в половите органи, при осъществяване на копулацията, влиянията от двата дяла на ВНС взаимно се допълват (вж. гл. 13).

Висши центрове, регулиращи функцията на ВНС. Освен споменатите по-горе ядра в мозъчния ствол и центрове в гръбначния мозък, ВНС се регулира и от хипоталамуса и лимбичната система. Ролята на тези висши вегетативни центрове ще бъде представена в главата за невроендокринните взаимоотношения (гл. 7).

Ентерална нервна система. Тя е също независима от волевата активност на ЦНС. Състои се от мрежа от множество неврони, които са намират в стената на храносмилателния тракт. Броят на невроните в тази невронна мрежа е по-голям, отколкото е броят им в гръбначния мозък. Тя регулира съкратителната активност на гладките мускули, които изграждат стената на храносмилателния тракт, както и секреторната активност на храносмилателните жлези. В невроните на ентералната нервна система се отделят множество неuropeптиди, които се секретират и от неврони в ЦНС.

НЕВРОГЛИЯ И МИЕЛИНИЗАЦИЯ В НЕРВНАТА СИСТЕМА

Невроглията се състои от клетки, които не притежават свойството възбудимост, но участват в предаването на нервните импулси. Различаваме няколко вида глиални клетки: *Швановите клетки*, разположени около аксоните в периферните нерви, *астроцити*, *микроглия* и *олигодендроцити*, разположени около невроните в мозъка, и *ependимни клетки*, които покриват стените на мозъчните пространства.

За глиалните клетки най-общо е характерно следното:

- Имат опорна функция, те създават и поддържат структурите, в които се намират невроните;
- Имат метаболитна (обмяна на вещества) роля;
- Имат защитна функция;
- Осъществяват миелинизацията (образуване на миелинова обвивка около аксоните). Миелиновата обвивка се образува от мембранно-клетъчни израстъци на глиални клетки, които се огъват концентрично около аксоните. В ЦНС това са олигодендроцитите, а за периферните нерв - Швановите клетки (фиг. 2, 9);
- Участват в синаптичното предаване в границите на ЦНС.
- Структурните и функционални особености на отделните видове глиални клетки са следните.

Астроцити. Те са малки клетки с голям брой радиално разположени израстъци. Те регулират йонния състав на течността, заобикаляща невроните. Астроцитите, както и всички останали глиални клетки, не са възбудими, но участват в синаптичното предаване по следните два начина: първо те "пакетират" синаптични контакти и по този начин препятстват неконтролно разпространение на освободените в синапсите медиаторни вещества, и второ - някои от медиаторите в ЦНС, като глутамат и гамааминомаслената киселина

(ГАМК), се поемат от астроцитите и с това се намалява продължителността на тяхното действие. Астроцитите имат клетъчни израстъци, които залягат върху мозъчните кръвоносни съдове и с това участват в изграждането на кръвно-мозъчната бариера (непропускливост на мозъчните капиляри). При лезии на мозъчната тъкан астроцитите изграждат глиални ръбци на мястото на дефекта.

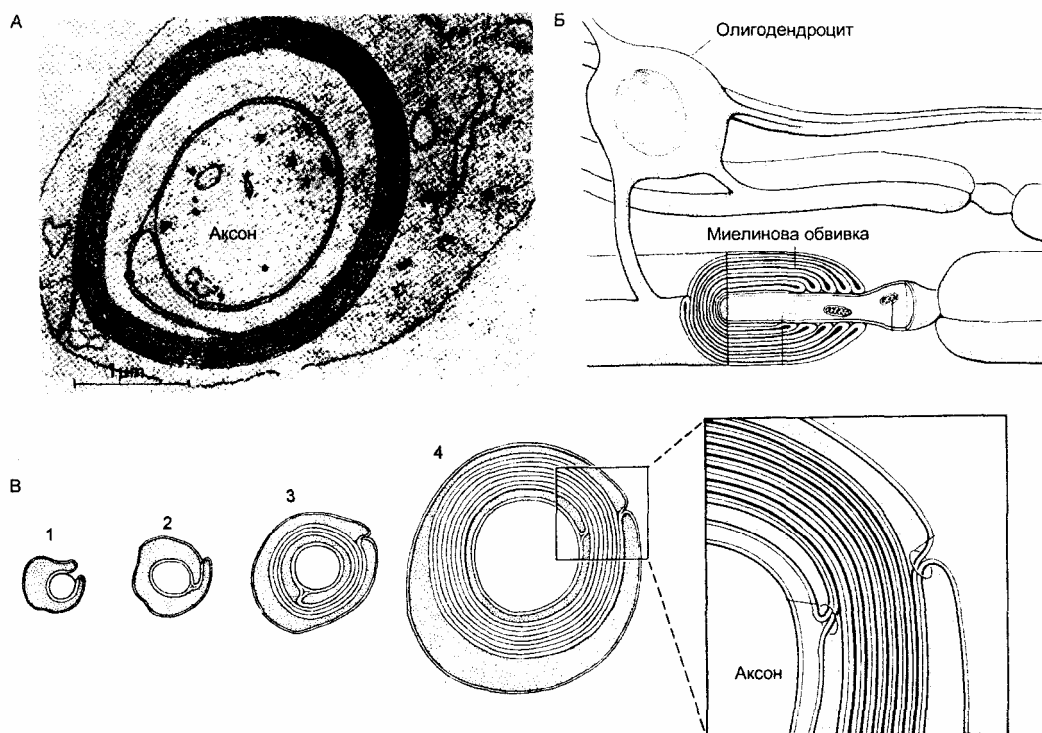
Микроглия. Те са звездовидни клетки, които се намират около кръвоносните съдове. Имат защитна функция, защото притежават свойството да поглъщат (фагоцитират) и да смилат попаднали болестотворни микроорганизми, или отмерили нервни клетки. Защитната им функция се изразява също така и в участието им в имунната защита на мозъка. Тежко се увреждат при заболяването синдром на придобита имунна недостатъчност (СПИН).

Олигодендроцити. Главната им функция е да изграждат миелиновата обвивка около аксоните на нервните клетки в границите на ЦНС. Удължавания на тяхната клетъчна мембрана се увиват многократно около даден участък от аксон (фиг. 2.9). Един олигодендроцит изгражда миелиновата обвивка на средно 40 участъка (участъци между две прищъпвания на Ранвие). Прищъпванията на Ранвие представляват места по хода на аксона, в които миелиновата обвивка се прекъсва. В ЦНС всеки олигодендроцит покрива с миелино-ва обвивка само един участък между две прищъпвания на Ранвие, който има дължина 0,1 до 0,5 цт.

За разлика от олигодендроцитите, Швановите клетки, които се намират в обвивката на периферните нерви миелинизират само по един аксон.

Миелинизацията на аксоните на нервните клетки започва в периода на ембрионалното развитие и продължава през първите години след раждането. Миелиновата обвивка се характеризира със следните белези:

- На електронен микроскоп миелиновата обвивка се вижда като изградена от последователни светли и тъмни ивици;
- Функцията на миелиновата обвивка е да ускорява провеждането на нервните импулси. Разпространението на акционните потенциали по хода на аксоните става, като тяхното регенериране се извършва с прес-коци от едно прищъпване на Ранвие към следващо;



Фиг. 2. 9. Миелинова обвивка на аксоните.

А - електронна микрография на напречно прерязан аксон; Б - миелиновата обвивка на аксоните в ЦНС се образува от мембранно-клетъчни израстъци на глиални клетки олигодендроцити, които се огъват концентрично около тях. В - миелинова обвивка на периферен нерв образувана от мембранно-клетъчни израстъци на Швановите клетки. 1, 2, 3 и 4 - последователни етапи от миелинизацията.

- Процесът на миелинизация е част от развитието на нервната система, което се изразява в разширяване на интелектуалните и двигателни възможности през първите години от развитието на детето; При израсли

организми процеси на демиелинизация водят до тежки неврологични разстройства - смущения в зрението, в сръчността и координацията на движенията, в запазване на равновесието. Демиелинизиращи процеси могат да се дължат на аутоимунни заболявания (изработване в тялото на антитела предизвикващи разрушаване на миелиновата обвивка).

РЕФЛЕКСНА ДЕЙНОСТ НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

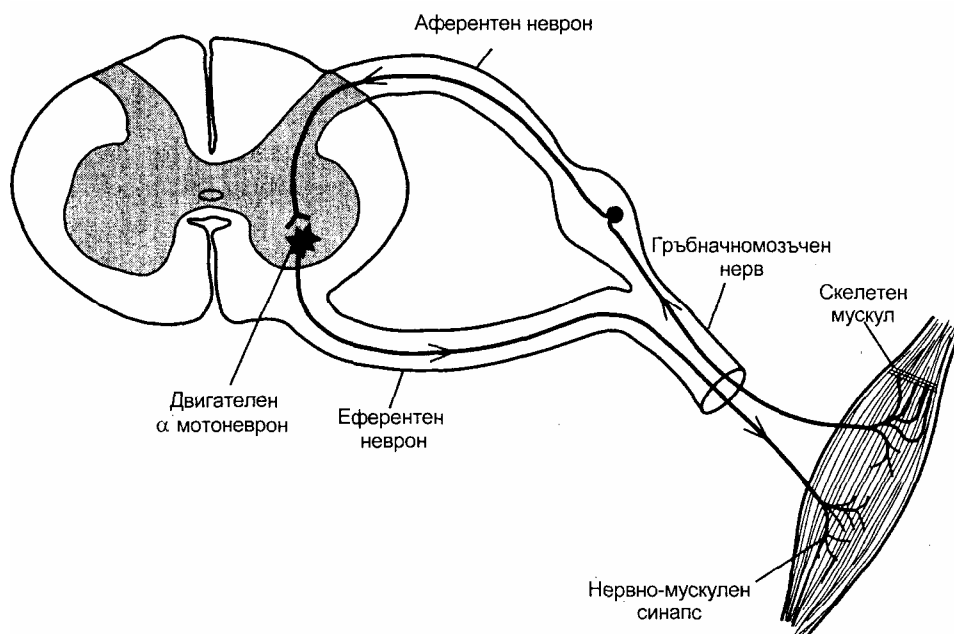
Рефлексите са най-съществената форма на дейност на нервната система като цяло. *Рефлексите представляват закономерни реакции на организма, които настъпват в отговор на стимули от външната или вътрешната среда на организма и протичат със задължителното участие на ЦНС.* Рефлексите са еволюционно древна форма на реакция на организма (при докосване на рогата на охлюв, те се свиват). Благодарение на рефлексите организмът се приспособява към променящите се околни условия. Болково дразнене на кожата предизвиква отдръпване на ръката, силно осветяване на окото води до свиване на зеницата, постъпване на кисела храна в устата предизвиква силно слюноотделяне и т.н.

Началото на теорията за рефлексната дейност на нервната система се поставя от системните проучвания на Чарлз Шерингтон (Charles Sherrington, 1857-1952). Според нея множество единични рефлексни изграждат структурата на движенията. Някои от тях остават само в структурите на гръбначния мозък, други включват структури и от крайния мозък. Рефлексната теория за дейността на нервната система като отговори на определени стимули понастоящем се възприема за известен кръг от рефлексни. Тя обаче има редица ограничения, които не позволяват да се приложи например към двигателна активност като говорната, в която няма пряк отговор на стимули, а има предвиждаща и изпреварваща регулация за звуците които следват. Също така регулацията с обратна връзка и "двигателният план" за волевите движения (вж. гл. 5) не могат да се вметят в рефлексната теория.

РЕФЛЕКСНА ДЪГА.

Тя представлява основната структурна единица на рефлексната дейност. Състои се от *рецептор, аферентен неврон, нервни център, еферентен неврон и ефекторен орган*. При представената на фиг. 2.10 схема на гръбначно-мозъчна рефлексна дъга, тялото на аферентния неврон се намира в спиналните ганглии. Неговият къс израстък навлиза през задните коренчета в гръбначния мозък, където се намира нервният център. При най-простите рефлексни дъги той се състои от един синапс между сетивния аферентен и двигателния еферентен неврон. Такава е например моносинаптичната рефлексна дъга на коленния сухожилен рефлекс показан на фиг. 2.10. Двигателният еферентен неврон напуска гръбначния мозък през предните коренчета и достига до ефекторен орган в случая напречнонабразден скелетен мускул.

При повечето рефлексни дъги между аферентния и еферентния неврон се вмъкват междинни неврони, така че рефлексната дъга става полисинаптична. Броят на тези междинни неврони може да достигне до няколко стотин. Те могат да усилят възбуждането или да го потискат. Така например, при болковата сетивност междинни неврони, които освобождават ендорфини, намаляват болковото усещане.



Фиг. 2. 10. Гръбначномозъчна рефлексна дъга на коленния сухожилен рефлекс.

Тялото на аферентния неврон се намира в спиналните ганглии. Неговият къс израстък навлиза през задните коренчета в гръбначния мозък, където се намира нервният център. Двигателният еферентен неврон напуска гръбначния мозък през предните коренчета и достига до ефекторен орган, в случая напречнонабразден скелетен мускул.

При условните рефлексни централната част на рефлексната дъга е силно усложнена, като една нейна част минава през кората на крайния мозък. Например при един зрително-двигателен рефлекс аферентната част на рефлексната дъга включва всички неврони от зрителния път до зрителната кора в тилния дял на крайния мозък, в централната част се включват кортикални връзки между зрителната зона и двигателно поле, а ефекторната част се изгражда от невроните на пирамидния път до скелетните мускули. Ако този рефлекс е резултат на словесна инструкция "когато видиш светването на светлина, натискаш бутона", в централната част на рефлексната дъга участва и говорната зона Вернике.

Организация на нервната система 41

ВРЕМЕ НА РЕАКЦИЯ.

Времето от момента на дразнене до получаване на рефлексен отговор (например на коленния рефлекс) се нарича рефлексно време. За човека от много по-голямо значение е времето от подаване на даден стимул до получаване на определена реакция, което носи наименованието време на реакцията. При условия на насочено внимание времето на реакция при сетивни стимули е от порядъка на 120 до 180 ms (най-кратко е при слухови стимули). За разлика от него, времето, необходимо за подготовка и започване на волево движение, е от няколко стотин ms. Времето на реакция е по-кратко, когато изследваното лице знае какъв сигнал се очаква. Така например, при проста зрително-двигателна реакция, която се извършва в резултат на словесна инструкция, като напр. "при подаване на светлинен сигнал, натисни този бутон", реакционното време е от порядъка на 150 до 180 ms, а при проста слухово-двигателна реакция е съответно 120 до 150 ms. Времето на реакция се удължава с увеличаване броя на възможните избори и с увеличаване сложността на поставената задача, както е например при няколко различни стимула и определени различни реакции на всеки от тях. Неврофизиологичната основа на това явление е, че времето на реакция зависи от броя на си-напсите в нервния център — колкото той е по-голям, толкова то е по-продължително. Именно поради тази причина времето на реакция при зрителен стимул е по-дълго - защото още в самата ретина има два синапса.

В съвременните условия на живот, с използване на високо технологични съоръжения, времето на реакция придобива в някои случаи критично значение. Управлението на високоскоростни превозни средства, диспечерска дейност, животоспасяващи медицински манипулации и др. изискват максимално късо време на реакция. Времето на реакция практически не подлежи на скъсяване в резултат на тренировка. Такова явление се наблюдава само в началото на периода на упражняване, след което то достига минималната за дадения

индивид и за изпълнението на дадената задача стойност и с колебания от няколко ms остава практически на това равнище. Върху времето на реакция влияние оказва състоянието на бодрост и насоченост на вниманието, наличието на умора, поради което определяне на неговата продължителност се използва в професионалната психология за определяне работоспособността при различни условия и в различни периоди на работното време.

ВИДОВЕ РЕФЛЕКСИ

Рефлексите могат да се класифицират по няколко признака: • В зависимост от това дали са вродени или придобити, те се разделят на *безусловни* и *условни*. Техните разновидности и особености са представени в гл.1.;

- В зависимост от равнището в нервната система, на което се намират структурите, осъществяващи възприемането на дразненето и изграждането на отговора (локализацията на рефлексната дъга). По този признак се отделят *гръбначномозъчни* и *стволови*. Междинният мозък, крайният мозък и мозъчният ствол участват в множество сложни рефлексни, в които обаче елементи от аферентните и еферентните части на рефлексните дъги преминават през гръбначния мозък и мозъчния ствол, т.е. те нямат самостоятелни рефлексни дъги;

- В зависимост от броя на невроните в нервния център те биват *моноси-напътни* и *полиси-напътни*;

- В зависимост от участващите в рефлексната дъга нервни влакна те могат да бъдат *соматични* и *вегетативни*. При соматичните рефлексни ефекторният орган е скелетен мускул. При вегетативните - ефекторните структури могат да бъдат гладки мускули, или жлези (с външна или вътрешна секреция).

Рефлексите на гръбначния мозък са стереотипни и автоматизирани. Гръбначният мозък участва в двигателни рефлексни, като защитният болков рефлекс на отдръпване и сухожилните рефлексни. Освен това в него са локализирани и някои вегетативни рефлексни, като рефлексите на ерекция и еякулация, рефлексите за уриниране и дефекация. При последните рефлексни се състоят в изпразване на съдържанието на пикочния мехур и дебелото черво, когато се достигне някаква степен на разтягане на стените на тези кухи органи. Аферентните части на рефлексните дъги започват от механорецептори в стените на тези органи, нервните центрове са в кръстната част на гръбначния мозък и ефекторите са гладката мускулатура на стените им, която при съкращението си изтласква съдържимото навън. Рефлексните дъги са от вегетативни неврони, но при енцефализацията на функциите при човека (изнасяне на регулаторните процеси на корово равнище) тези рефлексни могат да се контролират волево, още повече, че ефекторната част на тези рефлексни е съставена освен от гладки мускули, още и от един външен напречнонабразден сфинктер. Както е известно, волевият контрол на уринирането и дефекацията е въпрос на съзряване в ранната детска възраст и се изгражда постепенно до края на втората или третата година на детето.

Рефлексите на мозъчния ствол са двигателни и вегетативни. Двигателните са свързани главно с поддържане на мускулния тонус, позата на тялото и запазване на равновесието (вж. гл. 5). Така например при нормалната походка мускулният тонус на различните мускули се променя съответно на фазите ѝ. В мозъчния ствол се осъществяват и рефлексни с участието на органа на равновесието (вестибуларния апарат), които са силно изразени при животните, но имат значение и при човека при изпълнение на скокове, акробатични и други физически упражнения. Пример за такива рефлексни са реакциите на поставяне при свободно падане. При падането се дразнят рецепторите във вестибуларния апарат, главата се ориентира към хоризонталната плоскост, следва завъртане на тялото, увеличава се тонуса на крайниците и животното пада на крайниците си.

В мозъчния ствол се включват рефлексните дъги на някои защитни рефлексни. Рефлексите на кихане и кашляне се предизвикват от дразнене на рецепторите в носната лигавица, или съответно рецепторите в лигавицата на горните дихателни пътища. Повръщането е също защитен рефлекс, който се предизвиква от химично дразнене на стомашната лигавица, или от механично преразтягане на стомаха.

Вегетативните рефлексни на мозъчния ствол са свързани с регулация на сърдечно-съдовата система, дишането и храносмилането. Така например при понижаване на артериалното налягане, което заплашва кръвотокът към мозъка да се намали, рецептори, разположени в сънните артерии (на входа на мозъчното кръвообращение), намаляват своята нормална сигнализация към сърдечно-съдовия център в продълговатия мозък. Следва активиране на симпатиковата нервна система, учестване на сърдечната дейност, свиване на периферните кръвоносни съдове, мобилизиране на резервен обем кръв чрез свиване на слезката, и възвръщане на артериалното налягане към нормалните стойности. Рефлексни, свързани с храносмилането, са например, стимулиране секретцията на стомашен сок при попадане на храна в устната кухина, както и секретцията на хормона инсулин при вкусово дразнене за сладко (вж. гл. 6).

Средният мозък координира зрителните рефлексни (зенични - на светлина, акомодация, конвергенция) и осъществява някои рефлексни на очни движения, свързани със зрителни или слухови стимули.

ФУНКЦИОНАЛНИ ОСОБЕНОСТИ НА КОРАТА НА МОЗЪЧНИТЕ ХЕМИСФЕРИ

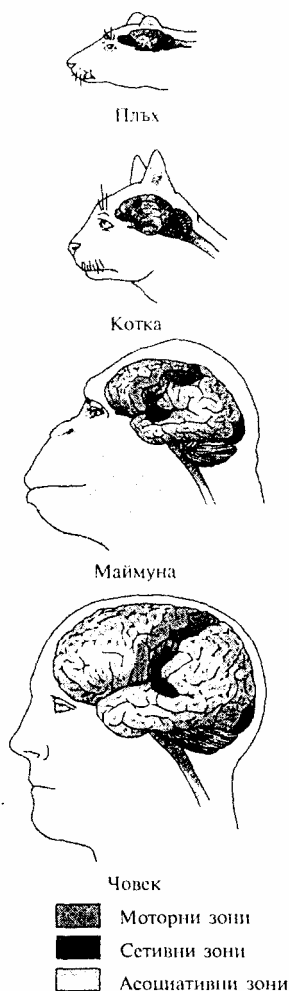
Като част от мозъчните хемисфери, мозъчната кора у човека се характеризира със своята голяма повърхност, създадена от множеството извивки (гънки), разделени с бразди, и с относително голямата площ на челните дялове. Това е резултат от осъществяването на една еволюционна тенденция за увеличаване размерите на

кората в мозъчните хемисфери. Гънките имат различен клетъчен състав и връзки с другите части на нервната система.

От функционална гледна точка в мозъчната кора се различават първични и вторични сетивни зони, първични и вторични двигателни зони и асоциативни полета. Първичните и вторичните сетивни зони осъществяват преработката на сетивната информация, двигателните зони регулират движенията на скелетната мускулатура, а асоциативните полета осъществяват интегративните функции на кората. Ако се сравнят мозъчните хемисфери на животински представители на различно еволюционно равнище, се вижда огромната разлика в пропорционалното разпределение на коровите полета. Площта на първичните и вторични сетивни полета и първичната моторна област пропорционално намаляват, докато силно нараства площта на асоциативните полета (фиг.2. 11).

Кората на мозъчните хемисфери има следните особености.

1. *Сетивната и моторна функция на кората е организирана контрала-терално, т.е. лявата хемисфера обработва сетивна информация от дясната половина на тялото и контролира движенията също на дясната половина на тялото. Обратно, представителството за сетивните функции и движенията на лявата половина на тялото се намират в дясната хемисфера.*
2. *Цитоархитектониката на мозъчната кора е различна в различните корови полета. Тези морфологични различия са свързани в голяма степен и с функционалните разлики в работата на съответните полета. В сетивните зони на кората преобладават аферентните връзки и съответно най-силно е развит четвъртият слой, съставен от звездовидни (зърнести) клетки. При зоните на кората, където връзките са предимно еферентни, както е при двигателните зони, особено добре е изразен петият слой, в който преобладават пирамидните клетки.*
3. *Невроните в отделните слоеве на кората са организирани структурно и функционално във вертикални колонки. Мозъчните колонки са най-добре проучени в сетивните зони на кората, където са свързани*



Фиг. 2. 11. Корови полета при различни в еволюционно отношение организми. Ясно се вижда пропорционалното увеличаване площта на асоциативните полета.

с обработката само на отделни елементи от съответната сетивност, например, дадена ориентация на зрителните стимули, информация от определен тип тактилни рецептори, движение в определена става и т.н. Приема се, че броят на така организирани невронни групи е от порядъка на възможните варианти на телата, което в общобиологичен и философски смисъл потвърждава тезата, че човек има психична и имунологична неповторимост и индивидуалност. Филогенетичното усъвършенстване на мозъка е свързано с нарастване броя на колонките и техните връзки със субкортикални структури и асоциативните полета, а не с вида и качествата на отделните неврони.

4. Някои от областите на мозъчната кора имат определена тонична организация. Това означава, че организацията на тези области на кората е подредена по определена пространствена схема. Така например, при двигателните области на кората, както и при тези свързани, с кожната сетивност, е налице *соматотопичност*, т. е. върху тях се проектират частите на тялото. Така се получават схеми на човешкото тяло с изменени пропорции. Относително най-голяма повърхност заемат пръстите на ръцете, устните, лицето, говорният апарат, очните мускули, а мускулатурата на тялото е несъразмерно малка (вж. гл. 8).

5. Мозъчните хемисфери са асиметрични по отношение на редица свои функции. Това се отнася предимно за интегративната дейност на асоциативните полета и носи наименованието мозъчна асиметрия (вж. по-долу Латерализация на функциите в мозъчните хемисфери).

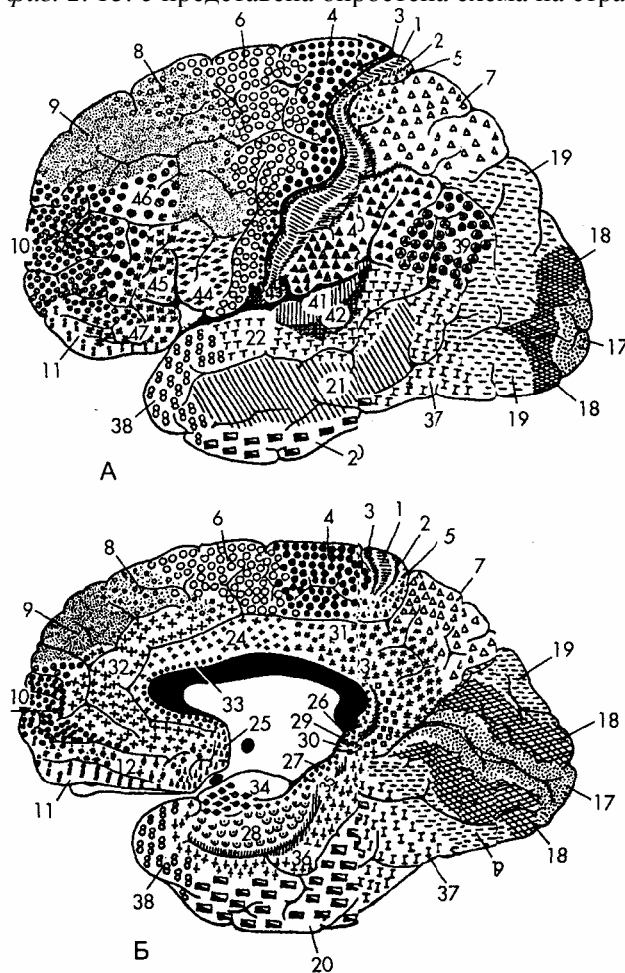
6. Мозъчните хемисфери обработват информацията последователно и паралелно. Последователната обработка е предимно в границите на първичните и вторичните полета на дадена сетивност, а паралелната е в асоциативните полета, където се съчетава едновременно информация от различни сетивни системи. В тях цитоархитектониката се характеризира с по-подчертано развитие на първите три слоя, където невроните осъществяват кортикокортикални връзки. Последователната преработка на информация се състои в това, че отговорите на невроните на всяко следващо равнище на обработка стават все по-сложни, като напр.

пространствена ориентация на стимулите, посока на движение и др., като протичащата едновременно с това паралелна обработка се извършва в по-големи по размер рецептивни полета в асоциативните области.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ НА ФУНКЦИИТЕ В МОЗЪЧНАТА КОРА - ДВИГАТЕЛНИ И СЕТИВНИ ЗОНИ

Локализацията на функциите в мозъчната кора следва да се разглежда твърде условно поради широките връзки между отделните корови зони и

разностранния пренос на процесите на активация. Корови центрове в истинския смисъл на думата няма, поради това че всяка област представлява част от общата взаимосвързаност. Въпреки това едно представяне на локализацията на сетивните и моторни зони допринася за изучаването на този проблем. На *фиг. 2. 12.* е представена схемата за локализация на коровите полета, построена на базата на цитоархитектониката на отделните части на мозъчната кора, позната като карта на мозъчните полета по Бродман (Brodmann). По тази класификация коровите полета са 47, но в следващото изложение тази карта ще бъде ползвана в много редуциран вид. На *фиг. 2. 13.* е представена опростена схема на страничната повърхност.

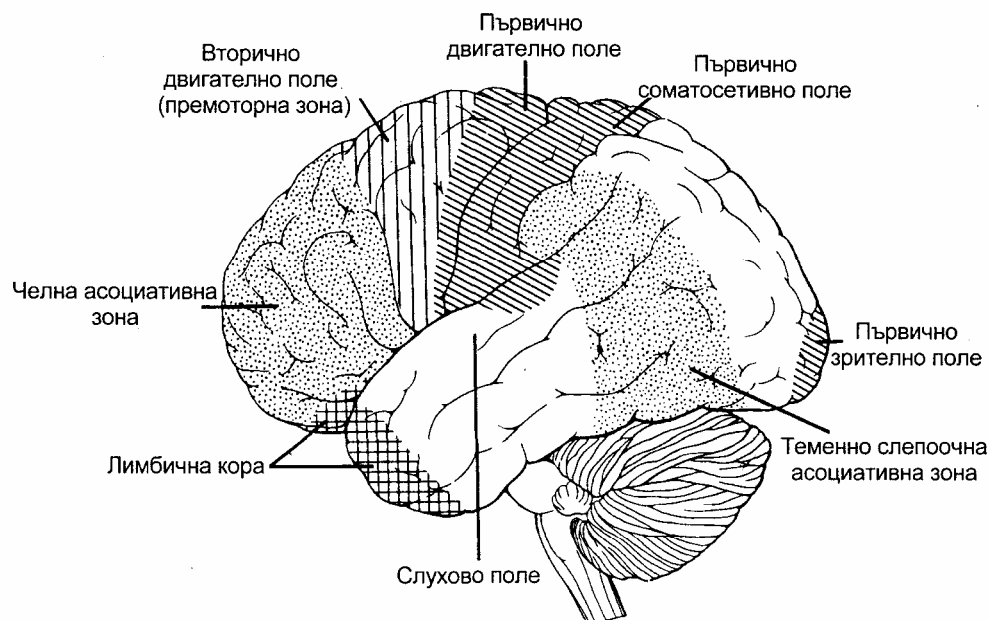


Фиг. 2. 12. Схема за локализация на коровите полета, построена на базата на цитоархитектониката на отделните части на мозъчната кора, позната като карта на 47 мозъчни полета по Бродман (Brodmann).

А - странична повърхност; Б - срединна повърхност.

Фиг. 2. 13. Опростена схема на коровите представителства на функционален принцип, (странична повърхност на мозъчните хемисфери).

Двигателни полета. В челния дял, в предната централна извивка (поле 4) е първичното двигателно поле. Освен върху страничната то се разполага още и върху срединната повърхност. В него се намират големите пирамидни клетки, от които започват низходящите двигателни пътища. Тази част от кората е организирана соматотопично, както това е представено на *фиг. 2. 14.* Коровите представителства на тези части на тялото, които извършват фини и висококоординирани движения са големи (ръката, лицевата и говорната мускулатура). Електрическо дразнене на отделни точки предизвиква съкращение на мускули от противоположната част на тялото по схемата, показана във фигурата. Тези съкращения са изолирани за отделни мускули и нямат нищо общо с двигателните умения, колкото и елементарни да са те, като например хващане, ритане, отвеждане на крайник в страни и др. Двигателната зона на специално тренирани опитни животни (маймуни) се преструктурира в зависимост от характера на тренировката. Така например, ако маймуната е приучена да получава храна след определена манипулация с един от крайниците си, и това е практикувано продължително време, коровото представителство на този крайник се разширява.

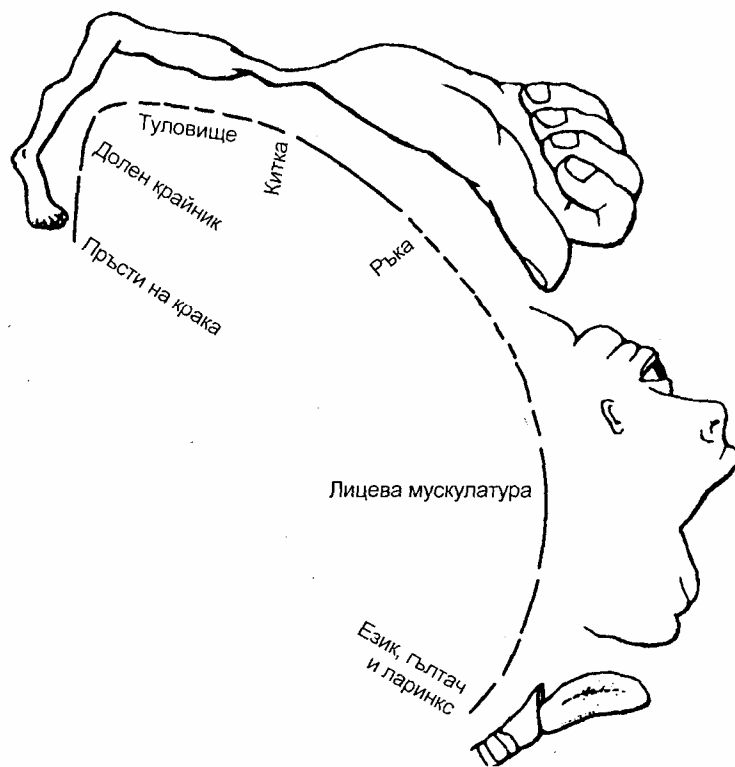


Фиг. 2. 14. Соматотопична организация на първичната двигателна зона на мозъчната кора. Коровите представителства на тези части на тялото, които извършват фини и висококоординирани движения са големи (ръката, лицевата и говорната мускулатура).

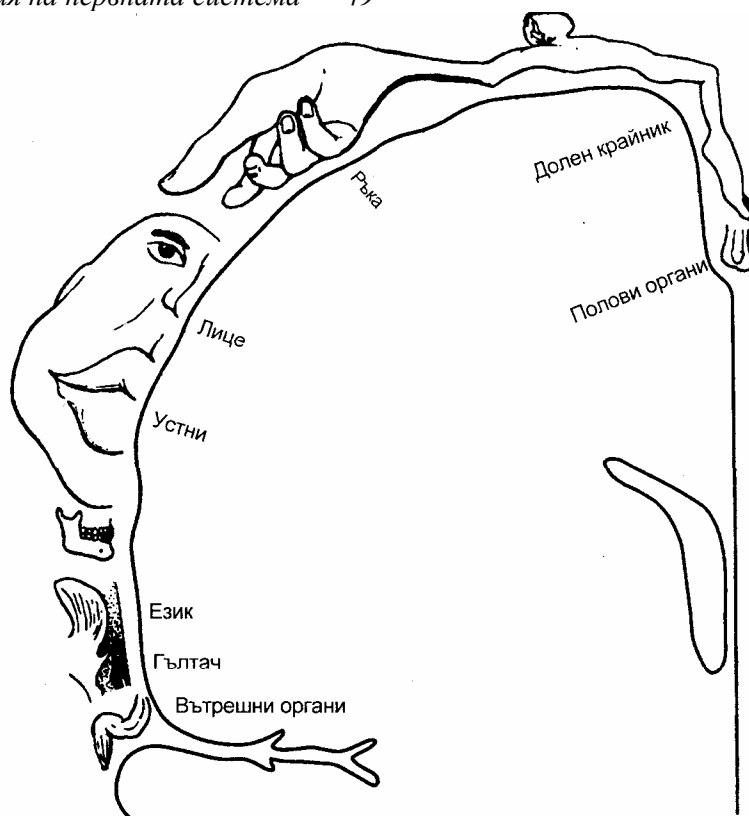
Двигателната зона на кората има множество връзки със соматосетивната зона, с базалните ганглии, с таламуса и с всички други структури, участващи в регулацията на движенията (вж. гл. 5).

При увреждане на двигателната зона настъпват контралатерални парализи на лицевата мускулатура и на мускулите на крайниците. С течение на времето те отзвучават в една или друга степен, но възстановяване на фините движения не настъпва.

Непосредствено пред първичното двигателно поле, се намира вторично двигателно поле, наречено още премоторна зона. То също се разполага освен върху страничната, още и върху срединната повърхност на мозъчната кора. В него броят на големите пирамидни клетки е по-малък. До него достигат аферентни пътища от сетивните асоциативни полета и от таламуса. От него излизат еферентни пътища към първичната двигателна зона, базалните ганглии, таламуса и мозъчния ствол. Това поле има също топична организация, така че в него се разполага втори "двигателен хомункулус".



Организация на нервната система 49



Фиг. 2. 15. Соматотопична организация на първичната соматосетивна зона на мозъчната кора. Короните представителства на тези части на тялото, които извършват фин и висококоординиран анализ на кожните усещания са големи (ръката, лицевата и говорната мускулатура).

В долната част на челния дял пред вторичното двигателно поле се намира говорната двигателна зона, позната като зона на Брока (полета 44 и 45). Тя управлява движенията на говорния апарат.

Напред от премоторната зона (поле 8) е двигателната зона за очните мускули. От нея се контролират волевите очни движения.

Корови представителства на соматосетивната система. Непосредствено зад централната бразда се намира първичната соматосетивна зона (поле). Цитоархитектонично тя се отличава със силно развит четвърти слой от звездовидни клетки, до които достигат сетивни пътища от таламуса с информация от кожните рецептори за допир, от рецепторите в ставите и мускулите. Коровата соматосетивна зона е също топично организирана, подобно на моторната (фиг. 2. 15). Невроните в по-голямата част от тази зона са организирани във вертикални колонки и всяка от тях отговаря на отделна модалност

(мономодално представителство). При увреждане настъпва отпадане на част от кожната сетивност в противоположната страна на тялото и дефицити в перцепцията за положение и движение на части от тялото. Тя участва в планирането на сложни движения и изпраща еферентни импулси към моторните зони. В част от тези корови полета има мултимодални неврони, до които достигат аферентни пътища от двете половини на тялото. При лезии в тези участъци се явяват дефицити при различаване на форма и текстура и се нарушават възможностите за обучение чрез тактилни стимули (Брайловото писмо за слепи). Зад соматосетивната зона се намира теменната асоциативна кора (вж. по-долу).

Корово представителство на зрителната система. Първичната зрителна кора се намира в тилния дял (поле 17) както по страничната, така и по срединната повърхност. До нея достигат аферентни пътища от централната част на ретината. Всяка хемисфера получава образите от половината зрително поле за всяко око. До лявото корово представителство и достигат образите от десните половини на зрителните полета на двете очи, и обратно, левите зрителни полета изпращат образите към дясната хемисфера.

Вторична и третична зрителна кора се намират пред поле 17, в полетата 18 и 19 (вж. фиг. 2. 12). При електрическа стимулация на първичното поле се виждат само проблясъци от светлина, докато при същото въздействие върху 18 и 19-то поле се виждат по-сложни образи. Аксони, излизащи от 18-то зрително поле, достигат до челното поле за движения на очните мускули, а поле 19 е част от асоциативни зони, които имат значение за реализиране на четенето.

Увреждане на първичната кора предизвиква централна слепота и загуба на защитното мигане при осветяване на окото, а лезии на вторичната и третичната зона - до невъзможност за разпознаване на образи на предмети и лица.

Корово представителство на слуховата система. Разположено е в горната слепоочна гънка (полета 41 и 42 на фиг. 2. 12). Всяка хемисфера получава двустранна слухова информация, така че при едностранна лезия на коровите зони не настъпва глухота.

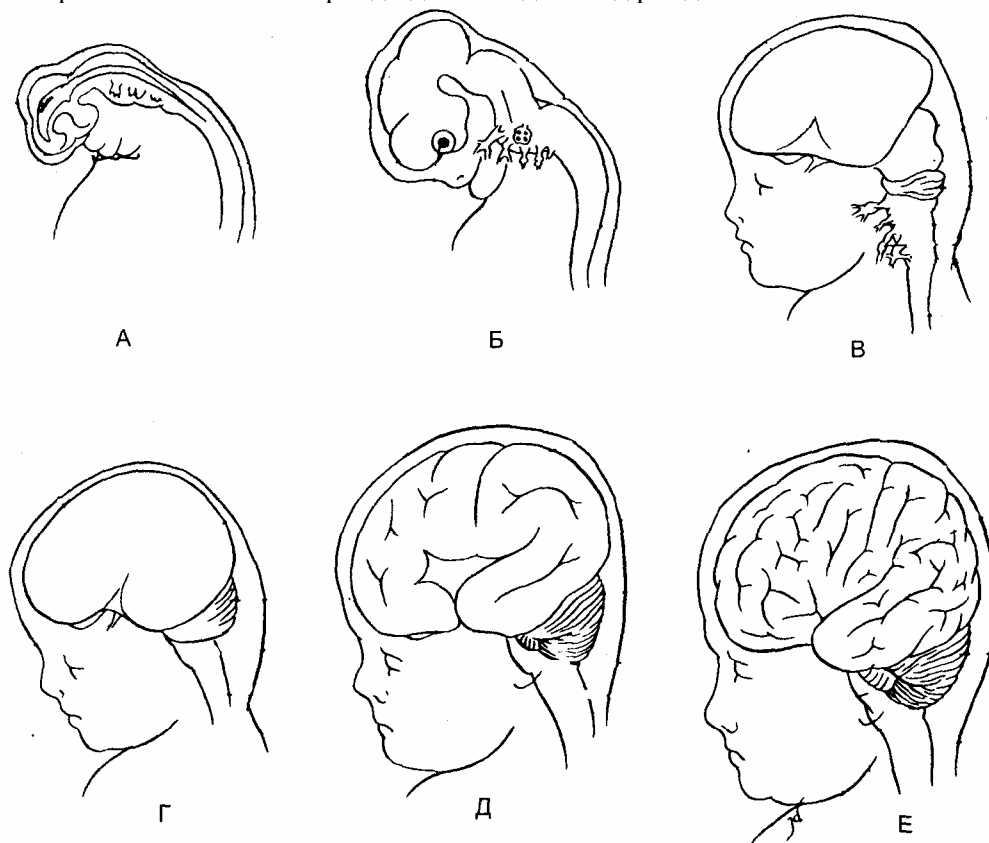
Корово представителство на други сетивни системи. Вкусовата зона е разположена в долния край на задната централна извивка близо до соматосетивната зона на езика. Коровото представителство на вестибуларната система е в слепоочния дял в близост до слуховите зони и отчасти в долната част на теменния дял. Обонятелната сетивна система има корово представителство върху срединната мозъчна повърхност, която е част от лимбичната система (вж. гл. 7).

РАЗВИТИЕ НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Оплодената яйцеклетка започва бързо да се дели и се образува клетъчно струпване (вж. фиг. 13.). Още през третата седмица започва оформянето на трите зародишни слоя, от които започва диференцирането на клетките и развитието на органите. Развитието на нервната система през зародишното (ембрионалното) развитие започва със задебеляване на тръбната част от външния зародишен слой (ектодермата) и образуване на нервната плочка. Тя се вгъва и около 22-ия ден образува нервна тръба (фиг. 2. 16). Кухината на нервната тръба остава да съществува като мозъчни стомахчета. Клетки от нервната тръба мигрират в периферията извън нея и дават началото на структурите на периферната нервна система, ганглиите на ВНС и сърцевината на надбъбречната жлеза. Предният край на нервната тръба се разширява във вид на три мозъчни мехурчета, които се нагъват и усложнявайки строежа на стената си, се превръщат в части на главния мозък. През шестата седмица от развитието мехурчетата са вече пет. Нарастването на първото мехурче е най-интензивно - това са бъдещите хемисфери. От останалата част на нервната тръба се образува гръбначния мозък. В периода на зародишното и фетално (от десетата седмица развиващият се организъм се нарича плод, или фетус) развитие зародишните нервни клетки (невробласти) усилено се делят и изграждат структурите на нервната система. В момента на раждането нервните клетки вече са високо диференцирани и специализирани и са загубили способността си да се делят. *Човек изживява целия си живот с този брой неврони, с който се е родил.* Дългите израстъци на невроните - аксоните продължават да нарастват и да образуват контакти (синапси) и след раждането на индивида. Тази запазена способност на аксоните осигурява пластичността на нервната система (вж. гл. 10).

Зачатъците на сетивните органи възникват твърде рано. Така например от образуваните две очни мехурчета, още през четвъртата седмица се оформя ретината на окото (фиг. 2. 16 Б). Приблизително в този период се появява и вгъването, от което се развива вътрешното ухо.

Аксоналното нарастване е специално регулиран процес. Нарастването на аксоните през феталното развитие образува пътищата в нервната система - сетивните и двигателни пътища, както и междухемисферните и транскор-тикални връзки. Нарастването на аксоните започва от растежни конуси, които се образуват от издължаване клетъчната мембрана на неврона. По всичко изглежда, че тези растежни конуси намират пътя на своето нарастване, като следват привличането към химични вещества отделяни от клетките, с които даденият неврон ще образува синапс. Следователно съществува своеобразен хемотропизъм, който се създава от хуморални фактори, които привличат растящите конуси. Засега от тези фактори най-добре е проучен **нервно-растежният фактор**. Той се произвежда от всички тъкани, които предстоят да получат синапси с нервни окончания, т.е. предстои да бъдат инервирани. Веднъж образуван синапс, следва едно активиране на прицелната (постсинапсната) клетка за допълнително производство на привличащи фактори и ново нарастване на растежни конуси в същата посока. На *фиг. 2. 17* са показани в относителни стойности промените които настъпват в зрителната кора на котета в течение на един сравнително кратък постнатален период - до 40-ия ден след раждането.



Фиг. 2. 16. Развитие на нервната система.

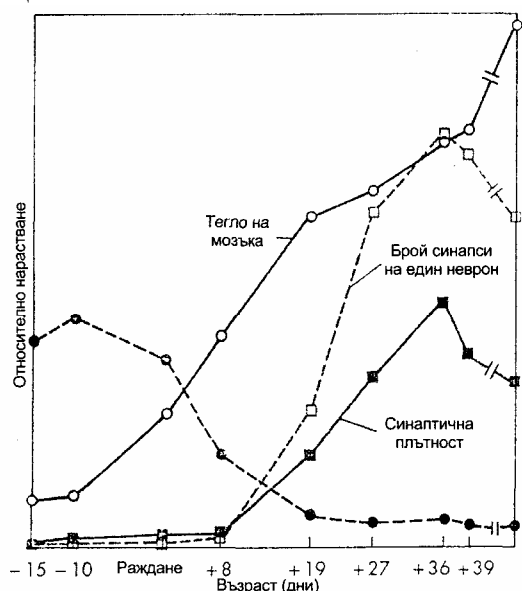
А - 4-та седмица; Б - 6-та седмица; В - 11-та седмица;
Г, Д и Е - развитие до раждане.

Сетивната стимулация на нервната система има мощен ефект върху развитието ѝ. Основната схема за развитието на нервната система и образуването на нервните пътища е без съмнение генетично зададена. Независимо от това обаче начинът на функциониране на нервната система под влияние на фактори на средата оказват значително въздействие върху развитието ѝ. Известни са опити с едностранна зрителна депривация на новородени котета, при които не се развива зрителния път до зрителните центрове за съответното око (*фиг. 2. 18*). Веднага след раждането, в периода на усиленото развитие на нервната система, необходимостта от зрителна стимулация е с критично значение. Лишеното от светлинни стимули око в периода след раждането, остава трайно без зрение.

При човека коровото представителство на общата сетивност от кожните рецептори не е фиксирано, а може динамично да се изменя в резултат на личен опит. Функционалните връзки могат да се разширяват, или обратно - да се ограничават. При слепи индивиди сетивните полета на кожната сетивност се разширяват.

В периода на развитието на нервната система се оформя уникалната неповторимост на всяка личност. Личният сетивен и моторен опит на всеки индивид създава определени модели на нервни връзки и взаимодействия. Поради това, че създаването на нови, и съхраняването на стари синаптични връзки стои в основата на обучителния процес, всички фактори (хормонални влияния, стрес, достатъчно снабдяване на

нервната система с $C>2$ и хранителни източници, наличие на невротоксини, алкохол, или други вредни вещества-



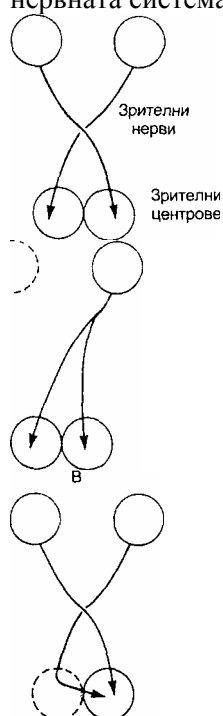
Фиг. 2. 17. Развитие на зрителната кора у котета.

На абсцисата е възрастта в дни. На ординатата относителното нарастване на броя на невроните, теглото на мозъка, броят синапси на един неврон и общата синаптична плътност. Броят на невроните след раждането намалява, но силно нараства теглото на мозъка и синаптичната плътност.

ва и пр.), които променят невроналната активност, повлияват в една или друга степен образуването на синаптични връзки и развитието на нервната система.

А Формирането на синаптичните връзки може да се раздели на три периода:

- Генетично определен;
- По време на критичните периоди след раждането;
- Продължаващ през целия жизнен път. Ясно е, че факторите на средата и сетивната стимулация са от съществено значение през втория и третия от споменатите три периода. През тях факторите на средата до голяма степен определят до колко ще се изявят генетично заложените програми на развитие на нервната система.



Фиг. 2. 18. Схема в резултат на експериментални изследвания у плъхове.

А - нормално развитие на зрительните пътища; Б - развитие на зрительните пътища при едностранно лишаване от зрение. Лишеното от светлинни стимули око в периода след раждането, остава трайно без зрение; В - развитие на зрительните пътища при едностранно отстраняване на зрителен подкорков център. Зрителните нерви от двете очи се насочват към запазен зрителен център.

МЕТОДИ ЗА ИЗСЛЕДВАНЕ СТРУКТУРАТА И ФУНКЦИЯТА НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Морфологични методи за изучаване на нервната система

В класическата невроанатомия са били използвани импрегнационни методи, с които оцветените неврони са били изучавани на хистологични препарати. Така е описана цитоархитектониката на отделните части на

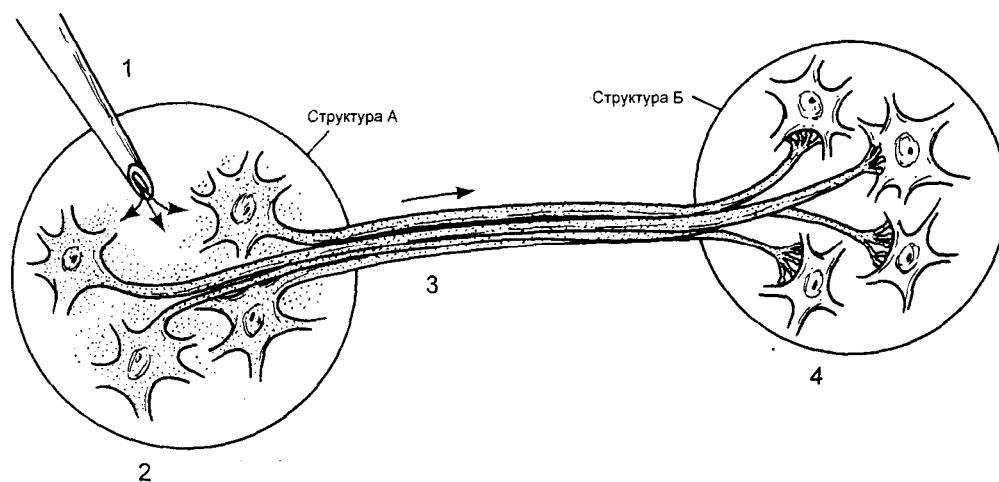
нервната система. Много по-продуктивни са обаче, съвременните морфологични методи основаващи се на динамични неврохимични процеси, с които може да се маркира мозъчна активност. Такъв е метода на *авторадиографията* за локализация на химично вещество в мозъка, което е радиоактивно белязано.

Трасиране на нервни пътища. Милиардите неврони в ЦНС са организирани в много структури като натрупвания, наречени ядра. Намиране на връзките между отделните структури на нервната система е централен проблем в невроморфологията и невробиологията. За тази цел се използва метода на *авторадиографията* (буквален превод "записване със собствената ради-активност") с въвеждане на радиоактивно белязани аминокиселини (*фиг. 2.19*). Аминокиселините са необходими за структурното изграждане на клетките и за синтеза на редица медиатори и неuropeптиди. Те навлизат в невроните от извънклетъчната течност, включват се в синтезираните в тях белтъчни молекули и със специални транспортни механизми се придвижват по аксоните до техните крайни окончания. По този начин въведените белязани аминокиселини, чрез чувствителните методи за локализиране на радиоактивни вещества, могат да бъдат открити след 1 до 2 дни в структура в други области, с която са установени синаптични връзки. Този метод разкрива структурните и функционалните връзки между отделни части в мозъка.

Фиг. 2. 19. Метода на авторадиография за трасиране на пътища в нервната система.

1 - въвеждане на радиоактивно белязани аминокиселини; 2 - белязаните аминокиселини навлизат в невроните и се включват в синтезираните белтъчни молекули; 3 - радиоактивно белязаните белтъчни молекули се придвижват от структура А към структура Б; 4 - синаптични връзки, в които се появяват белязаните молекули.

Изучаване на функционална активност. Авторадиографията се използва и за изучаване активността на невронни области при определени стимулационни въздействия. При всяко повишаване на невроналната активност, се усилва и обмяната на веществата в съответната мозъчна област. Невроните



използват глюкозата като източник на енергия и поемането ѝ от нервните клетки се увеличава при повишена активност. Съединението 2-дезоксиглюкоза навлиза в невроните по същия начин както обикновената глюкоза, без обаче да се подлага на разграждане в клетките. Въвеждането на радиоактивно белязана 2-дезоксиглюкоза дава възможност след авторадиография да се определят мозъчните области с най-голяма невронална активност след определено въздействие.

Имуноцитохимия на мозъчните структури. Този метод се използва за установяване на мозъчни структури, в които медиаторна роля имат определени неuropeптиди. При имуноцитохимията се въвеждат радиоактивно белязани моноклонални антитела. Те се свързват специфично с дадени белтъчни вещества, които в случая са медиатори с белтъчна структура, наречени неuropeптиди (вж. гл. 3) и могат допълнително да се визуализират авторадиографично. С тези методи на хистологични препарати беше установено разпространението в мозъка на различните пептидергични системи (групи неврони, които имат общ неuropeптиден медиатор), които имат отношение към когнитивни процеси, или поведение.

Електроенцефалограма

Електроенцефалограмата (ЕЕГ) е запис на сумарната биоелектрична активност на мозъка. Тя се отвежда от повърхността на черепа (*фиг. 2. 20*). Характеризира се с ритмично повтарящи се вълни, наречени *ритми*. Те се различават помежду си главно по честотата и амплитудата, но зависят и от мястото, в което възникват.

ЕЕГ отразява сумарната невронална активност на коравите неврони и невроните от таламуса. За участието на последните в създаване на ритмичната корова активност има редица експериментални доказателства от изследвания на опитни животни. Коровите неврони генерират при своята дейност два вида потенциали - потенциали на действие и постсинаптични потенциали. Понастоящем преобладава становището, че ЕЕГ е резултат от сумирането предимно на бавните, възбудни и задръжки постсинаптични потенциали на коровите неврони. Мозъчните биопотенциали се разделят на *спонтанна активност* и *предизвикана активност*. Регистрирането на спонтанната активност по време на сън дава характеристиката

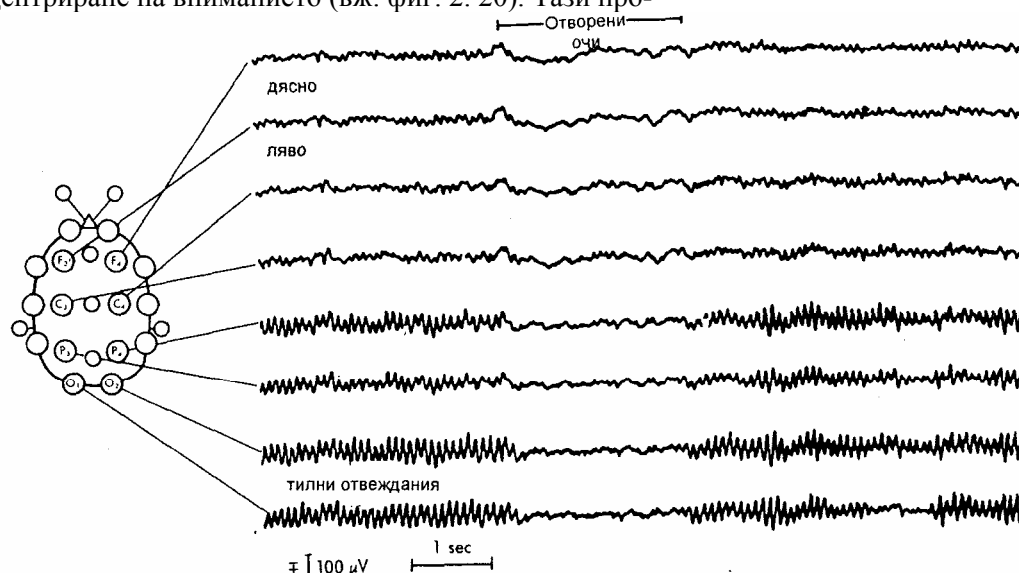
на отделните фази на съня. При състояние на будност тя има диагностична стойност при заболяването епилепсия, при мозъчни тумори, при травмена болест на мозъка и

ДР-

Спонтанна биоелектрична активност. Нормалната ЕЕГ се състои от ритмично повтарящи се колебания. В зависимост от честотата на колебанията за една секунда се различават няколко основни ритъма (вж. фиг. 2. 20). Те се следните:

- **Алфа-ритъм** - с честота от 8 до 13 колебания в секунда (8-13 Hz). Алфа-ритъмът е с голяма амплитуда (около 50 μV) и е най-добре изразен в отвежданията от тилната област, при регистрация, когато пациентът е със затворени очи. Често пъти регистрацията показва вретенообразно увеличаване и намаляване на амплитудата.
- **Бета-ритъм** - с честота над 13 Hz (обикновено около 30 Hz) и ниска амплитуда. Челно регистриран бета-ритъм се блокира при извършване на движения.
- **Тета-ритъм** - поредица от големи, регулярни вълни с честота от 4 до 8 Hz. Срещат се нормално в детска възраст, а при възрастните в някои от фазите на съня. Появата им е свързана с патологични процеси в мозъка.
- **Делта-ритъм** - под 4 колебания в секунда (< 4 Hz). Срещат се нормално в детска възраст, а при възрастните във фазите на дълбок сън.

При израснали индивиди в будно състояние ЕЕГ се състои от алфа- и бета-ритъм. Преминаването от алфа-ритъм към бета-ритъм носи наименования *десинхронизация* или *алфа-блок* и се наблюдава в будно състояние при отваряне на очите, външен сетивен стимул, или при изпълнение на някаква умствена задача с концентриране на вниманието (вж. фиг. 2. 20). Тази про-



Фиг. 2. 20. Регистриране на електроенцефалограма с повърхностно разположени електроди.

Най-добре изразен α -ритъм има в тилните отвеждания. При отваряне на очите настъпва десинхронизация с поява на β -ритъм.

мяна в ЕЕГ отразява реакция на активация. При затваряне на очите алфа-ритъмът веднага се възстановява, дори с по-голяма амплитуда, което ясно показва значението на зрителното възприятие за настъпване на десинхронизацията. В зависимост от силата и характера на външния стимул потискането на алфа-ритъма е различно изразено. При повтаряне на стимула десинхронизацията, която при първото дразнене е обикновено генерализирана във всички отвеждания и е израз на ориентировъчна реакция, намалява по времетраене или даже изчезва. Това не се наблюдава единствено при светлинните стимули, които предизвикват десинхронизация и при многократно повтаряне.

Компютърен анализ на ЕЕГ. С приложение на математически методи за обработка на сигнали, се изработват топографски карти, които показват локализацията върху мозъчната кора на ЕЕГ сигнали с дадена характеристика. Този начин на обработка на ЕЕГ намира приложение в психофизиологията.

Електроенцефалографският метод е много полезен за клиничната практика при диагностиката на заболявания като епилепсия, мозъчни тумори, възпалителни и съдови процеси в мозъка. ЕЕГ се прилага за изследвания при отравяния и за всички проучвания на фазите и формите на съня.

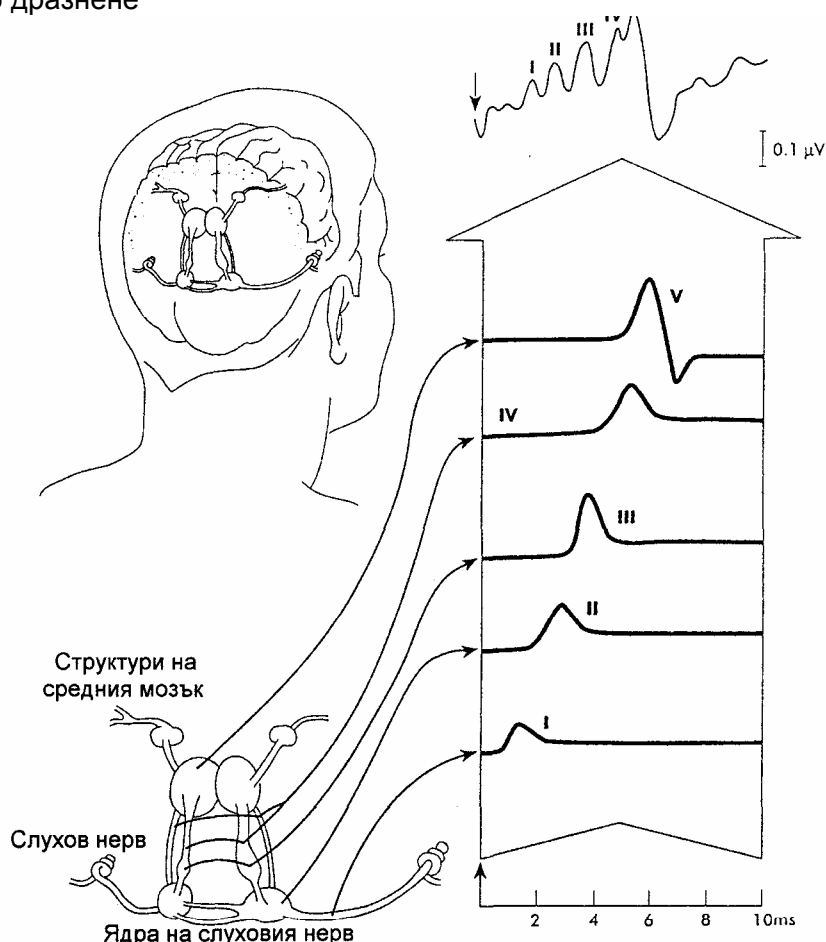
Евокираните потенциали са предизвикана активност и представляват определен отговор в коровата биоелектрична активност на сетивни стимули. Те имат най-голяма амплитуда в отвеждания на електроди, разположени близо до коровото представителство за съответната модалност. Тяхното регистриране дава възможност чрез неинвазивен метод да се изследват закономерности в коровата преработка на сетивни

стимули. Така например при слухов стимул с продължителност 50 ms се появява една значителна вълна на 100-та секунда от подаването на стимула. Поради това, че структурите които лежат между електродите и мозъчната кора (мозъчни обвивки, череп, кожа), значително отслабват електричните сигнали, евокираните потенциали се открояват при последователно сумиране на 16 до 32 ЕЕГ записа след дразненето. Това се осъществява понастоящем със съответно програмно осигуряване на записите и компютърна обработка на сигналите. На *фиг. 2. 21* са показани компонентите на евокираните потенциали при слухово дразнене и структурите, в които те се генерират. Най-важни са вълните I, III и V, защото произлизат съответно от потенциали в слуховия нерв, ядрата на слуховия нерв и структури на средния мозък. Намаляване на амплитудата на някои от тези вълни, или увеличаване на тяхната латентност се установяват при слухови увреждания още в ранна възраст. По този начин се установява, че някои деца с аутизъм (затвореност и отказ от комуникация) имат скрити слухови смущения.

Регистрирането на евокираните потенциали има клинично приложение за установяване целостта на сетивните пътища и скоростта, с която се предават нервните импулси. Миелиновата обвивка на нервните влакна нормално осигурява изолираното и бързо предаване на импулсите (вж. гл. 2). При заболявания с демиелинизация на нервните влакна, каквато е например множествената склероза, изследването на евокираните потенциали особено за сома-тосетивни стимули (кожна сетивност) има диагностично значение. При повече от 80% от тези пациенти се установяват отклонения от нормалните ево-кирани потенциали.

V

Звуково дразнене



Фиг. 2. 21. Произход на отделните елементи при евокиран потенциал от слухово дразнене.

Горе - сумирана ЕЕГ (сумирането е направено от няколкостотин стимула, защото протенциалите са от структури в дълбочина и следователно са много слаби). I - слухов нерв; II и III - ядра на слуховия нерв; IV - част от слуховия път; V - структури на средния мозък (долните възвишения на четирихълмието).

Събитийно свързаните потенциали са също предизвикана активност и дават представа за времевите и пространствените характеристики на процесите за преработка на информацията и евентуалните отговори. Те се появяват в отговор на поставена когнитивна задача като например идентификация на стимул и определен двигателен или друг отговор на този стимул, откриване на подобие, на грешка и др. За някои когнитивни процеси като класификация на стимули или преценка на вероятност, тези потенциали също могат да дадат

информация за тяхното протичане.

Те се характеризират със своята амплитуда, латентен период, след който се появяват, локализация в черепните отвеждания. Латентният им период е обикновено не по-кратък от около 800 ms. За разлика от началния пункт на приложения стимул, от който започва сумирането при евокираните потенциали, при събитийно-свързаните отговори сумацията започва от началото на отговора, защото латентното време за неговото появяване варира в зависимост от включването на едни или други звена в обработката на информацията. Ако отговорът е двигателен, начален пункт за извличане на събитийно свързаните с движението потенциали е началото на самото движение. Дългият им латентен период отразява въвличането на различни процеси като внимание, вземане на решения и други сложни психични процеси.

МЕТОДИ ЗА ВИЗУАЛИЗИРАНЕ НА МОЗЪЧНИТЕ СТРУКТУРИ И ФУНКЦИИ

Съвременните методи за визуализиране на мозъчните функции обединяват няколко мощни технологии. С помощта на компютърни програми се реализират рентгенови и други образи на мозъчни структури на определени нива.

Компютърна томография (КТ). Изследваното лице се поставя в камера, в която източник на рентгенови лъчи се движи циркулярно около мозъка. Поглъщането на рентгеновите лъчи е пропорционално на плътността на тъканите. Детектори за погълнатите лъчи дават образа на мозъчните структури. С помощта на компютър се реконструират образите на мозъчните структури на различна дълбочина. С КТ се откриват структурни дефекти като увеличени вентрикули или атрофия на кората, визуализират се промени при мозъчни тумори и мозъчни кръвоизливи, при Алцхаймерова болест, шизофрениция, дислексия и др.

Ядрено-магнитен резонанс (ЯМР). Образът на мозъчните структури получава без рентгеново облъчване на изследваното лице. Последното поставя в електромагнитно поле, което действа на атомите на водорода, изграждащи водната молекула (H₂O). Образите са с голяма разделителна способност, така че с ЯМР могат да се диагностицират освен споменатите

Организация на нервната система 61

горе при КТ болестни състояния, още и състояния на ограничена мозъчна исхемия (недостатъчно кръвоснабдяване), наличие на кръвосъсирек, демиелинизиращи процеси и др. Разработени са и нови, още по-усъвършенствани системи, като функционалния ЯМР, при който може да се определи консумацията в различните части на мозъка.

Позитрон емисионна томография (ПЕТ). Регистрира се емисията от позитрони - атомни частички, които се отделят от радиоактивни изотопи. Голямото предимство на този метод е, че се получават образи, отразяващи функционалната активност на отделни части на мозъка. Известно е, че при повишена функционална активност на дадена мозъчна област, локално в нея се увеличава кръвотока и метаболитната й активност.

За определяне на кръвотока се използва инхалирането на газова смес, в която има радиоактивен ксенон (¹³³Xe). Мозъкът се следи с множество (обикновено 254) околочерепни детектори, които при последващата компютърна обработка дават цветен образ на мозъка с нюанси от лилаво (най-слабо кръвоснабдяване) до яркочервено (най-силно кръвоснабдяване). За няколко секунди могат да се регистрират динамично образи, в които активността се измества от първичното зрително поле при подаване на зрителен стимул, към коровите полета, свързани със езиковите функции, при изискване зрителният образ да бъде назован.

За определяне на метаболитната активност в кръвообращението се въвеждат радиоактивни изотопи и с помощта на детектори се изследва емисията на позитрони. Най-често като индикатор се използва радиоактивно белязана дезокси-глюкоза. Мозъчните клетки използват за източник на енергия глюкозата, така че при повишена невронална активност се поема съответно по-голямо количество от индикатора. Получават се образи като "мозъчни карти" на вниманието, вземане на решение за движение, отговор на определен сетивен стимул.

За изследване на медиаторните системи се използват вещества с емисия на позитрони, които се свързват с някои медиатори, или с медиаторни рецептори. По този начин например се визуализират допаминергичните системи в мозъка, за които е известно, че са променени при някои психични заболявания. Счита се, че след 2000-та година ПЕТ може би ще бъде рутинно изследване в неврологичната и психиатричната практика, подобно на широко използваната рентгенова диагностика.

Кракча напред в обработката на образите от ПЕТ е получаването на т.нар. "образи на различието". Те се получават като от два последователни образа се извлече разликата в позитронната емисия. Така по един обективен начин се намира динамиката в невронните процеси.

Образната мозъчна диагностика е използвана много успешно за изучаване на редица когнитивни и невропсихологични процеси. Така например при

изучаване на механизмите на паметта е било установено, че при възпроизвеждане на епизоди от личния живот се активират в по-висока степен челните дялове, а при възпроизвеждане на общи знания в смислов вид (семантичен опит) - задните дялове. Така е установено, че таламусът и мозъчният ствол започват да функционират на 5-та седмица след раждането, кората и малкият мозък - на 5-ия месец, а челните дялове на 7-ия месец. В понататъшното изложение множество невробиологични достижения ще бъдат подкрепяни с

данни от образната мозъчна диагностика. Понастоящем тя все повече се усъвършенства, като се търсят начини за достигане на по-голяма разделителна способност по отношение на времевите и пространствените характеристики на процесите.

ПОНЯТИЕ ЗА ПАТОЛОГИЧНИ ПРОЦЕСИ В

НЕРВНАТА СИСТЕМА И ЗНАЧЕНИЕТО ИМ ЗА КОГНИТИВНИТЕ ПРОЦЕСИ И ПОВЕДЕНИЕТО

Дегенеративни разстройства на нервната система. Невроните в ЦНС не могат да се делят. Съдбата ни определя да живеем с този брой неврони, с който сме се родили. Шансът на живота ни е да запазим колкото се може по-дълго време този брой неврони и по възможност да забавим процесите на тяхното увреждане, наречено още *дегенерация*. Болестни или други процеси, които предизвикват невронна загуба, имат най-често необратим характер. Дегенеративните разстройства на нервната система увреждат когнитивните процеси и водят до упадък на личността.

Механизми на невронна смърт. Невронната смърт може да се дължи на *некроза* - при остро настъпило увреждане, или на *апоптоза* - програмирана клетъчна смърт. Апоптозата е бавен процес, който нормално протича във времето. Нервно-растежният фактор нормално предотвратява апоптозата.

Оксидативен стрес. Дължи се на продукция на високо реактивни частици, наречени свободни радикали. Свободните радикали увреждат нервните клетки. Предпазно антиоксидантно действие имат витамините С и Е. Нормално мозъкът използва като непосредствен източник на енергия съединения с високо енергийно съдържание, като напр. АТФ (аденозинтрифосфат). Те се образуват в митохондриите на мозъчната тъкан с участието на $C>2$. Непрекъснатата кислородна набавка за мозъка е абсолютно необходима за тяхната синтеза и за нормалното функциониране на нервните клетки. При недостатъчното снабдяване на мозъка с $С\dot{B}$, което носи наименованието *хи-поксия*, явленията на оксидативен стрес се усилват и това предизвиква увреждане на мозъчните клетки.

Исхемично увреждане на мозъка. Смушения в мозъчното кръвоснабдяване може да настъпи при запушване на кръвоносен съд, или при разкъсване на кръвоносен съд. И в двата случая известна част от мозъка престава да се кръвоснабдява. Увреждането на мозъчните клетки в резултат на влошено кръвоснабдяване носи наименованието исхемично. Тези промени имат обикновено остро начало и носят наименованието "мозъчен удар". Те са причина за голям процент от смъртността и за състояния на тежко инвалидизиране. Упадъкът на интелектуалните възможности след исхемично увреждане на мозъка носи наименованието **деменция**. Настъпват нарушения във висшите психични функции като агнозии, афазии и др. За увреждането на мозъчните клетки голямо значение има невротоксичният ефект на медиатора глутамат (вж. Видове медиатори), който се отделя в големи количества при исхемия. Състояние на исхемия може да се предизвика и при сърдечни или други тежки оперативни интервенции. Известно е, че при възрастни пациенти понякога такива дълготрайни оперативни интервенции, извършени под обща наркоза, довеждат до рязко влошаване на мозъчните функции и настъпване на деменция.

Алцхаймерова болест. Постепенната загуба на интелектуалните възможности при остаряване се приема за нормално явление и се свързва с постепенната загуба на част от невроните, главно вследствие атеросклеротични промени в мозъчните съдове и намалено кръвоснабдяване. Основните прояви на Алцхаймеровата болест също са упадък на интелектуалните и главно на паметовите възможности. Скоростта на развитието на болестните промени е много по-силно изразена и освен това болестта се съпътства с промени в афективната сфера и в поведението и с характерни патологоанатомични промени в мозъка. Наблюдават се натрупвания от амилоид под формата на плаки, има общо свиване на мозъка и особено голяма загуба на неврони в областта на хипокампа и в основата на челните дялове. При експерименти с животни е показано, че лезии в същите мозъчни области водят до тежки дефицити във възможностите за обучение. Най-силно са засегнати неврони, които отделят медиатора *ацетилхолин* (холинергични).

Паркинсонова болест. Тя се характеризира с тремор, повишен мускулен тонус и скованост на движенията - *акинезия*. Пациентите имат масковидно лице, походката им е със ситни крачки и треморът понякога е толкова силен, че те не могат да се самообслужват. Дегенеративните процеси са налице в много области, но най-подчертани са в областта на базалните ганглии. Най-тежко са засегнати невронните структури, в които медиатор е *допаминът*. Облекчаване на симптомите се постига с лечение заместващо дефицита на допамин. В ход са изследвания за лечение на паркинсоновата болест с имп-лантиране в мозъка на ембрионални клетки, които образуват допамин. Преходни паркинсоноподобни явления настъпват при лечение с антипсихотични средства като *хлорпромазин*.

Инфекциозни невродегенеративни болести от типа на куру, или болестта на лудата крава се характеризират с тежки мозъчни увреждания с поява на кухини в мозъчната тъкан подобно на структурата на гъба. Причиняват се при консумиране на заразено месо.

Обща физиология на възбудимите структури 65

ГЛАВА 3. ОБЩА ФИЗИОЛОГИЯ НА ВЪЗБУДИМИТЕ СТРУКТУРИ

ОБЩА ХАРАКТЕРИСТИКА НА ВЪЗБУДИМИТЕ СТРУКТУРИ

Възбудимите структури в човешкия организъм са нервните и мускулните клетки и рецепторите.

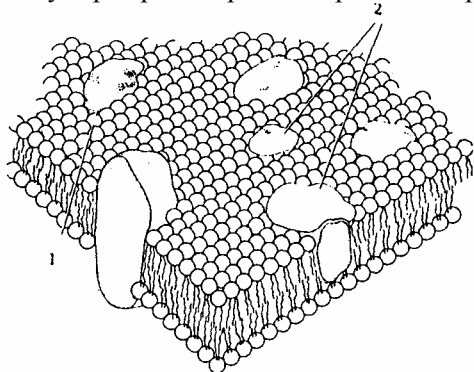
Свойството на тези сткруктури да отговарят с възбуден процес носи наименованието *възбудимост*. За разлика от свойството дразнимост, което е налице при всички живи клетки, възбуди-мостта е присъща само на високо диференцирани и специализирани клетки. Възбудимостта на нервните клетки е специализирана дразнимост. Възбуждането възниква под влияние на различни дразнители и представлява сложна реакция на цялата клетка, но най-съществените промени засягат микрост-руктурата и йонната пропускливост на клетъчната мембрана. Възбудимостта е свойство на клетъчната мембрана, но при процеса на възбуждане се активират вътреклетъчни ензимни системи и се променя обмяната на веществата вътре в клетката.

Електрични явления, съпътстващи възбуждането. За нервните клетки най-характерната проява на възбуждане е възникване на различни електрич-ни сигнали като промени в мембранный потенциал, наречени потенциали на действие. *Поредица от потенциали на действие носи наименованието нервен импулс*. Тяхното последващо разпространение до следваща нервна клетка, мускулна или жлезиста клетка стои в основата на нервната регулация в организма. В мускулните клетки възбуждането предизвиква промени в мембранный потенциал на клетъчната им мембрана, което непосредствено се свързва с процесите, водещи до съкращение на мускула. За рецепторите възбуждането се изразява отново в промени в мембранный потенциал, т. н. ре-цепторен потенциал, който предизвиква зараждането на нервни импулси в чувствителния нерв, с който рецепторът е свързан.

Структурни и функционални особености на клетъчната мембрана. Клетъчната мембрана разграничава вътрешноклетъчната от извънклетъчната течна среда. Клетъчната мембрана има двуслойна структура от фосфоли-пидни и холестеролови молекули, в която са вградени белтъчни молекули (*фиг. 3.1.*) Клетъчната мембрана е непропусклива за йони и водноразтвори-ми вещества като глюкоза, аминокиселини и др. Тя пропуска липидоразтво-рими вещества като O_2 , CO_2 , алкохол и др.

Главните функции на клетъчната мембрана се следните:

- Разграничава вътреклетъчната от извънклетъчната среда;
- Разграничава клетките в тъканните структури една от друга;
- Възприема и предава химична сигнализация от съседните или отдалечени клетки, т. е. осигурява възможността за хуморална регулация на клетъчните функции;
- Регулира транспортните процеси на различни вещества;



Фиг. 3. 1. Клетъчна мембрана.

- 1 - фосфолипидни и холестеролови молекули;
2 - белтъчни молекули.

Особена роля за функциите на клетъчната мембрана имат белтъчните молекули, които са вградени в нея. Ролята на белтъчните молекули се свеждат до следното:

- Те изграждат канали, през които чрез дифузия преминават различните йони, за които билипидният слой е непропусклив. Пропускливостта на клетъчната мембрана може да се променя чрез отваряне и затваряне (активиране и инактивиране) на тези йонни канали. Има няколко механизма на регулиране: някои от йонните канали се повлияват от стойността на мембранный потенциал и носят наименованието *потенциалзависими*, други променят пропускливостта си при свързване на част от белтъчната структура на каналчето с някаква регулаторна молекула (медиатор или хормон) и носят наименованието *химично-зависими* (*фиг. 3. 2.*);
- Те са мембранны рецептори, които специфично се свързват с определени молекули с регулаторно значение. Чрез тези рецептори клетките стават *прицелни* за действието на определени хормони;
- Те са преносители, чрез които се ускорява трансмембранный транспорт на определени вещества;
- Те са стуктури, които характеризират клетката в имунологично отношение. Това разпознаване дава начало на поредица от имунни реакции,

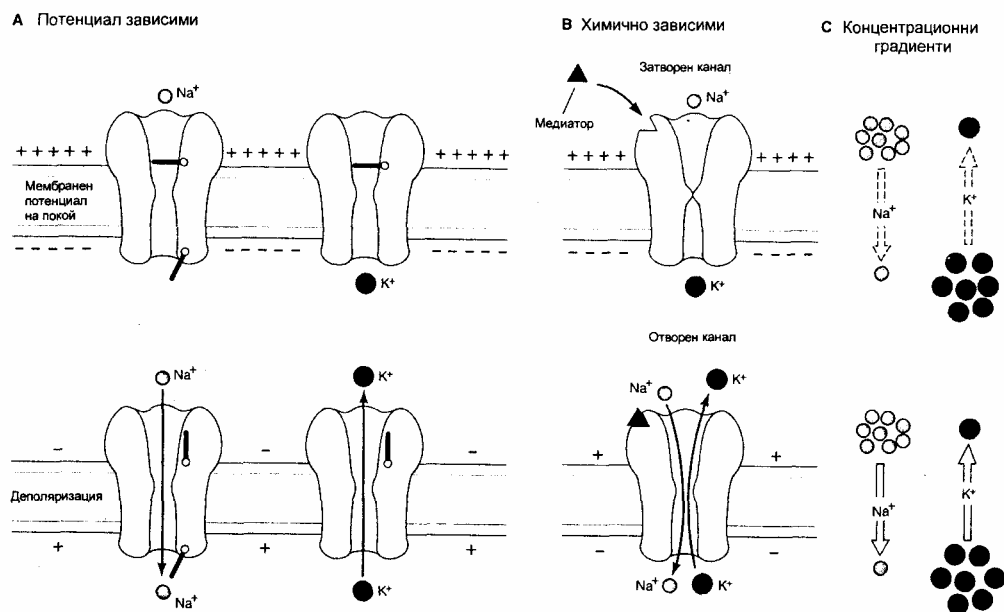
Обща физиология на възбудимите структури 67

които предпазват организма от болестотворни микроорганизми, или отхвърлят като чуждо тяло присадена тъкан или орган.

Таблица 3. 1. Йонен състав на извънклетъчна и вътреклетъчна течност

Концентрация mmol/l	Състав на извънклетъчна течност	Състав на вътреклетъчна течност
Na^+	144,0	5,0

K^+	4,4	150,0
сг	120,0	3,0
нсо;	28,0	10,0
Фосфати,	4,0	75,0
Белтъци,	5,0	40,0



Фиг. 3. 2. Йонни канали за Na^+ и K^+ в клетъчната мембрана.

А - канали, които се повлияват от стойността на мембрания потенциал и носят наименованието *потенциалзависими*; Б - канали, които променят пропускливостта си при свързване на част от белтъчната структура на каналчето с някаква регулаторна молекула (медиатор или хормон) и носят наименованието *химично-зависими*. На горния ред каналите са непропускливи, на долния са отворени и под действието на концентрационния градиент (схемата в дясно) настъпва движението на йоните.

Вижда се, че йоните имат асиметрично разпределение от двете страни на клетъчната мембрана. Концентрацията на K^+ е висока вътре в клетката, а на Na^+ и Cl^- - в извънклетъчната среда. В клетката е висока концентрацията на фосфатите и белтъците, които са продукти на клетъчната синтеза. Различията в състава на вътреклетъчната и извънклетъчната течност се дължат на:

1. Избирателна пропускливост на клетъчната мембрана. Клетъчната мембрана свободно се преминава от водните молекули, слабо пропусклива е за йони и е непропусклива за високомолекулни органични съединения с големи молекули, каквито са белтъците. Белтъците се синтезират в клетките и при обикновената слабо алкална стойност на рН са във вид на аниони (отрицателно заредени). Белтъчните молекули са с висока вътреклетъчна концентрация.
2. Наличие на активни механизми за транспорт през клетъчната мембрана. Активният транспорт натрупва потенциална енергия във вид на концентрационни градиенти. Тези градиенти имат голямо значение за електричните явления, които съпътстват процесите на възбуждане.

Транспорт през клетъчната мембрана. Транспортът на различните вещества през клетъчната мембрана, независимо от това дали се извършва през билипидния слой или през вградените в мембраната белтъчни молекули, се осъществява чрез следните два основни механизма: *дифузия* и *активен транспорт*. В първия случай не се изразходва енергия - транспортът е пасивен, а във втория случай има разход на енергия. Съществува и механизъм за транспорт на вещества с голяма молекулна маса, за които мембраната е непропусклива, чрез вгъване на мембраната. Когато чрез вгъване на мембраната се пренасят вещества навътре в клетката, се говори за *ендоцитоза*, а когато вещества обхванати от част от мембраната се изнасят навън от клетката се говори за *екзоцитоза*. Медиаторите в крайните нервни окончания се отделят чрез екзоцитоза.

Дифузията е пасивен транспорт, който се извършва по концентрационен градиент - от място с по-висока към място с по-ниска концентрация. Градиентът може да бъде: а) концентрационен по отношение на разтворените в разтвора частици, при което се пренасят молекулите на разтвореното вещество; б) концентрационен по отношение на молекулите на разтворителя, т. нар. осмотичен градиент, по силата на който водните молекули се пренасят от място с по-ниско към място с по-високо осмотично налягане; в) електро-химичен, при който се пренасят отрицателно заредени йони към положително поле и обратно. При

дифузията се стига до термодинамично равновесие.

Пасивният транспорт за липидоразтворимите вещества се извършва през фосфолипидната структура на клетъчната мембрана, а на веществата които

не са липидоразтворими - през йонни канали, или чрез белтъчни молекули преносители.

Активният транспорт се извършва с участието на мембранни белтъци, свързани с ензимни системи, които осигуряват необходимата енергия. Най-често енергия се освобождава при вътреклетъчно разграждане на аденозин-трифосфат (АТФ) - молекула, която при разграждането си освобождава голямо количество енергия. Чрез активен транспорт се пренасят вещества срещу концентрационен или електрохимичен градиент. Мембранните белтъци, които осъществяват активен транспорт, носят още наименованието помпи (натриево-калиева помпа, калциева помпа).

Натриево-калиевата помпа, която поддържа разликата между йонните концентрации на Na^+ и K^+ вътре в клетката и в извънклетъчната течност, представлява ензим, който разгражда АТФ. Затова носи наименованието аденозинтрифосфатаза ($\text{Na}^+ - \text{K}^+$ АТФ-аза). В електрично активните нервни клетки усиленото действие на тези йонни помпи изразходва около 2/3 от освободената в клетката енергия. За дейността на скелетните мускули е от голямо значение калциевата помпа (Ca^{2+} АТФ-аза), която поддържа по-ниската цитоплазмена концентрация на Ca^{2+} в състояние на покой на мускула.

БИОЕЛЕКТРИЧНИ ЯВЛЕНИЯ ВЪВ ВЪЗБУДИМИТЕ СТРУКТУРИ

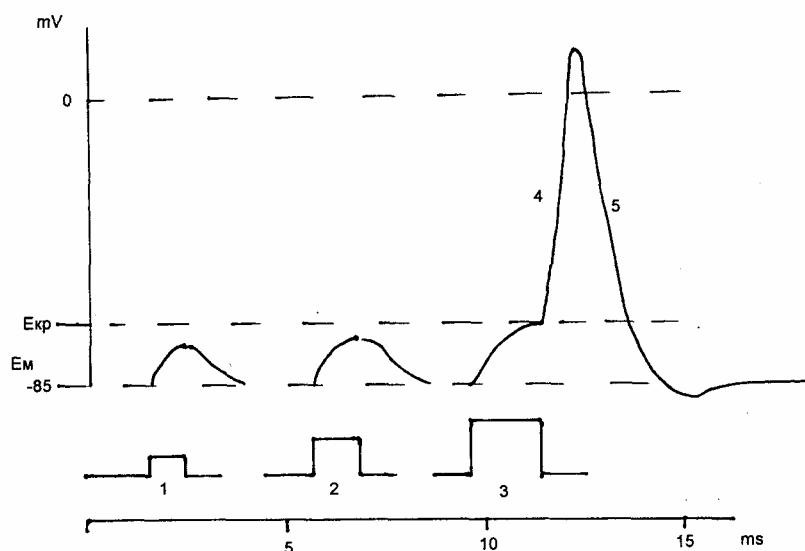
Всяка клетка на човешкия организъм може да се разглежда като разтвор от соли и органични вещества, отделен от околната течна среда чрез своята клетъчна мембрана. Солите във водна среда дисоциират и дават йони с различен електричен заряд. Разликата в големината на електричните заряди от двете страни на мембраната създава **мембранен потенциал на покой**. *Нормално вътрешната повърхност на клетъчната мембрана на възбудимите клетки в състояние на покой е заредена отрицателно, а външната - положително*. Причината за това е, че клетъчната мембрана е относително по-пропусклива за калиевите йони и поради големия концентрационен градиент те имат тенденция да напускат клетката - това носи положителни заряди навън. Поради електростатично привличане от големите белтъчни отрицателно заредени вътреклетъчни молекули калиевите йони, напуснали клетката, остават привлечени към външната повърхност, а от вътрешната страна на клетъчната мембрана остават с по-висока концентрация отрицателно заредените белтъчни молекули. Мембранният потенциал на покой е около минус 85 mV (фиг. 3. 3)

Фиг. 3. 3. Деполяризация на електровъзбудима мембрана.

На абсцисата време в ms, на ординатата мембранният потенциал в mV. Мембранният потенциал на покой E_m е минус 85 mV. 1, 2 и 3 - стимули с различна интензивност предизвикващи съответно локални отговори (1 и 2) и потенциал на действие (3); 4 - деполяризация; 5 - реполяризация; $E_{кр}$ - критичен праг на деполяризация, след който настъпва потенциал на действие.

Промените в пропускливостта на мембраната на възбудимите структури в резултат на действието на дразнителите е в основата на възникването на електричните явления, съпътстващи възбудните и задръжните процеси. Пропускливостта за всеки йон се определя от броя на отворените канали в даден момент. При възникване на възбуден процес пропускливостта на мембраната за различните йони се променя поради отваряне на йонни-те канали. В този случай навлизането на йони под действието на голяма електродвижеща сила, създадена от разлика в концентрациите на електрично заредените йони, е причина за презареждане на мембраната и за възникване на електричните явления, съпътстващи възбудния процес (вж. фиг. 3. 2).

Деполяризацията на клетъчната мембрана е проява на възбуждане. Деполяризацията се изразява в намаляване на мембранния потенциал на покой или до нейното презареждане, така че външната повърхност да се зареди отрицателно, а вътрешната - положително (вж. фиг. 3. 3). Деполяризацията може да се прояви в:



1. Локален отговор — намаляване на потенциалната разлика от двете страни на клетъчната мембрана, например от минус 85 mV на минус 80 mV. Големината на деполяризацията е пропорционална на интензитета на дразнителя, поради което локалният отговор се характеризира като амплитудно зависим отговор. Отделни локални отговори могат да се сумират пространствено или във времето при последователно възникване, при което да се достигне до т. н. *критичен праг на деполяризация*. Когато се достигне критичният праг, възниква потенциал на действие.

2. Потенциал на действие (акционен потенциал) - бързо настъпваща, преходна, разпространяваща се деполяризация. Потенциал на действие се създава след достигане на критичното ниво на деполяризация. Той се разпространява по дължината на аксона, без да променя своята амплитуда и форма, т. е. без декремент. Стимулт, който предизвиква деполяризация, достигаща критичния праг (вж. *фиг. 3. 3*), предизвиква отваряне на потенци-ал-зависимите Na^+ канали. При бързото навлизане на положително заредените натриеви йони в клетката настъпва промяна на мембранный потенциал до степен на презареждане, инверсия, т. е. външната повърхност се зарежда отрицателно, а вътрешната - положително. Стръмната възходяща част на акционния потенциал се дължи на това, че процесът на деполяризация е са-моусилващ се поради последователното включване на все по-голям брой натриеви канали. Процесът е бързопреходен, защото натриевите канали автоматично се инактивират (затварят), след което започва процес на реполяризация. Нисходящата част от кривата на акционния потенциал е фазата на реполяризация и се дължи на инактивиране на натриевите канали и на активиране на калиевите канали, при което се увеличава пропускливостта на мембраната за калиевите йони. В резултат на реполяризацията мембранный потенциал се връща до изходното си ниво.

Продължителността на акционния потенциал в нервните клетки при бозайниците е от 0,5 до 2 ms, а при напречно набраздените мускулни влакна -до 5 ms.

Акционният потенциал протича по механизма на "всичко или нищо". Ако се резюмират описаните дотук явления, възбудният процес протича по следния начин. Под действието на стимул (дразнител) се получава локален отговор. Ако стимулт е слаб и амплитудата на локалният отговор не достигне критичния праг, по-нататъшно развитие на възбудния процес няма. Стимул, който предизвиква само локален отговор се нарича *подпрагов*. В случай на по-силен дразнител, ако локалният отговор достигне критичния праг на деполяризация, се генерира потенциал на действие. Този стимул има *надп-рагов интензитет*. Докато амплитудата на локалният отговор се определя от

интензитета на дразнителя, амплитудата на акционния потенциал не зависи от интензитета на дразненето. След достигане на критичния праг отварянето на натриевите канали, тяхното инактивиране и отварянето на калиевите канали по време на реполяризацията са саморегулиращ се процес, за който дразнителят има ролята на пусков механизъм.

Потенциалите на действие осъществяват честотно кодиране, защото при по-силен дразнител се увеличава тяхната честота.

3. Рецепторен потенциал - деполяризация на мембраната на рецепторите под действие на съответния стимул. Рецепторният потенциал е амплитудно зависим от интензитета и продължителността на стимула (вж. *фиг. 3.*).

4. Постсинаптичен потенциал - деполяризация на постсинаптичната мембрана в синапсите (вж. *фиг. 3.*).

Хиперполяризацията на клетъчната мембрана е проява на задържане. Проявата на задържане с хиперполяризация на клетъчната мембрана може да бъде във вид на:

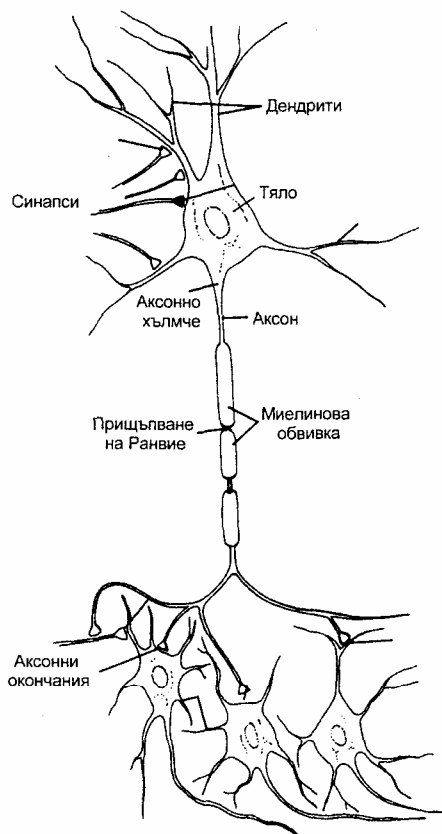
1. Локален отговор - хиперполяризация на клетъчната мембрана.

2. Постсинаптичен потенциал - хиперполяризация на постсинаптичната мембрана.

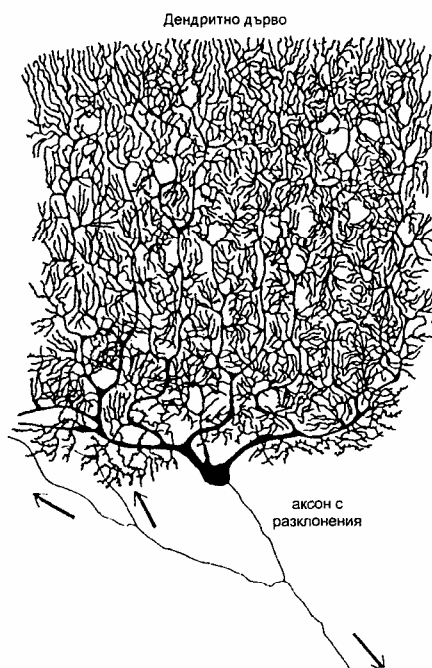
ФИЗИОЛОГИЯ НА НЕВРОНА

Основната структурна и функционална единица на нервната система е нервната клетка, наречена още *неврон*. Невронът има специфични структурни и функционални елементи за приемане, преработване по определен начин (интегриране), провеждане и предаване на сигнали. Невронът се свързва с други неврони чрез контактни структури, наречени *синапси*. Основните части на неврона са тяло, в което се намира клетъчното ядро, къси и един дълъг израстък. Късите израстъци носят наименованието *дендрити*, дългият израстък - *аксон* (фиг. 3. 4). Аксонът завършва с много аксонни окончания и е специализиран за провеждане на акционните потенциали от тялото на неврона до други неврони или инервирани клетки. Върху дендритите завършват крайните разклонения на аксоните на други неврони. Дендритите са множествени и разклонени, с което се създава голяма повърхност за възприемане на сигнали от други неврони. Аксонът може да има значителна дължина, както са например аксоните на двигателните неврони от гръбначния мозък, които достигат върха на пръстите на крака. В своя край аксоните се разклоняват и залягат върху различни прицелни клетки, на които могат да предават сигнали. Върху тялото на неврона също има синапси от крайни окончания на други неврони. За някои неврони броят на синапсите чрез които получават информация може да бъде 100 000 и повече. Броят и формата на дендритните разклонения могат да бъдат твърде разнообразни и да образуват структури, подобни на многоклонестото дърво (фиг. 3. 5).

Клетъчната мембрана върху дендритите и тялото на неврона са електроневъзбудими. Това означава, че върху тези части от неврона има химично-зависими йонни канали и възбуден или задръжен процес може да се създаде при приемане на химична сигнализация, която променя пропускливостта на тези йонни канали. В началото на дългия израстък, в областта на т. н. аксонно хълмче се появяват потенциал-зависими йонни канали, които променят пропускливостта си при промени в мембрания потенциал. Следователно в тази част на клетката може да възникне потенциал на действие. **Мембраната на аксона и на неговите разклонения е изцяло електровъз-**



Фиг. 3. 4. Схема на неврон. Аксонните окончания образуват синапси с други неврони.



Фиг. 3. 5. Неврон от малък мозък на човек с голямо дендритно дърво.

будима. По дължината на неврона потенциалите на действие могат да се разпространяват чрез последователно генериране във всеки следващ участък.

В зависимост от функционалната им роля невроните са:

а) **Моторни (двигателни) неврони** - предават импулси за съкращение на мускули. Посоката на това предаване

е от централната нервна система (ЦНС) към периферията на тялото, те имат дълги аксони;

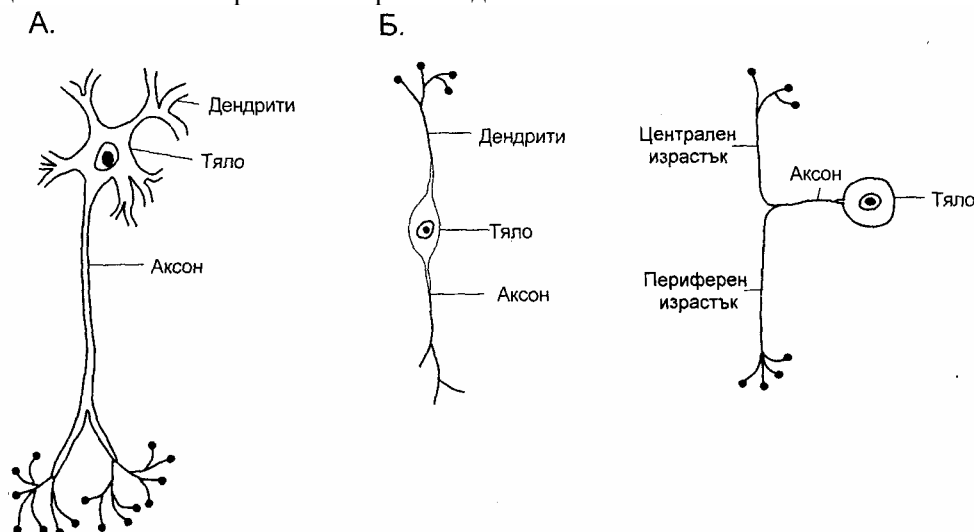
б) *Сетивни неврони* - предават импулси от рецепторите към ЦНС. Тези импулси носят информация за специфични стимули като например светлина, механична деформация, химично вещество и др. Намират се в сетивните ганглии и имат два израстъка;

в) *Междинни неврони*, наречени още интерневрони - образуват връзки между невроните в ЦНС. Част от интерневроните предават възбудни, а част - задръжки импулси. Интерневроните участват в централно-нервната преработка на информацията.

На *фиг. 3. 6.* са показани основните сруктурни характеристики на различните видове неврони.

В.

Интензитетът на праговия стимул е променлива величина. Възбуди-мостта на отделните нервни и мускулни клетки е различна. Мярка за възбудимостта може да бъде, интензитетът на *праговия стимул*, т. е. стимулт, който предизвиква деполяризация, надминаваща критичния праг (вж. *фиг. 3. 3*). Колкото разликата между потенциала на покой и критичния праг на една



Фиг. 3. 6. Неврони, които имат различна функционална роля.

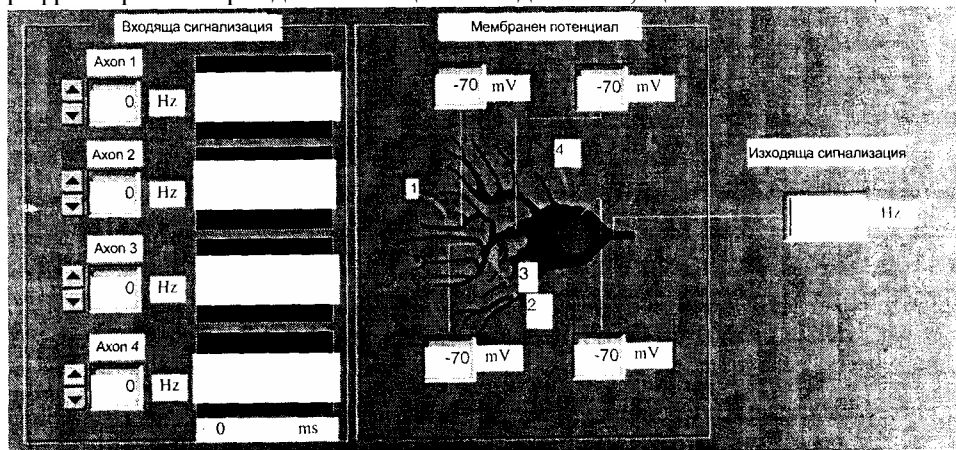
А - двигателен неврон; Б - междинен неврон; В - сетивен неврон.

клетка от възбудима тъкан е по-малка, толкова по-слаб стимул ще бъде достатъчен за предизвикване на потенциал на действие и съответно възбуди-мостта ще бъде по-висока. Възбудимостта на скелетния мускул намалява при настъпване на умора. Възбудимостта на нервните клетки при недостиг на O_2 също намалява. Освен с интензитет стимулите се характеризират и с времетраене. За всяка възбудима структура има някакво минимално времетраене, което е необходимо, за да се предизвика процес на възбуждане при въздействие на праговия стимул. Колкото времетраенето на дразнителя е по-малко, толкова повече трябва да се увеличи силата на дразнителя, за да се получи възбуждане. При твърде кратки стимули, независимо от техния интензитет, възбуждане не се предизвиква.

Възбудимостта се променя в хода на протичане на възбудния процес. По време на локалния отговор Възбудимостта е по-висока, т. е. възбуждане може да се предизвика от стимул с малък интензитет, защото разликата между E_m и $E_{кр}$ се намалява. По време на потенциала на действие възбуди-мостта е равна на нула. Този период се нарича *абсолютно рефрактерен период*. Следва *относително рефрактерен период*, през който Възбудимостта постепенно се възстановява, и при наличие на силен дразнител може да възникне нов цикъл на възбуждане. Продължителността на тези фази с различна възбудимост определят възможната честота на нервните импулси в един нерв, както и начинът, по който се сумират съкращенията в напречнонабраз-дените мускули.

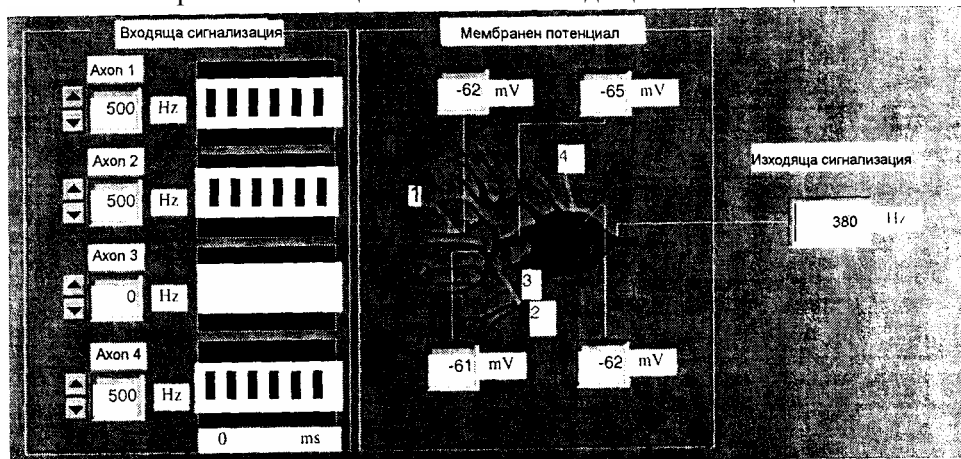
Кодиране на информацията в границите на неврона. Нервната клетка използва за кодирането на своята изходяща информацията *честотен код*. Това означава, че нервната клетка предава информация за силата на дразнителите чрез генериране на импулси с различна честота. Както беше посочено по-горе потенциалът на действие се създава в областта на аксонното хълмче. Процесът на възбуждане достига до там под формата на деполяризация създадена от сумиране на постсинаптичните потенциали на синапси, които се намират върху тялото на неврона и върху неговите дендрити. На *фиг. 3. 7* са показани три последователни образа от един компютърен модел за кодирането на информацията в границите на неврона. Върху показания неврон има 4 синапса. На *фиг. 3. А.* няма входяща сигнализация в синапсите (лявата част от екрана) и мембранный потенциал на неврона е -70 mV . На *фиг. 3. Б.* аксоните 1, 2 и 4 са стимулирани с импулси с честота 500 Hz , мембранный потенциал на неврона се намалява на -62 mV и в аксона се генерира потенциал на действие с честота 380 Hz . На *фиг. 3. В.* стимулирането на аксоните 1 и 4 се повишава с честота на импулсите 1000 Hz и съответно на това мембранный потенциал на неврона се намалява на -56 mV . В аксона се генерира

потенциал на действие с честота 440 Hz. Колкото е по-голяма деполяризацията в областта на аксонното хълмче, толкова по-рано настъпва лавинообразната деполяризация на потенциала на действие и толкова по-голям брой потенциали на действие ще се генерират за единица време. Колкото интензитетът на стимула е по-голям, толкова по-рано по времето на относително рефрактерния период на потенциала на действие, ще възникне нов цикъл на възбуждане (фиг. 3. 8).



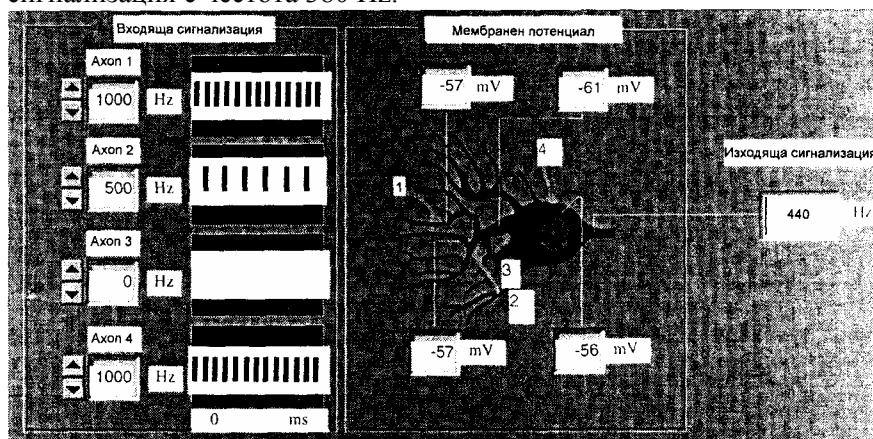
Фиг. 3. 7. А. Компютърен модел за честотното кодиране в границите на неврона.

Входящата сигнализация (лявата част на екрана) може да се променя за всеки неврон поотделно. В средата е показан мембранный потенциал в покой. Изходяща сигнализация няма.



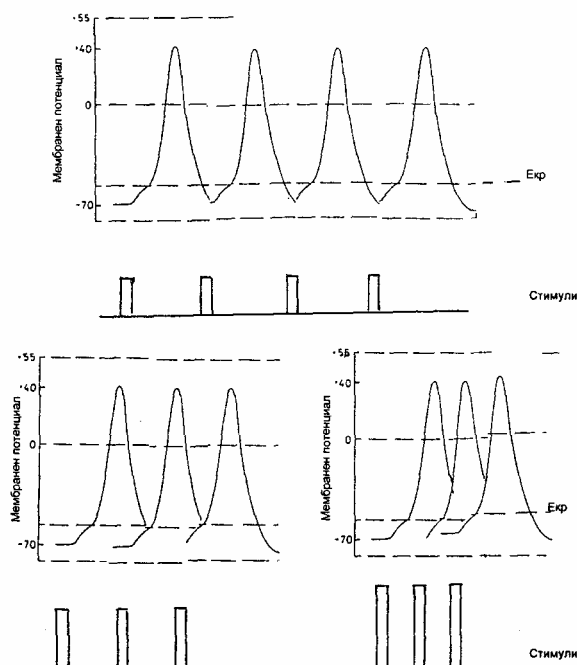
Фиг. 3. 7. Б. Компютърен модел за честотното кодиране в границите на неврона.

При входяща сигнализация 3 x 500 Hz за неврони 1, 2 и 4, сумацията в аксонното хълмче създава изходяща сигнализация с честота 380 Hz.



Фиг. 3. 7. В. Компютърен модел за честотното кодиране в границите на неврона.

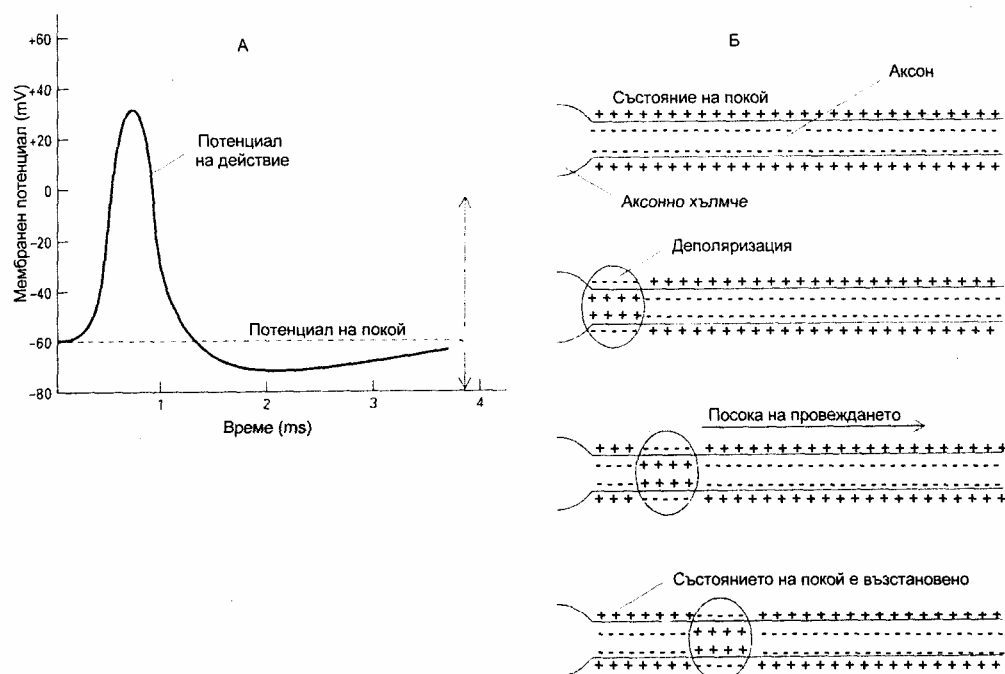
При входяща сигнализация 2 x 1000 за неврони 1 и 4 и 1 x 500 за неврон 2, сумацията в аксонното хълмче създава изходяща сигнализация с честота 440 Hz. Деполяризацията на мембраната на тялото на неврона е по-голяма от тази при фиг. 3. 7. Б.



Фиг. 3. 8. Честотно кодиране в неврона. При по-интензивни стимули всеки нов потенциал на действие възниква по-рано в относително рефрактерния период и честотата на потенциалите на действие е по-висока. Под поредицата от потенциали на действие са означени с колонки интензитета на стимулите.

ПРОВЕЖДАНЕ НА ВЪЗБУЖДАНЕТО ПО НЕРВНИТЕ ВЛАКНА

Както вече беше описано, възбудянето се съпътства с деполяризация на мембраната. Ако си представим, че деполяризацията на локалния отговор и последващите явления на акционния потенциал протичат в малък участък, то деполяризацията там активира (отваря) Na^+ потенциал зависими канали в съседен участък. Ако степента на деполяризация е достатъчно голяма, в смисъл че достига критичния праг, целият цикъл на явления се повтаря по същия начин на новия участък (фиг. 3. 9). Това е механизмът на разпространение на възбудянето чрез генериране на нови потенциална действие по хода на нерва. Прието е този поток от последователно възникващи по хода на нерва потенциали на действие да се нарича провеждане на нервния импулс.



Фиг. 3. 9. Провеждане на възбудането в нервните влакна.

А - потенциал на действие, който възниква във всеки участък на деполаризация; Б - в кръгчета е показано движението на деполаризацията по хода на аксона.

Провеждането на възбудането в нервните влакна се подчинява на три основни закона:

1. За провеждане на възбудането е необходима както морфологична цялост и непрекъснатост на нерва, така и запазване на функционалните свойства по хода на целия нерв. Така например притискане, охлаждане, или някакво химично въздействие, като например локален анестетик, в определен участък, прекъсват провеждането.
2. При дразнене на аксона възбудането може да се провежда двупосочно, т. е. към тялото на неврона и към периферните разклонения. Независимо обаче от тази потенциална възможност на практика в организма провеждането е само еднопосочно, защото участъкът от нерва, от който идва възбудането, се намира в рефрактерна фаза и по този начин възбудането се предава по посока на крайните разклонения, които образуват синапс.

3. Провеждането на възбудане в периферните нерви е изолирано за отделните аксони. За повечето от периферните нерви това се осигурява главно от наличието на миелинова обвивка на отделните влакна.

Скорост на провеждане на възбудането по нервните влакна. Тя зависи от дебелината на нервните влакна и от това дали имат миелинова обвивка. Соматичните двигателни неврони са с най-голям диаметър (12 - 20 μ m) и провеждат с най-висока скорост - до 120 m/s, след тях следват сетивните неврони за допир и натиск със скорост 30 - 70 m/s. С най-ниска скорост (0,5 - 2 m/s) провеждат тънките немиелинизирани влакна. В процеса на израстване на организма, освен дължината, се увеличава и дебелината на нервните влакна, така че нараства и скоростта на провеждането.

ФИЗИОЛОГИЯ НА СИНАПСА

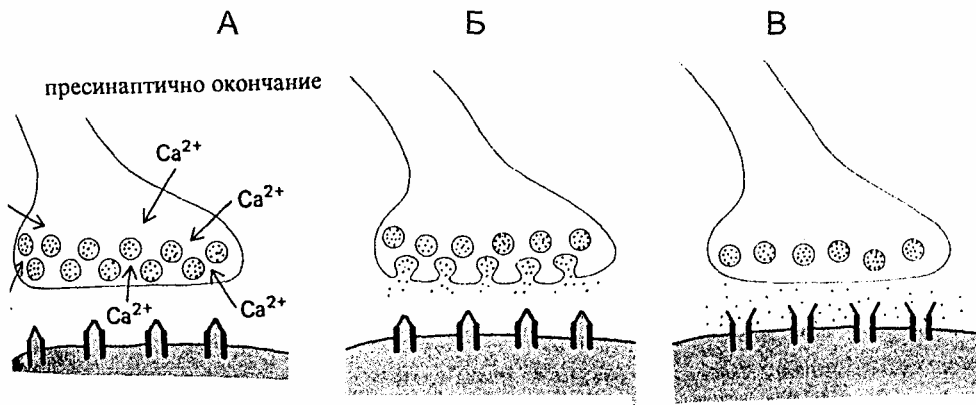
Синапсът е структурата, която осъществява контакта между два неврона, между неврон и мускулно влакно, или между неврон и жлезиста клетка. В междуневронните синапс се предават възбудни или задръжки влияния от един неврон на друг. В синапсите между нерв и напречнообразен скелетен мускул, наречени още нервномускулни синапс, или моторни плочици, се предават възбудните импулси за мускулните съкращения. В синапсите между краищата на вегетативните нерви и гладкомускулните влакна на вътрешните органи, или на жлезистите клетки, също могат да се предават както възбудни, така и задръжки влияния.

Структурата на синапсите. В синапсите се различават следните основни структурни елементи (фиг. 3. 10). Мембраната на аксона на мястото на контакта носи наименованието *пресинаптична мембрана*. Насрещната мембрана на следващия неврон, или мускулна клетка се нарича *постсинаптична*.

80 Биологична психология

Между двете се оформя *синаптична цепнатина*. В химичните синапс от пресинаптичната мембрана се отделя химично вещество, носещо общото наименование *медиатор*, или *невротрансмитер*. Медиаторът е складиран в малки мехурчета в окончанието на аксона. Медиаторът преминава през синаптичната

цепнатина и се свързва със структури на постсинаптичната мембрана, които се наричат мембранни рецептори.



Фиг

постсинаптична клетка с мембранни рецептори

3. 10. Схема на химичен синапс.

А - медиаторът е складиран в малки мехурчета в окончанието на аксона. При поява на нервен импулс Ca^{2+} навлизат в крайното окончание и предизвикват освобождаване на медиатора; Б - чрез дифузия медиаторът преминава през синаптичната цепнатина и достига постсинаптичната мембрана; В - медиаторът се свързва с мембранните рецептори на постсинаптичната мембрана, отварят се йонни канали и се генерира постсинаптичен потенциал.

Механизъм за предаване на възбуденето при химичните синапси.

Когато възбуден процес достигне до крайните окончания на аксоните, от тях се отделя медиатор. За отделянето му значение има увеличаването на калциевата пропускливост в пресинаптичната мембрана под действието на достигналия там нервен импулс. В пресинаптичната мембрана се намират потенциалозависими Ca^{2+} канали, които се отварят при достигане на акци-онните потенциали до крайните разклонения на аксоните. Концентрацията на Ca^{2+} в извънклетъчната среда е многократно по-висока от тази в клетката, поради което Ca^{2+} навлизат в окончанието на аксона и предизвикват освобождаване на медиатора, често пъти чрез екзоцитоза. Чрез дифузия медиаторът преминава през синаптичната цепнатина и достига постсинаптичната мембрана, където се свързва със специфични мембранни рецептори.

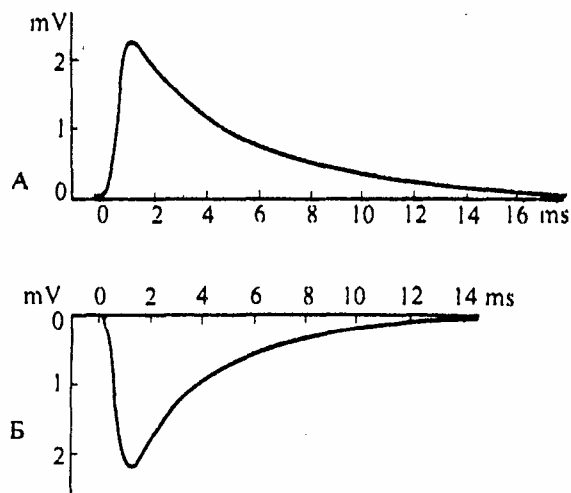
Електрични явления на постсинаптичната мембрана. Постсинаптичната мембрана принадлежи към електроневъзбудимите мембрани. При нея промени в пропускливостта възникват след свързване на мембранни структури с някакъв най-общо казано лиганд. При синапсите лигандът е медиатор. Ефектът от свързването на медиатора с мембранните рецептори на постсинаптичната мембрана е промяна на пропускливостта на мембраната за различни йони. При възбудните синапси се отварят Na^+ - K^+ -каналите, след което следва деполяризация на постсинаптичната мембрана. Възниква т. нар. *възбуден постсинаптичен потенциал (ВПСП)*. При задръжките синапси под влияние на медиатора настъпва *задръжен постсинаптичен потенциал (ЗПСР)*. Двата вида постсинаптични потенциали са показани на *фиг. 3. 11*. Вижда се, че амплитудата на постсинаптичните потенциали е много по-малка от тази на потенциалите на действие.

Фиг. 3. 11. Двата вида постсинаптични потенциали:

А - възбуждащ постсинаптичен потенциал с деполяризация на мембраната; Б - задръжач постсинаптичен потенциал с хиперполяризация на мембраната.

Видове синапси. В зависимост от начина, по който се предават възбудните или задръжки влияния, синапсите се делят на:

1. *Химични синапси* - предаването на сигналите е чрез химично вещество. Междуневронните синапси и моторните шточници са химични синапси;
2. *Електрични синапси* - сигналите се предават чрез йонни токове. Електрични синапси има главно в сърдечния мускул и в гладкомускулната стена на вътрешните органи.



В зависимост от разположението на междуневронните контакти синапсите се разделят на:

Аксо-дендритни - връзката е между аксона на един неврон и дендрита на друг неврон;

Аксо-соматични - връзката е между аксона на един неврон и тялото на друг неврон;

Аксо-аксонални — връзката е между два аксона.

В зависимост от процеса, който се предизвиква в постсинаптичната клетка, синапсите биват:

8. *Възбудни* - предизвикват деполяризация на постсинаптичната мембрана и възбуден постсинаптичен потенциал

9. *Задръжни* - предизвикват хиперполяризация на постсинаптичната мембрана и задръжен постсинаптичен потенциал. Приема се, че в различните части на ЦНС задръжките синапси са от 20 до 40 % от общия брой. Тяхното значение е да ограничават неконтролно разпространение на възбудните процеси и също така да осъществяват "настройка" на възбудимостта в границите на дадена невронна мрежа.

Броят на синапсите върху невроните е много голям. Приблизителни изчисления показват, че върху неврони от гръбначния мозък могат да завършват до десетки хиляди крайни окончания на други неврони, а в продълговатия мозък и малкия мозък броят на синапсите достига 100 000.

Механизмите за действието на медиаторите са различни. В някои случаи самите рецептори са част от йонен канал и при свързването им с медиатора той се отваря. По този механизъм например действа медиаторът ацетил-холин в нервно-мускулния синапс. При други случаи свързването на медиатора с рецептора предизвиква активиране на мембранни или вътреклетъчни ензимни системи, които образуват вътре в клетката т. нар. *вторични посредници*. Чрез тях вторично се повлиява мембранната пропускливост.

Продължителността на действието на медиаторите се определя от следните фактори:

- Под действието на ензимни структури на постсинаптичната мембрана медиаторите се разграждат, с което действието им се прекратява. В нервно-мускулния синапс медиаторът ацетилхолин се разгражда под действието на ензима ацетилхолинестераза;
- Чрез механизми на обратно захващане, чрез дифузия или чрез активен транспорт, освободеният медиатор се връща обратно в пресинаптично-то окончание;
- В ЦНС някои медиатори могат да се подложат на обратно захващане от глиалните клетки, които заобикалят невроните.

Обща физиология на възбудимите структури 83

Кодиране на информацията при синаптичното предаване. Постсинаптичните потенциали се разпространяват пасивно по мембраната на дендритите и тялото на невроните, като амплитудата им намалява с разстоянието. Друга съществена особеност на постсинаптичните потенциали е, че те се подлагат на *времево* и *пространствено сумиране*, като при сумиране на ВПСП със ЗПСП амплитудата се намалява (фиг. 3. 12). Като имаме предвид огромния брой синапси върху дендритите и тялото на невроните, трябва да си представяме всяка нервна клетка като микропроцесор, който във всеки момент приема много сигнали, преработва ги и ги предава чрез аксона си към следващия синапс. Дендритното дърво със своята специфична за всеки неврон форма, брой и размери на разклоненията си, създава своеобразен "образ" на входящата

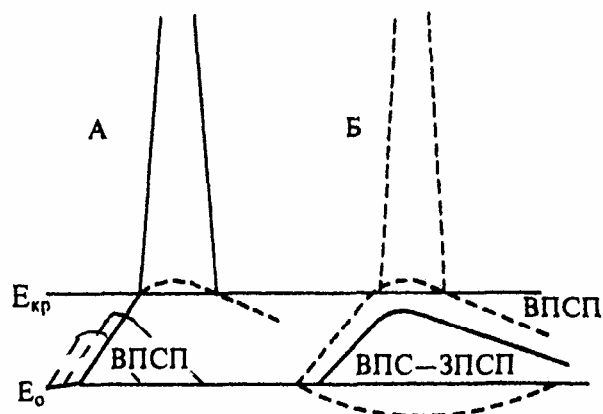
информация. Предаването на възбудния процес в неврона, на който принадлежи постсинаптичната мембрана, е осъществено едва когато в областта на аксона настъпи достатъчна деполяризация, за да се отворят потенциал-зависимите йонни канали и да се генерират акционни потенциали.

ЗПСП

Фиг. 3. 12. Сумиране на постсинаптични потенциали:

А - при сумиране на два ВПСП се достига критичния праг на деполяризация ($E_{кр}$) и в неврона се генерира потенциал на действие; Б - при сумиране на ВПСП със ЗПСП (пунктирните линии) амплитудата намалява и не се достига $E_{кр}$.

В междуневронните синапс постсинаптичните потенциали са с малка амплитуда (0,2-5 mV). В сравнение с други потенциали, тяхната амплитуда е сравнително малка (амплитудата на акционния потенциал е около 110 mV) и не е достатъчна да предизвика потенциал на действие (вж. за сравнение фиг. 3. 9 и фиг. 3.11). Генериране на потенциал на действие може да стане само



при условие, че протича времево и пространствено сумиране на постсинаптичните потенциали, а това, от своя страна, вече предполага известна преработка на информацията от неврона, а не негово пасивно участие като препредавател. В нервно-мускулните синапс постсинаптичният потенциал е 10-20 mV и е достатъчен за да предизвика възбуждане в постсинаптичната мембрана. По този начин мускулните съкращения могат много точно да бъдат регулирани за броя на двигателните единици (броят мускулни влакна инервирани от един неврон, вж. гл. 5), участващи в дадено движение. Характерните особености на синаптичното предаване са следните:

1. Еднопосочност на предаване на възбудния или задръжния процес. Предаването може да стане само от пресинаптичната към постсинаптичната мембрана.
2. Ниска скорост на провеждане. Докато провеждането по нервните влакна е със скорост до 120 m/s, то за синапса тази скорост е 10 000 до 50 000 пъти по-малка. Забавянето се предизвиква от многостепенните процеси, необходими за провеждане на импулс през синапса.
3. Ефектът от синаптичното предаване зависи от вида медиатор и от постсинаптичните рецептори, с които медиаторът взаимодейства. В зависимост от рецептора, с който се свързва даден медиатор в постсинаптичната мембрана, може да възникне ВПСП или ЗПСП. Адреналинът например, който се освобождава от крайните симпатикови окончания, предизвиква съкращаване на гладката мускулатура на кръвоносните съдове, т. е. предизвиква ВПСП и отпускане на гладката мускулатура на стомашно-чревния тракт, т. е. ЗПСП. Освен по вид рецепторите варират и по брой. Постсинаптичните мембранни рецептори не са фиксирани по брой. Известно е, че при продължително отделяне на даден медиатор, броят на рецепторите в постсинаптичната мембрана намалява - настъпва т. нар. "регулация надолу".
4. В синаптичното предаване настъпва умора. След многократно провеждане на възбуждане в даден синапс, настъпва забавяне и намаляване на провеждането. Една от причините за това явление е, че количеството медиатор, складирано в крайните пресинаптични окончания, е ограничено, а за нова синтеза се изисква време.

ВИДОВЕ МЕДИАТОРИ И РОЛЯ НА МЕДИАТОРНИТЕ СИСТЕМИ В РЕГУЛАЦИЯ НА ПОВЕДЕНЧЕСКИ РЕАКЦИИ

Понастоящем броят на веществата, за които се знае, че имат медиаторна роля, е твърде голям - около 50. Тук ще бъдат представени характеристиките на основните медиатори, класирани съобразно химичната им

структура. Те са следните:

- Ацетилхолин;
- Аминокиселини - възбудни (глутамат и аспартат) и задръжки (гамаа-миномаслена киселина и глицин);
- Биогенни амини - норадреналин, допамин, серотонин;
- Невропептиди - ендогенни опиоидни пептиди и невропептиди, включени в хормоналната регулация и секретирани в храносмилателния тракт.

Първите три групи са медиатори с малки молекули. Те са пакетирани в пресинаптичните мехурчета и се изливат в синаптичната цепнатина в сравнително голямо количество. Синтезират се отново в крайните окончания на пресинаптичните влакна, или навлизат по механизма на обратното захваща-не, след като са изиграли своята медиаторна роля. Медиаторите от четвъртата група, които са белтъчни вещества с голяма молекула, наречени невропептиди, се синтезират в тялото на неврона.

Медиаторите от първите три групи (ацетилхолин, аминокиселини и биогенни амини) са вещества които проявяват своето действие в границите на един синапс. Невропептидите, освен в границите на един синапс, могат да се разнасят и чрез кръвта и да имат отдалечено от мястото на образуването си действие. Поради тази причина те ще бъдат разгледани в раздела за хормоните (гл. 6).

Общоприето е схващането, че от едно пресинаптично окончание могат да се отделят две медиаторни вещества, едното от които да има белтъчна структура, т. е. е медиатор от последната група - невропептид.

Медиаторите в синапсите проявяват своето действие като се свързват със специфични за тях рецептори на постсинаптичната мембрана. За много от тези рецептори са познати и синтетични вещества, които се свързват с тях и могат да имитират действието на медиаторите - те носят наименованието **агонисти**. Съществуват и вещества, които могат да блокират действието на медиаторите - те носят наименованието **антагонисти**.

В различни части на ЦНС множество неврони, свързани в невронни мрежи или изграждащи преводни пътища, отделят един и същ медиатор. Тези структури носят наименованието на съответния медиатор, например холи-

86 *Биологична психология*

нергични пътища (за медиатора ацетилхолин), адренергични (за медиатора норадреналин), или допаминергични (за медиатора допамин) и т.н.

Ацетилхолин. Ацетилхолинът е възбуден медиатор в крайния мозък. Неговото действие се свързва с протичането на висши функции като мислене и памет. Отделя се в кората на челните дялове. Медиатор е на големите пира-мидни клетки на двигателната зона на кората. Холинергични пътища в хи-покампа участват в механизмите на ученето и паметта. Приемането на някои ацетилхолинови антагонисти нарушават целостта на мисловните процеси и причиняват временна амнезия. Освен това ацетилхолин се отделя в нервно-мускулните синапси. *Кураре* (отровата, в която индианците са натопявали стрелите си) е специфичен блокатор на ацетилхолиновите рецептори в нервно-мускулния синапс и прекъсва предаването на импулсите за съкращение на скелетните мускули. Поради тази причина курарето е невропаралитична отрова.

Ацетилхолинът се отделя в крайните окончания на парасимпатиковите влакна на вегетативната нервна система. Той причинява забавяне и отслабване на сърдечните съкращения, но има стимулиращ ефект върху гладката мускулатура на храносмилателния тракт.

В областта на синаптичната цепнатина ацетилхолинът се разгражда от ензима ацетилхолинестераза.

При старческата деменция, при която прогресивно настъпва упадък в когнитивните процеси (среща се в около 5% от хората над 65 годишна възраст и в 20% над 80 годишна възраст), се установява загуба на холинергични неврони в крайния мозък.

Аминокиселини. Аминокиселините са медиатори в ЦНС с бързо действие и могат да имат възбудно и задръжно влияние, т.е. да предизвикват на постсинаптичната мембрана ВПСР, или ЗПСР. Аминокиселините, които предизвикват възбуждане, са *глутамат* и *аспартат*. Аминокиселините, които предизвикват задръжане, са *гама-амино маслената киселина (ГАМК)* и *глицин*.

Глутаматът и аспартатът са главните възбудни медиатори в ЦНС. Те са разпространени във всички структури на ЦНС. Най-много рецептори за тяхното действие има в кората на крайния мозък, в базалните ганглии и в неврони на сетивните пътища. Рецепторите, с които те се свързват, носят наименованието НМДА рецептори (наименованието им произлиза от инициалите на синтетичния им агонист - N-methyl-D-aspartat).

НМДА рецепторите имат роля в неврофизиологичните механизми на паметта. В областта на хипокампа невроните притежават способност да поддържат продължителна деполяризация на мембраните си чрез продължително навлизане на Ca^{2+} в цитозола. Това явление, наречено *дълготрайна 2^{+} потенцияция*, е свързано с активирането на НМДА рецепторите под действието на глутамат и има значение за краткосрочната памет.

Глутаматът може да има и невротоксичен ефект. В механизма на възбудното действие на глутамата взема участие увеличаване на вътреклетъчната концентрация на Ca^{2+} . От друга страна обаче калциевото свръхнатоварване на невроните ги уврежда. При някои условия, както например при заболяването епилепсия, когато има продължително и неконтролно разпространение на възбуден процес с участието на

глутамата, повишаването на вътреклетъчната Ca^{2+} концентрация уврежда клетките и може да доведе до тяхното загиване - това е така нареченият *невротоксичен ефект на глутамата*. Предполага се, че деградацията на личността на епилептично болните, която настъпва с течение на времето, се дължи на загиването на голям брой неврони по време на големите епилептични припадъци в резултат на невротоксичния ефект на глутамата.

Нормално за възстановяване на първоначалната вътреклетъчната Ca^{2+} концентрация са необходими процеси на йонен транспорт с разход на енергия, за което е необходим Ca^{2+} . При недостатъчно снабдяване на мозъка с Ca^{2+} , както е при мозъчно-съдови заболявания, калциевото свръхнатоварване на невроните и невротоксичният ефект на глутамата спомагат за развитието на дегенеративни процеси в мозъка.

Гама-амино маслената киселина (ГАМК) е задържен медиатор в главния мозък. Концентрацията му в кората на крайния мозък е висока. Той е медиаторът на голяма част от междинните неврони, които със своите задържни въздействия препятстват безконтролното разпространение на възбудни процеси. По време на епилептичен припадък мълниеносното разпространение на възбуден процес настъпва при явна недостатъчност на действието на ГАМК-ергичните системи на задържни неврони. Гърчовете като израз на тази генерализирана възбуда настъпват, когато свързващите ГАМК рецептори престанат да функционират.

Глицинът е задържен медиатор в гръбначния мозък. Веществото стрихнин, което предизвиква гърчове, е антагонист на глицина. Нормално възбуждането в гръбначния мозък е локализирано в сегмента, или сегментите на протичащата рефлексна дейност, като се съкращават последователно мускули сгъвачи и мускули разгъвачи. Гърчът е едновременно и продължително съкращение на всички мускули - агонисти и антагонисти. Друго болестно състояние, което се характеризира с гърчове, е тетанусът. Това е заболяване със смъртоносен изход в 60% от случаите и се дължи на инфекция при нараняване. Гърчовете при него също са израз на безконтролно разпространение на възбуждане, обхващащо и двигателните центрове в гръбначния мозък. Невротоксинът от микроорганизмите причинили тетанус, взаимодействат с глицина на междинните задържни неврони в гръбначния мозък.

Биогенни амини. Към тази група медиатори принадлежат *норадреналинът, допаминът и серотонинът*. Биогенните амини имат по-бавно, но по-дифузно действие от аминокиселините. Допаминът е медиатор в структури на мозъка, регулиращи движенията на скелетните мускули, а серотонинът участва в настъпването на съня.

Норадреналинът е медиатор в синапс на ЦНС, но заедно с *адrenalина* са медиатори на крайните окончания на симпатиковите влакна на вегетативната нервна система. Норадреналин във висока концентрация има в централна структура в сивото вещество на моста, наречена *Locus ceruleus* (вж. фиг. 4.2). Голямо множество норадренергични неврони има в продълговатия мозък и моста. Оттам те имат проекции към кората на крайния мозък, лимбичната система, хипоталамуса, малкия мозък и гръбначния мозък. За действието на адренергичните системи се използва едно образно сравнение - "при натискане на бутон в областта на *Locus ceruleus* големи области от мозъка се обливат с норадреналин, като от спрей". Централните норадренергични системи са свързани със следните функции:

- Ориентиране на вниманието към нови стимули - състояния на активация (*arousal* в англезичната литература);
- Поддържане състоянието на бодърстване;
- Активиране на центрове на възнаграждение и удоволствени изживявания;
- Централна регулация на вегетативната нервна система и артериалното кръвно налягане;

В експерименти на животни наличието на система на възнаграждение е показано твърде демонстративно през 1954 година от Джеймс Олдс (*James Olds*) и Петер Милнер (*Peter Milner*). На опитни животни плъхове се вживяват електроди в областта на септума, където е разположен и *Locus ceruleus*. Електрическото дразнене чрез вживените електроди активира системата на възнаграждение. На опитното животно се предоставя възможност чрез натискане на един лост да си предизвика самовъзбуждане. Оказва се, че плъховете практически се срастват с този педал и започват едно непрекъснато самовъзбуждане чрез натискане на педала с огромна честота. Те престават да се хранят и да приемат вода, но натискат педала до пълно изтощение. Този отговор се прекратява ако се приложат лекарствени средства, които намаляват освобождаването на норадреналин. Този експеримент се счита за модел на парадигмата за самостимулация при създаване на лекарствена зависимост (вж. гл.4).

Допаминът е вещество, което се образува в хода на синтеза на норадреналин. Той е медиатор в мозъчни структури, свързани с:

- Регулация на движенията;
- Поведението;
- Функцията на челните дялове;

Допаминът е медиатор в областта на базалните ганглии, които участват в регулацията на движенията. При болестта на Паркинсон (проявява се в повишен мускулен тонус и скованост на движенията, включително и на мимичната мускулатура) се установява намалена продукция на допамин.

За поведението значение имат допаминергичните мезолимбична и мезо-кортикална система. Първата дава

проекции към лимбичната система (амиг-дала, хипокампус), а мезокортикалната - към кората на челните дялове. Има много доказателства, че и двете играят важна роля в поставяне на началото и поддържане на целенасоченото поведение и поведението, свързано с възнаграждение. При дисфункция на мезокортикалната система настъпва разпад в мултимодалната перцепция, която нормално се осъществява в челните дялове.

За психичното заболяване шизофрения съществува "допаминава теория". Съгласно тази теория някои от симптомите на това заболяване се свързват с промени в допаминавата активност в челните дялове, защото е установена намалена активност на ензима допамин- α хидроксилаза, който нормално превръща допамина в норадреналин. Вследствие на това допаминавата концентрация нараства. Със съвременните методи за визуализиране на мозъчните процеси е установена намалена консумация на глюкоза също в челните дялове, особено при сложни когнитивни задачи. Това е дало основание да се формулира хипотеза за патогенезата на шизофренията като хипофункция на медиаторните системи в челните дялове.

Серотонинът (5-хидрокситриптами) е медиатор в ядра, разположени около срединната линия на горната част на продълговатия мозък и моста, наричани ядра на шева (Raphe nuclei). Подобно на норадренергичната система тези ядра имат множество проекции към кората на крайния мозък, хипокампа, лимбичната система и хипоталамуса. С медиаторната роля на серотонина се свързват следните функции:

- Състояние на сън и будност;
- Контрол в пренасянето и преработката на сетивна информация;
- Поява на халюцинации и поведенчески промени;
- Контрол на телесната температура и секрецията на хормони.

В експериментални условия лезии в областта на ядрата на шева, или изчерпване на серотонина чрез приложение на химическо вещество, води до *инсомния* (безсъние). Обратно - микроинжектиране на медиатора в същите

зони предизвиква заспиване. Освен промените в съня и будността, при тези интервенции опитните животни са показвали засилени реакции на сетивни стимули (реакции на избягване на сравнително индиферентни стимули). Предполага се, че точно това "сетивно усилване" стои в основата на халюциногенния ефект на вещества, които са аналози на серотонина, каквато е диетиламид на лизергиновата киселина (вж. гл. 4). Наблюдават се явления на смесване на усещанията между отделните сетивни системи, като например "чуване на цветове", или "виждане на звуци".

Серотонинът е медиатор в ядра на хипоталамуса, които регулират телесната температура и секрецията на освобождаващи фактори за преднохипо-физните хормони (вж. гл. 12)

Невропептиди. Това е една много голяма група от вещества, които циркулират в кръвта и играят роля на хормони. За тях е характерно, че имат както регулаторни ефекти върху периферни органи, така и централни ефекти върху някои поведенчески прояви (прием на вода и храна, родителско поведение, състояние на стрес и др.).

Невропептидите са разнообразни съединения с различен брой аминокиселини, които често пъти произхождат от общи предшественици, върху които се осъществява допълнително разграждане от различни ензими, т. е. накъсване на веригата им на по-малки части с определен брой аминокиселини. Невропептидите се секретират от неврони в мозъка, предимно в стволната част и междинния мозък, в хипофизната и някои други ендокринни жлези и в някои периферни органи (стената на стомаха и тънкото черво, бъбрека, сърцето).

При секрецията на Невропептидите съществува един общ принцип за образуването на група невропептиди от един общ предшественик с голяма молекула. Предшественикът наричан най-често *прохормон* се синтезира в тялото на невроните и с аксонален транспорт се пренася до аксоналните окончания. Там обикновено се отцепват отделни негови части, които имат биологична активност, и в този вид се включват в синаптичните везикули. При наличие на стимул за тяхната секреция се отделят няколко невропептида. По този начин е разрешен един чисто количествен проблем - в генома на организма броят на гените не е толкова голям, че да обхване всички разнообразни невропептиди, които регулират множество процеси. Синтезата на прохормона се диктува от един ген, но последващото образуване на фамилия от невропептиди явно увеличава информационния му обем. Освен това отцепените от прохормона отделни пептиди имат различен размер, от което следва, че продължителността на действието им ще бъде различно. Невропептидите с къса верига се разграждат по-бързо и имат по-кратък полуживот, докато тези с дълга верига упражняват по-продължително действие.

Невропептидите имат по-продължително действие от другите медиатори, защото не се подлагат на процес на обратно захващане. В някои периферни вегетативни неврони те се отделят едновременно с нискомолекулния медиатор, характерен за тях и имат ролята да усилват и удължават ефекта на медиаторното въздействие. Така например в слюнките жлези, чиято секреция е в основата на безусловен защитен рефлекс за отмиване на вредни и дразнещи вещества от устната кухина, едновременно с ацетилхолин от крайните окончания на парасимпатиковите влакна се отделя и невропептид със съдраздително действие.

Ендогенни опиоидни пептиди. В тази група се включват ендорфинът и енкефалините. Те се произвеждат от неврони в различни части на ЦНС. В някои от тях те имат модулиращо значение при предаване и

преработване на болковите усещания и намаляват болковата сетивност. Те са също медиатори в мозъчни центрове, свързани с възнаграждение и удоволствени изживявания. Морфино-подобните лекарствени средства, наречени още опиати, се свързат с техните рецептори (вж. гл. 4).

Невропептиди, включени в хормоналната регулация. Това е една много голяма група от вещества, които циркулират в кръвта и играят роля на хормони. Те се секретират в неврони на ЦНС, или се образуват в различни периферни органи. По-важните от тях са следните:

- Хормоните на задния дял на хипофизната жлеза - окситоцин и вазопресин;
- Освобождаващи фактори от хипоталамуса, които регулират секрецията на предния дял на хипофизната жлеза;
- Хормони на предния дял на хипофизната жлеза - растежен хормон, пролактин, адренотропни хормони, тиреотропни хормони
- Тъканни хормони - ренин и атриален натриуретичен пептид. Функцията на всички тези невропептиди ще бъдат разглеждани в гл. би

при съответните процеси в чиято регулация те участват.

Невропептиди, секретирани в стената на храносмилателния тракт (ентерални невропептиди) - секретират се от неврони, намиращи се в стената на храносмилателния тракт (невроните на ентералната нервна система). Те имат регулаторно значение за секрецията на храносмилателните сокове и за двигателната активност на храносмилателния тракт.

ГЛАВА 4. ПСИХОФАРМАКОЛОГИЯ

Психофармакологията е една широка област, която третира въпросите за това как лекарствените средства влияят върху нервната система и поведението. Тук ще бъдат разгледани накратко само въпросите свързани с принципите за действие на невротропните лекарствени средства и с невробиологичните основи на лекарствената зависимост, и няма да бъдат представяни медицинските проблеми, свързани с лекарственото третиране на психичните заболявания.

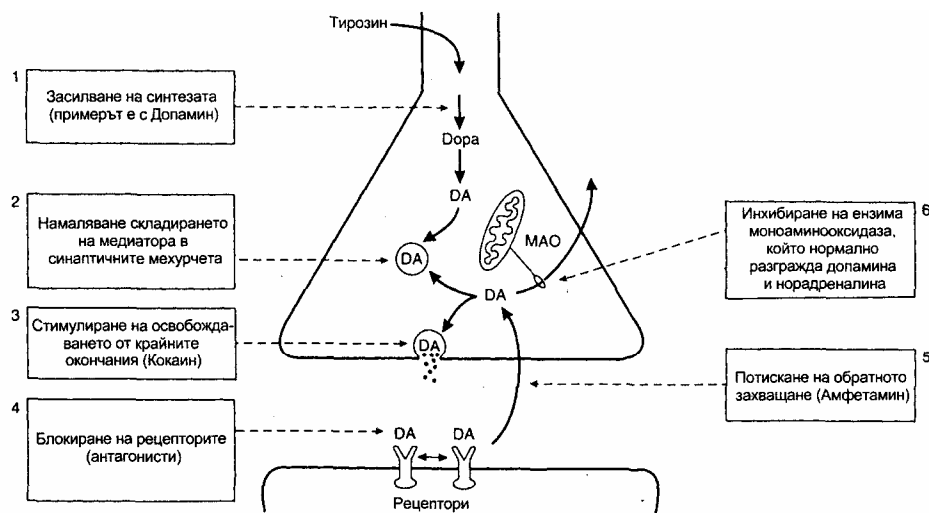
ПРИНЦИПИ ЗА ДЕЙСТВИЕ НА НЕВРОТРОПНИТЕ ЛЕКАРСТВЕНИ СРЕДСТВА

В основата на действието на голяма част от невротропните лекарствени средства стоят въздействия върху синаптичното предаване. Друга част от тях са липоидоразтворими (алкохол, централни анестетици, органични разтворители) и оказват своето действие след свободно навлизане в нервните клетки. Тези лекарствени средства, които действат върху синаптичното предаване, подобно на медиаторите, се свързват със специфични за тях рецептори разположени върху постсинаптичната мембрана. Броят на мембранните рецептори не е фиксиран. Той може да се увеличава, или да се намалява. Както при синапсите броят на рецепторите в постсинаптичната мембрана намалява когато даден медиатор се отделя продължително - настъпва т. нар. "регулация на долу", така и при продължително въздействие на едно лекарствено средство, броят на рецепторите намалява и неговият ефект отслабва. За да се получи същият ефект, дозата трябва да се увеличи.

За лекарствените средства, които действат чрез промени в синаптичното предаване, ефектите им могат да се определят от въздействието им върху:

1. *Синтезата на медиатора* При паркинсоновата болест е намалена до-паминовата синтеза в структури, регулиращи движенията. За да се улесни синтезата, се прилагат прекурсори на допамина.
2. *Свързване на лекарствените средства със специфични рецептори на постсинаптичната мембрана*, Тези от тях, които имитират действието на медиаторите носят наименованието **агонисти**, а тези които блокират действието на медиаторите - носят наименованието **антаго-нисти**. Антагонисти на рецепторите за симпатиковата нервна система се прилагат при хипертоничната болест, за да отстранят ефектите на вазоконстрикция (свиване на кръвоносните съдове), които повишават артериалното налягане. По този начин действат и някои от успокоителни лекарствени средства (диазепам, валиум). Когато се свържат с рецепторите за медиатора на инхибиторните неврони - ГАМК, те улесняват неговото действие.
3. *Обратното захващане на медиатора*; Един от начините да се прекрати действието на медиаторите е тяхното обратно захващане от пресинаптичното окончание. Кокаинът намалява този процес по отношение на норадреналина, който в ЦНС е медиатор в системата за възнаграждение. По този начин повече норадреналин е в наличност в съответните синапси и неговият ефект се засилва.
4. *Времетраене на действието на медиатора*, Лекарствени средства, които премахват депресивните симптоми (антидепресанти) действат чрез инхибиране на моноаминооксидазата - ензим, който нормално разгражда норадреналина, и по този начин удължава времето на неговото действие. Друг пример за подобно действие е прилагането на инхибитори на ацетилхолинестеразата - ензим, който разгражда ацетил-холина в нервно-мускулния синапс. Прилага се при нервно заболяване (myasthenia gravis), при което предаването на нервния импулс към мускулите е смутено.

Схема за възможностите за лекарствено повлияване на синаптичното предаване е представена на *фиг. 4. 1.*



Фиг. 4. 1. Схема за възможностите за лекарствено повлияване на синаптично-то предаване. Примерът е за медиатора Допамин (DA). Тирозин е аминокиселината, от която се синтезират биогенните амини допамин и норадреналин. MAO - ензим моноаминооксидаза.

НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ЛЕКАРСТВЕНАТА ЗАВИСИМОСТ И ЗЛОУПОТРЕБА С ЛЕКАРСТВЕНИ СРЕДСТВА

В този раздел ще бъдат разгледани някои вещества, при употребата на които се създава зависимост и склонност към злоупотреба. Те се включват най-общо в групата на лекарствените средства, въпреки че повечето от тях нямат медицинско предназначение. Следователно понятието лекарствени средства означава освен тези, които имат определено лечебно действие, още и вещества, които се приемат поради техните ефекти върху различни телесни и психични функции. Такива са например и трите широко достъпни и широко използвани вещества - кофеин, никотин и алкохол. На таблица № 4.1. са представени най-важните представители на тази група. Тук няма да бъдат разглеждани лекарствени средства с въздействие върху нервната система, наречени невролептици (хлорпромазин, резерпин, халоперидол), които се използват за лечение на психичните болести. За обозначаване на лекарствените средства предизвикващи зависимост, се използват още наименованията "дрога" или "наркотици".

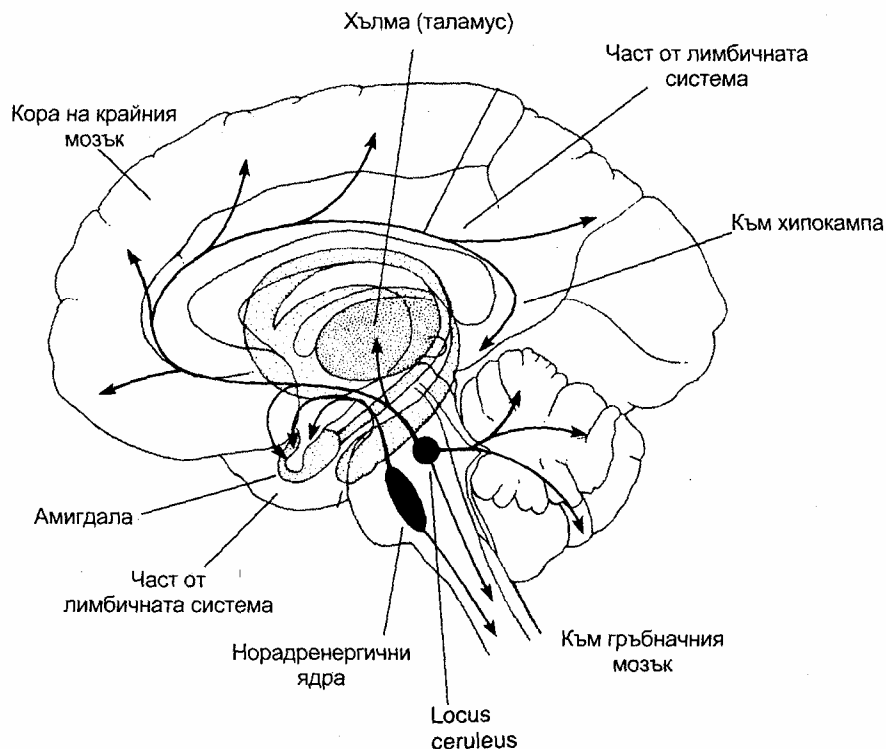
Неврофизиологични основи на лекарствените зависимости. Действието на всички лекарствени средства от тази група се свързва с активирането на мезолимбичната система (областта на септума в лимбичната система). Последната е позната още като *система, създаваща ефект на възнаграждение*. Установено е, че под тяхното действие се увеличава освобождаването на *норадреналин и допамин* в структурите на тази система (фиг. 4. 2 и фиг. 4. 3). Подобно активиране на тази система настъпва по време на секс, при естетическо или вкусово удоволствие, при осъзнаване на добре свършена работа. Доказателствата за значението на допаминергичните неврони в мезолимбичната система са твърде разнообразни. Така например на съвременни модели на генетично манипулирани мишки, при които липсват един от видовете допаминови рецептори, е показано, че зависимост към морфин не може да се създаде. Също така блокиране на допаминергичната система, или хирургическото изолиране на мезолимбичната система, намаляват или прекратяват у опитни животни поведение, свързано с търсене и намиране на веществото, към което имат изградена зависимост.

Експерименталният модел за самовъзбуждане с електрично дразнене чрез вживени електроди в областта на септума, където е разположен locus ceruleus, може да се възпроизведе на опитни животни със създадена зависимост към някое от споменатите вещества. Ако се предостави възможност за манипулативно приложение на малка доза, те непрекъснато я използват за прилагането му.

Фиг. 4. 2. Системата на възнаграждение с участие на медиатора норадреналин.

От норадренергични ядра в ретикуларната формация и от Locus ceruleus изхождат множество проекции към части на лимбичната система и кората на крайния мозък.

Съвременните методи с образна диагностика на мозъка като ПЕТ също така са показали определени промени в активността на допаминергичните неврони на мезолимбичната система. Приемането например на кокаин предизвиква експлозивно нарастване на допаминовата концентрация в тези мозъчни области до нива, които не са познати при нормалното функциониране на мозъка. Това е силното стимулиране на "системата за възнаграждение", което изгражда привикването и пристрастяването. След продължително прилагане на дрогата допаминергичните неврони намаляват с 50-70% от нормалния си размер и загубват нормалната си активност. Веднъж настъпили тези промени, наркоманът вече се нуждае от дрогата, не толкова за да активира удоволствено изживяване, а дори само за да се чувства добре. Тази силно намалена активност е причината за абстинентните явления. Изследвания на пациенти с кокаинова зависимост показват най-силно

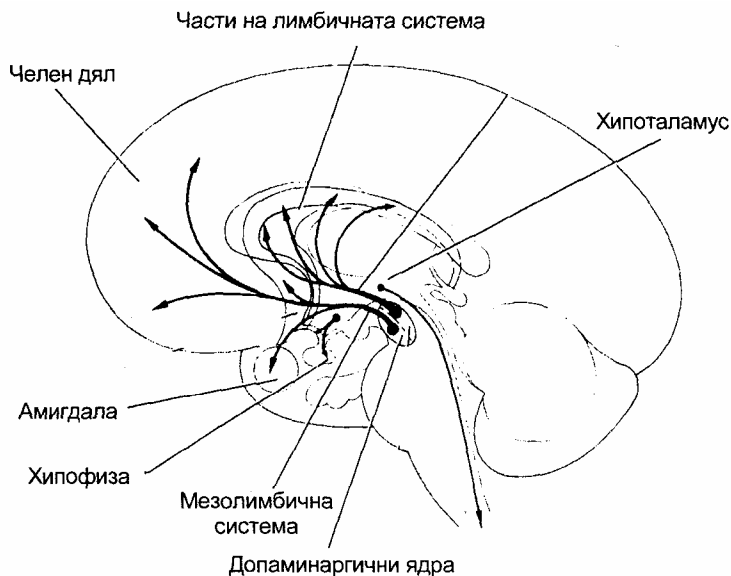


паминергична активност 3 до 4 седмици след отнемане на drogата - срок, който се счита критичен за периода на лечение. Пълно възстановяване не се установява даже и след едногодишно прекъсване. "Ако наркоманията означава, че мозъкът е променен, целта на лечението е да върне промяната назад. Това не става само с биологични методи, но и с поведенческа терапия" твърди проф. Лешнер (Leshner) от Националния институт по наркомании в САЩ.

Фиг. 4. 3. Системата на възнаграждение с участие на медиатора допамин.

От допаминергични неврони в мезолимбичната система изхождат множество проекции към други части на лимбичната система и челния дял на крайния мозък.

Генетични фактори. Епидемиологични проучвания, особено при алкохолизъм, са показали ясни доказателства за участие на генетични фактори. На първо място при алкохолната зависимост има значение метаболизма на алкохола. Индивиди с ниско ниво на дехидрогеназните ензими лесно получават интоксикационни явления, имат отвращение от алкохола и не изграждат зависимост. Обратно - при тяхното високо ниво лесно се създава поведение на висок прием на алкохол, с всички произтичащи от това последици. Изследвания на еднояйчни близнаци, осиновени от различни родители, също показват висока корелационна прилика по отношение поведението си спрямо приема на алкохол.



ЯВЛЕНИЯ ПРИ ПРИЕМАНЕ НА ЛЕКАРСТВА, ПРЕДИЗВИКВАЩИ ЗАВИСИМОСТ

При първоначалното приемане се появяват удоволствените изживявания, независимо от различията във въздействията, както са характеризирани за отделните вещества на табл. Веднага трябва да се отбележи, че зависимост се създава само у част от хората. Проучвания в САЩ са показали, че от опиталите марихуана само 1,5% стават зависими, а от опиталите кокаин - 15%.

Толерантност. Настъпва при системно приложение в продължение на дни и седмици (срокут е твърде индивидуален и зависи от дозата). Тя се изразява в това, че за получаване на същия ефект е необходима по-висока доза. В организма настъпват някои приспособителни явления, като напр. наличие на повече ензими, които разграждат лекарственото средство, с което времетраенето на неговото действие се намалява. За някои вещества толерантността се дължи на приспособителни явления на нивото на допаминовите рецептори (вж. по-долу) и предаването на техните сигнали. Вследствие на продължителното високо ниво на допамин броят на допаминовите рецептори и тяхната чувствителност намаляват.

Психическа и физическа зависимост (от англ. dependence). Психическата зависимост се изразява в това, че приемането на лекарственото средство става независимо от вредите за здравето, за личностовата самооценка и социална стойност, независимо от загубата на семейство, приятели, работа. Зависимост означава състояние, при което приемането на съответното лекарствено средство става императивно желание, поставяно преди задоволяване на други нужди. При създадена зависимост:

- Дрогата се приема в нарастващи дози;
- Желанието да се прекрати приемането на drogата не може да се реализира;
- Задоволяването на желанието доминира в жизнения стил и ангажира много време (например посещение на различни лекарски кабинети за доставяне на рецепта, търсене на доставчици);
- Желанието се задоволява въпреки увреждане на здравето;
- Желанието се задоволява въпреки вредата, която се нанася в социален план.

Пристрастяването (от англ. abuse) представлява силно изразена зависимост, при която определено настъпват поведенчески отклонения като например приемане на алкохол при рискови ситуации (шофиране, алпинизъм, плуване), доставяне на drogата чрез асоциално или криминално поведение, negliжиране на морални норми и др. Пристрастените към дроги обикновено търсят бързите и мощни ефекти от интравенозно приложение, при което се получава силно генерализирано върху цялото тяло удоволствено усещане подобно на оргазъм, наречено "първа тръпка" или "кик" (от англ. kick - ритник).

Абстиненция. Явленията, които настъпват при отнемане на лекарството, т.е. при прекратяване на неговото приложение, най-общо носят наименованието *абстинентни явления*. Те са проява на създадена физическата зависимост. Причините за абстинентните явления са промените в медиаторните системи, които са възникнали като приспособителни явления, т.е. същите, които водят до толерантност. Така например силно е намалена активността на собствената допаминергична система, поради това че продължително време е била изкуствено стимулирана. Абстинентните явления имат някои особености за отделните наркотици и те ще бъдат разгледани последователно.

ВИДОВЕ ЛЕКАРСТВЕНИ СРЕДСТВА, ПРЕДИЗВИКВАЩИ ЗАВИСИМОСТ

На таблица №4.1. са представени най-важните представители лекарствени средства предизвикващи зависимост.

Както се вижда от таблицата, лекарствените средства, предизвикващи зависимост, са твърде разнообразни. Общото, което ги обединява, е удоволствено (хедонистично) изживяване, което създават и възникналото желание това изживяване да се повтаря.

По-долу са представени главните особености на лекарствените средства, предизвикващи зависимост.

Алкохол. Алкохолът е с извънредно широко приложение, като се започне от пиетата с ниско съдържание - 2,5% при леки бири, до 50% при силните спиртни напитки. Интерес представлява фактът, че въпреки твърде широката му употреба, сравнително малък процент (4 до 5%) от консуматорите развиват физическа и психическа зависимост, т.е. страдат от *алкохолизъм*.

Механизъм на действие. Алкохолът е липоидоразтворим и лесно и бързо прониква през всички клетъчни мембрани. За това свидетелства бързият ефект, който субективно може да се различи няколко минути след изпиването на първите глътки алкохолно пиетие. Прониквайки в нервната система, алкохолът повлиява директно нервните клетки. Неговият ефект е системен, той намалява активността на невроните чрез ограничаване процеса на освобождаване на различни медиатори от крайните им окончания. Предизвиква усещане за благополучие, наречено алкохолно опиянение. При алкохолна интоксикация настъпват явленията на моторни смущения - некоординирани движения, неясен говор, нарушено равновесие. Промените в настроението са твърде индивидуални и варират от еуфория до депресия и от агресивност до подчиненост. Самокритичността и оценъчните способности са силно намалени. При хроничен алкохолизъм настъпват увреждания в периферните нерви - алкохолна невропатия, деменция. Дълготрайната употреба на алкохол води до увреждане на черния дроб, което в крайните стадии носи наименованието цироза.

Таблица №4.1 Лекарствени средства, предизвикващи зависимост

Тип въздействие	Представители	Степен на зависимост
Общо потискащи ЦНС (депресанти)	Алкохол Барбитурати Органични разтворители	Много силна Силна Силна
Болкоуспокояващи	Морфино-подобни (Морфин, Хероин, Кодеин)	Много силна Много силна
Успокоителни (анксиолитици, транквилизатори)	Бензодиазепини (Diazepam, Relanium, Valium)	Умерена
Психостимулатори	Амфетамин Кокаин Кофеин Никотин	Силна Много силна Слаба Много силна
Психозомиметици	Диетиламид на лизергиновата киселина Мескалин Фенциклидин Канабис (Марихуана, Хашиш)	Липсва Слаба или липсва Умерена Слаба или липсва

Фетален алкохолен синдром се явява у деца, родени от майки, които по време на бременността са консумирали алкохол. Той се изразява в промени в лицевите структури - раздалечени очи с тесни очни цепки и малки по размер кости на лицевия череп, забавен физически растеж и умствено развитие, поведенчески отклонения като хиперактивност и трудности в социалната интеграция и по-голяма честота на

малформации на сърцето, очите и ушите. Добре е да се знае, че тези промени могат да засегнат плода от много ранни периоди на неговото развитие, още преди бременността да бъде установена.

*Разграждането на алкохола се извършва главно в черния дроб от ензими наречени дехидрогенази. При намалена активност на тези ензими, признаци на алкохолна интоксикация настъпват при по-малки дози. Съществуват и лекарствени средства, като например **дисулфирам**, които намаляват активността на алкохолните дехидрогенази. При самостоятелно приложение те нямат никакъв ефект, но при съчетание с алкохол настъпва остра реакция от интоксикационен тип със силно зачервяване, ускорена сърдечна дейност, гадене, панически страх. Дисулфирамът се използва за лечение на алкохолизма по механизма на създаване условен рефлекс с отвращаващи усещания. Това е т.нар. *отблъскваща терапия*.*

Абстинентните явления започват сравнително рано, около 8 до 10 часа след последния прием и се изразяват в тремор на ръцете, изпотяване, гадене, треска и понякога халюцинации. След 24-ия час могат да се развият епилеп-топодобни гърчови припадъци, а след няколко дни "делириум тременс" с много силни халюцинации.

Консумацията на алкохол в малки дози има превантивно действие за атеросклероза и сърдечен инфаркт. Това се установява при малки дози, които се отразяват незабележимо на ЦНС, но подобряват обмяната на холестерола, който е основен фактор в развитието на атеросклерозата и намаляват слепването на тромбоцитите като причина за запушване на коронарните кръвоносни съдове при сърдечен инфаркт.

Барбитурати. Те се наричат още сънотворни. Привикването към тях може да настъпи за няколко седмици, след което могат да се развият симптоми на отнемане като безсъние и раздразнителност. При приемане на по-големи дози се появява мудност и неадекватност в мисленето, отслабване на паметта, намалено внимание и афективна лабилност.

Органични разтворители. Представяват най-често ароматни съединения и служат за разтворители при направа на лепила. Поради това, че са летливи и лесно достъпни те се използват главно от деца, като се изстискват в найлонови торбички и се инхалират изпаренията им. Те причиняват преходно възбуждане с еуфория преди да проявят депресивния си ефект. При по-голяма доза предизвикват илюзии и халюцинации. Не предизвикват абс-тинентни явления. Увреждат мозъка, черния дроб, бъбреците. Опасността при тях идва и от други примеси, които могат да се приемат при инхалира-нето като например олово.

Морфино-подобни лекарствени средства. Към тази група принадлежат **морфин, кодеин и хероин**. Наричат се още опиати. Това са вещества, към

които се създава толерантност и много силна зависимост, която най-често се означава като *наркомания*. Опиумът е екстракт от растението *Papaver somniferum*, който от хиляди години се е прилагал като обезболяващо и сънотворно средство. Началото на неговата история като наркотик е от средата на 19-и век, когато е започнало неговото подкожно инжекционно приложение. Опиумът съдържа морфин и множество други морфин-подобни алкалоиди. От началото на 20-и век е позната структурата на морфина и е започнало синтетичното му производство.

*В организма съществуват опиоидни рецептори, с които се свързват морфино-подобните лекарствени средства. Тези рецептори нормално се свързват с медиатори, наречени **ендогенни опиоидни пептиди**. Към тях принадлежат ендорфинът и енкефалините. Те са медиатори в ЦНС, като особено подчертано е участието им в звена на болковата сетивност и на центрове на възнаграждение. Морфинът и другите вещества от тази група имитират ефектите на ендогенните опиоиди, като те многократно се засилват при увеличаване на приложената доза.*

Ефектите на морфино-подобните лекарствени средства са:

- Обезболяващ;
- Потискане на кашличния рефлекс и на дишането (главната опасност за смърт при свръхдозирание);
- Свиване на зениците;
- Намаляване моториката на стомашно-чревния тракт;
- Еуфория и удоволствено изживяване от типа на оргазма при венозно приложение;
- Бързо настъпва толерантност и физическа зависимост (статистиката показва, че от хората, които са опитали хероин, 73% са станали зависими).

Метадонът е синтетично вещество, което е химически различно от морфина, но има молекула, която е пространствено подобна на морфина и съответно се свързва с опиоидните рецептори, без да предизвиква неговите ефекти. Използва се за лечение на зависимостите за преодоляване на абстинент-ните явления. Ефектът на лечението зависи обаче твърде много от мотивацията на пациентите и от психосоциалната подкрепа, която те ще получат.

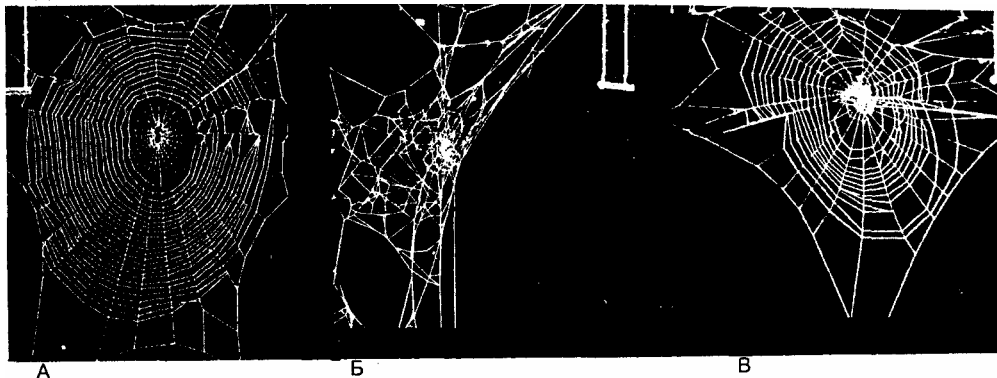
Бензодиазепините се свързват с невронните рецептори, които нормално са върху инхибиторни неврони с медиатор ГАМК. Счита се, че когато се прилагат изолирано, те не създават зависимост. Алкохолът силно потенцира ефекта им. Барбитуратите също взаимодействат с ГАМК рецепторите и по този начин имитират нормално функциониращите задръжни системи.

Амфетамин. Съдържа се в някои растения, от които още в древни времена в Китай са приготвявали чайове. Принадлежи към групата на психос-тимулантите, които действат чрез освобождаване на повече моноамини (но-

радреналин, допамин) от нервните окончания. Действието му е главно върху структури на мозъчния ствол и лимбичната система. *Ефектите на амфетамин са:*

- стимулира движенията на скелетната мускулатура (прилага се при спортисти)
- засилва състоянието на бодрост (премахва усещането за физическа и психическа умора и при спортисти увеличава издръжливостта). Прилага се за усилване на вниманието.
- предизвиква еуфория
- потиска апетита (анорексично действие)
- предизвиква "амфетаминова психоза" - едно шизофреноподобно състояние (в съгласие с допаминовата теория за възникването на шизофренията)

Явленията при прекъсване на приема са обезсилване и депресия. При високи дози може да се явят халюцинации и параноидни реакции (от променено мислене). При психичното заболяване шизофрения е установена увеличена концентрация на фенилетиленамин в урината - това е халюциноген с амфетамин-подобни свойства.



Фиг. 4. 4. Ефект на амфетамин върху паяк.

А - нормална мрежа; Б - мрежата оплетена след приемане на еднократна висока доза амфетамин; В - мрежата оплетена един ден след еднократното приемане на амфетамин. Вижда се частичното възстановяване.

На фиг. 4. 4. е показан резултат от прилагане на амфетамин върху паяк. Появява се разстройство в инстинктивното стереотипно поведение на изплитане на мрежа с определена структура.

Кокаин. Кокаинът първоначално е прилаган като локално обезболяващо средство за лигавиците на носа и гърлото. Ефектите му са твърде подобни на тези на амфетамин. Прилага се чрез вдихване през носа във вид на прах, наречен "крак". Действието му настъпва бързо. При системните консуматори се развива анорексия, слабост на вниманието и могат да се развият параноидоподобни психози, които водят до антисоциални прояви.

Кофеин. Изолира се от кафеени зърна. Съдържа се в кафето, най-различни чайове и други ободряващи напитки. Кофеинът бързо преминава през кръвно-мозъчната бариера и ефектът му се проявява до 1 - 2 часа. Механизмът на неговото действие е блокиране на аденозиновите рецептори. *Аденозинът* е невромодулятор, който действа върху множество мозъчни структури като намалява състоянието на бодрост. Кофеинът премахва потискащото действие на аденозина като особено стимулира неврони в мозъчния ствол. Освен че повишава вниманието и бодростта, кофеинът предизвиква учестяване на сърдечната дейност и усилва дишането и стимулира секрецията на стомашния сок.

Никотин. През миналия век все още тютюнът се е пушел с лули само от мъже. От края на 19 век започва производството на цигари и един век след това то е твърде интензивно, така както интензивно са се увеличавали и техните консуматори, обхващайки все по-широки слоеве от населението, включително жени и деца. Проучвания на СЗО показват, че в много страни около 10% от децата между 10 и 15 години са редовни пушачи. Държавите използват силно разпространената практика на тютюнопушене и реализират значителни печалби, като налагат високи данъци върху производството и продажбата на цигари, въпреки провежданата едновременно с това профилактика и здравна просвета.

Освен невротропното вещество никотин в цигарите се съдържат смоли и СО (въглероден оксид). Смолите имат канцерогенно действие, а въглеродният оксид представлява силна отрова, защото образува с хемоглобина трайно съединение (отравяния от газови инсталации за домакински нужди, от газовете на моторите с вътрешно горене и др.). Той се съдържа в цигарения дим в ниска концентрация, но може съществено да намали капацитета на кръвта да пренася О₂. При един системен пушач могат да се блокират

до 20% от свързващите места на хемоглобина за О₂ и по този начин да се намали кислородоснабдяването на организма.

Никотинът проявява ефектите си върху ЦНС чрез медиаторните системи за ацетилхолин. В структурите на крайния мозък той има възбуждащ ефект, поради което запазва висока работоспособност особено при състояния на стрес. Намалява страховата напрегнатост. За двигателните рефлексии на гръбначния мозък ефектът му е потискащ, с намаляване на мускулния тонус. Създава силна зависимост, която само около 20% от пушачите могат да преодолеят.

Никотинът има множество ефекти върху дейността на вътрешните органи. Това се дължи на факта, че в ганглиите на вегетативната нервна система медиатор е ацетилхолинът, а никотинът се свързва с неговите рецептори.

Под негово влияние настъпва учестване на сърдечната дейност и покачване на артериалното налягане. Тези ефекти са по-силни при първата цигара и впоследствие намаляват поради бързото развитие на толерантност. *Вредните ефекти от никотина са следните:*

- Твърде рисков е за развитие на рак на белите дробове - до 90% от случаите на белодробен рак са при системни пушачи;

- Силно благоприятства развитието на исхемична болест на сърцето и увеличава риска от сърдечен инфаркт;

- При бременни жени увеличава риска от спонтанни аборти и увеличава смъртността по време на раждане. Родените от майки пушачки деца са с ниско телесно тегло и забавено умствено развитие.

Абстинентните явления са раздразнителност, намалена работоспособност, безсъние. Те не са особено интензивни и могат да се преодолеят. Облекчават се временно с приемането на амфетамин. Явленията от прекъсване на пушенето продължават от 2 до 3 седмици, но желанието за една цигара остава много трайно и навикът често се възстановява.

Диетиламид на лизергиновата киселина. Познат е още като LSD (Lysergic acid diethylamid) е силен халюциноген, т.е. вещество, което променя перцепцията и съзнанието. По структура наподобява на серотонин и действието му се свързва със стимулиране на серотониновите рецептори. Халюциногенното му действие се изразява в това, че човек вижда ясно образи, без да има съответен зрителен стимул. Халюцинациите се описват като непрекъснат поток от фантастични картини с калейдоскопична игра на цветове. Емоционално те носят белези на минал личен опит. Халюцинациите са предимно зрителни, но могат да бъдат и слухови и тактилни. Наблюдават се явления на въздействие на една сетивна система върху друга, например "чу-ване на цветовете", или "виждане на звуци", както и състояния на деперсонализация. Всичко това може да доведе до психотично състояние с непредвидими последици като убийство или самоубийство. Поради тази причина LSD е опасна дрога, въпреки че не създава физическа зависимост. Приемането на дрогата има понякога продължително и повтарящо се след продължителен период от време действие и халюцинациите могат да се повтарят без прием на дрогата.

Мескалин. Това е екстракт от мексикански кактус и има ефект, подобен на LSD, но изразен доста по-слабо.

Фенциклидин. Това е синтетичен продукт прилаган първоначално като болкоуспокояващо средство. Той има обаче халюциногенно действие и води до дезориентация. На улицата е познат като "ангелски прах" и предизвиква наркоманка зависимост. Фенициклидинът предизвиква еуфория, увеличава мускулната сила, намалява болковите усещания и прави хората твърде неконтролируеми и социално опасни. В ЦНС взаимодейства с НМДА рецепторите на глутамата, които са с висока концентрация в хипокампа и лимбичната система.

Канабис. Той е екстракт от растение. От сухите листа и цветове се приготвя смес за пушене - *марихуана*, а екстрактът е *хашиш*.

Канабисът предизвиква усещане за физическо и психическо благополучие и опиянение подобно на алкохолното, без обаче да води до агресивност. Психозомиметичното му действие се изразява в обострени сетивни възприятия. Зрителните и слухови възприятия са много интензивни и придобиват елементи на фантазност. Нарушават се паметта и двигателната координация.

Механизмът на действие на канабиса е чрез свързването му с мембранни рецептори, подобни на тези за опиоидите, които нормално участват в предаване на инхибиторни влияния. Намират се освен в мезолимбичната система, още в хипокампа, кората на крайния и малкия мозък. Наличието на рецептори за канабиса е поставило въпроса за това дали, подобно на опиоидите, няма ендогенно вещество за тяхното действие. Изследванията в това направление са установили, че действително съществува веществото анандамид, което е техният нормален лиганд.

Канабисът не предизвиква физическа или психическа зависимост, освен при употреба в големи количества. Поради това и абстинентните явления са слаби и приличат на тези при алкохолизъм. За преодоляването им не се налага медикаментозно лечение.

ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЯ НА МУСКУЛИТЕ И РЕГУЛАЦИЯ НА ДВИЖЕНИЯТА

Мускулите в организма принадлежат към възбудимите структури. Те притежават специфичните свойства *възбудимост, проводимост и съкрати-мост*. Първите две са присъщи и на невроните, но третото свойство е характерно само за мускулите и е резултат от процеса на възбуждане. Възбуждането при мускулите се следва

от съкращение.

ВИДОВЕ МУСКУЛИ В ОРГАНИЗМА

Мускулите в зависимост от своята структура се определят като напречно-набраздени, гладки мускули и сърдечна мускулатура. Напречнонабраздените изграждат активната част на опорнодвигателната система, гладките мускули участват в изграждането на стените на вътрешните органи, кръвоносните съдове, матката, мускулите на ириса на окото, а сърцето е изградено от специфичната сърдечна мускулатура. По строеж тя е напречнонабраздена, но е неволева, подобно на гладката мускулатура.

Съкращенията на мускулите са част от ефекторните системи на организма и наред с жлезите с външна и вътрешна секреция, те участват във всички поведенчески прояви.

Главните особености на Напречнонабраздените мускули са следните:

1. Напречнонабраздените мускули се инервират от соматичната нервна система - черепномозъчните и гръбначномозъчни нерви. Медиаторът в нервно-мускулните синапси е ацетилхолин. Той предизвиква само ВПСП;

2. При своето съкращение те привеждат в движение костите на скелета и по този начин придвижват тялото и неговите части в пространството. Съкращението на мускулите противодейства също така на гравитационните сили и поддържа изправения стоеж на тялото;

3. Съкращенията на Напречнонабраздените мускули са волеви; *Главните особености на гладките мускули са следните'.*

1. Гладките мускули се инервират от вегетативната нервна система -симпатиковия и парасимпатиков дял. Медиаторите в крайните окончания на симпатиковия и парасимпатиков дял са съответно норадреналин и ацетилхолин. В зависимост от рецепторите, с които те се свързват, те предизвикват ВПСП или ЗПСП (вж. гл. 2);

Физиология на мускулите и регулация на движенията 107

2. Гладките мускули получават двойна инервация от двата дяла на ВНС и в повечето случаи тяхното въздействие е противоположно - предизвикват съкращение или отпускане;

3. Съкращенията на гладките мускули са неволеви;

4. Съкращения в гладките мускули могат да се предизвикат и от хормони. Класически пример за това са неuropeптидите, които се секретират от ентeралната нервна система (вж. гл. 6);

СТРОЕЖ И ФУНКЦИЯ НА СКЕЛЕТНИТЕ МУСКУЛИ

Мускулите са изградени главно от мускулна тъкан, която осъществява съкращенията и съединителна тъкан, която разпределя създадените от съкращението сили по лостовите системи на скелета.

Клетките на скелетните мускули са сравнително дълги (до няколко сантиметра, най-често около 0,6 до 0,9 от дължината на целия мускул), а диаметърът им е най-често в границите на 10 до 100 μ m. Наричат се още мускулни влакна. Те са групирани в отделни мускулни снопчета, които от своя страна образуват целия мускул (фиг. 5. 1). Мускулната клетка съдържа много тънки влакна, наречени миофибрили. Миофибрилите са изградени от още по-тънки нишки, които са няколко вида белтъчни молекули, сред които основно място заемат *миозинът* и *актинът*. Миозиновите нишки са по-дебели, актиновите - по-тънки. От тяхната подредба се образуват светли и тъмни ивици, откъдето идва определението за напречна набразденост.

По време на мускулното съкращение мускулът се скъсява вследствие на промяна във взаимното разположение на актиновите и миозиновите нишки. Този механизъм е известен като "приплъзващите се филаменти". Причината за приплъзване е образуването на напречни мостчета между актина и миозина.

Нервно-мускулният синапс (Фиг. 5.2.) е връзката между окончанията на двигателните соматични неврони и скелетните мускули. Той е класически химичен синапс. Потенциалите на действие, които достигат окончанията на двигателните нерви, предизвикват отделяне на ацетилхолин. Освободеният медиатор предизвиква деполяризация на мембраната на мускулната клетка (ВПСП). Възбуждането на мускулната клетка се следва от нейното съкращение.

Двигателни единици. Крайните окончания на един двигателен неврон инервират едновременно няколко мускулни влакна, които се съкращават едновременно при един нервен импулс. По този начин даденият двигателен неврон и всички инервирани от него мускулни влакна образуват една функционална общност, наречена двигателна единица. Двигателните единици в различните части на скелетната мускулатура се различават съществено по своите размери - съдържат от няколко до няколко хиляди мускулни влакна.

А

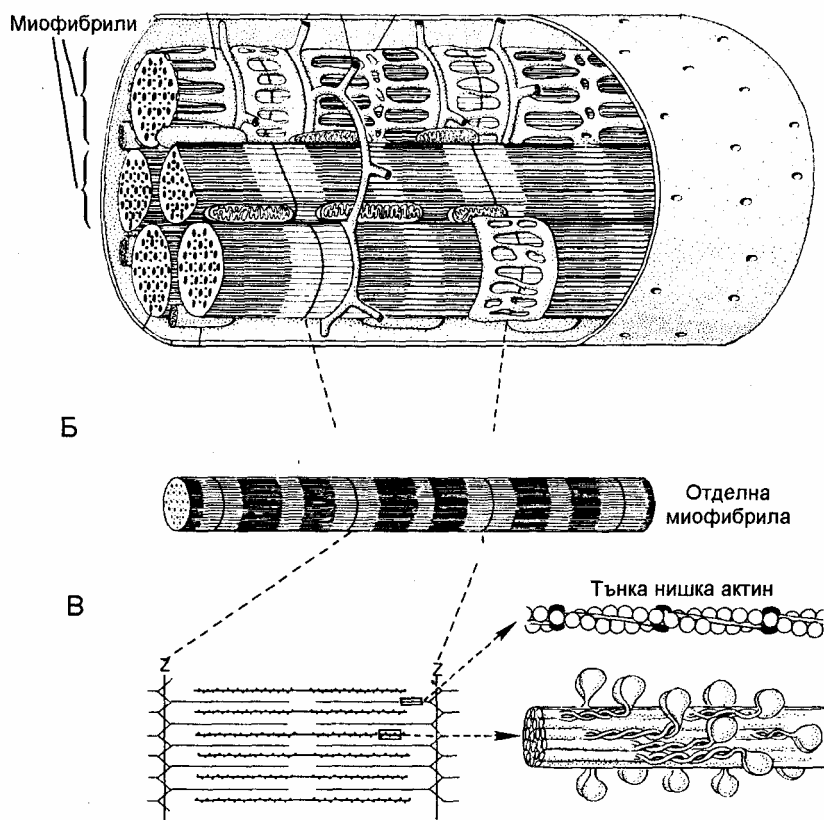
Клетъчна мембрана

Дебела нишка миозин Фиг. 5. 1. Строеж на напречнонабразден скелетен мускул.

А - част от мускулно снопче съставено от миофибрили; Б - отделна мио-фибрила с напречна набразденост от тъмни и светли ивици; В - миофиб-рилите са изградени от още по-тънки нишки, които са белтъчни молекули, *миозин* и *актин*. Миозиновите нишки са по-дебели, актиновите - по-тънки.

На фиг. 5. 3 са показани схематично мускулни единици с различен брой мускулни влакна. Големите скелетни мускули, като тези около тазобедрената става или раменния пояс имат големи двигателни единици, докато

мускулите на пръстите на ръцете и мимическата мускулатура са с малки двигателни единици. Като общо правило може да се каже, че колкото по-фини движения изпълнява даден мускул, толкова по-малки по размер са неговите двигателни единици. Едни от най-малките двигателни единици са във външ-



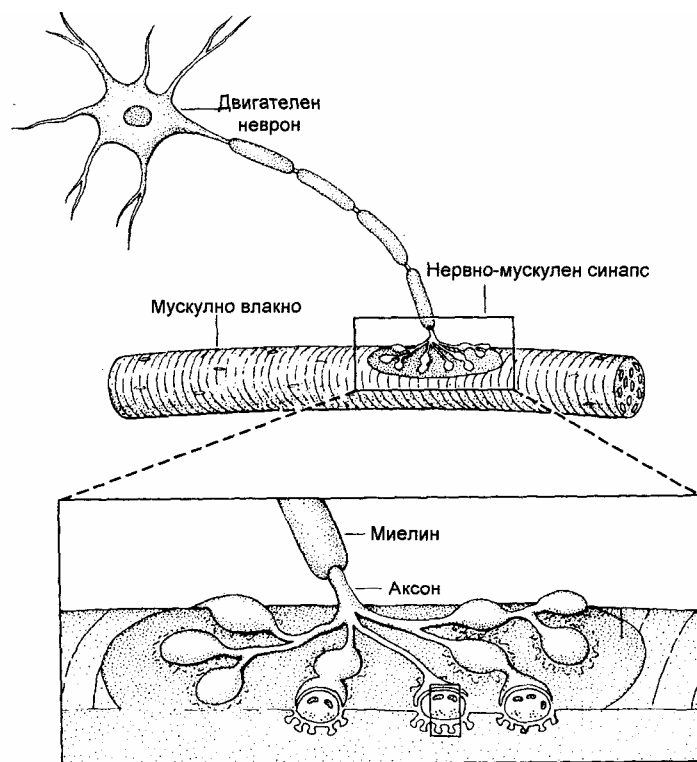
Физиология на мускулите и регулация на движенията 109

ните очни мускули, които извършват много фино координирани съкращения при очните движения. Доказателство за тази фина координация на очните мускули е способността ни да проследяваме бързо движещи се предмети с двете очи, без образът да се раздвоява. Условие да не се получава раздвояване на образа при двуочното зрение е образът да попада на идентични места върху двете ретини. Следователно при проследяващите и всички останали очни движения съкращенията на очните мускули са поставени при много високи изисквания за координация.

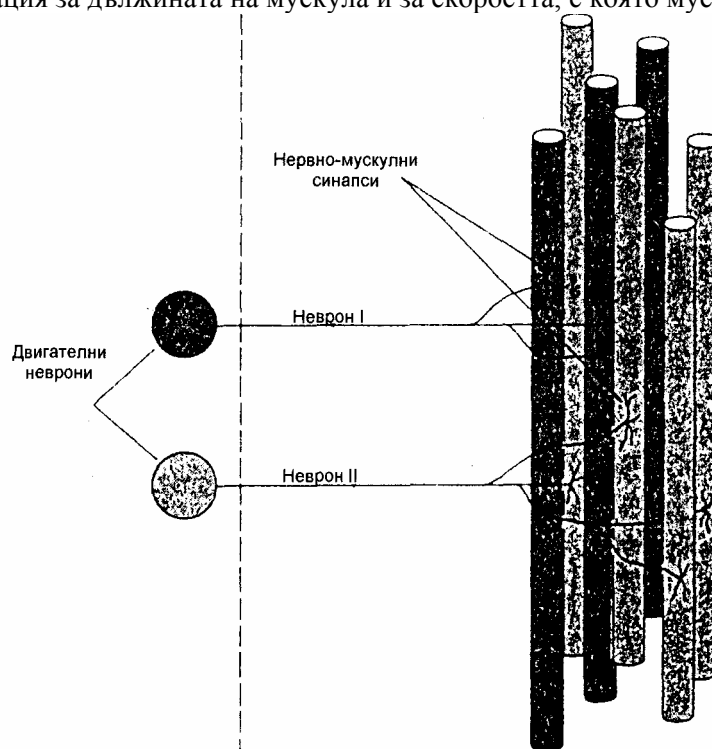
Фиг. 5. 2. Нервно-мускулен синапс. Долу в уголемен вид са синаптичните структури в които се отделя медиаторът ацетилхолин.

Рецептори в мускулите и ставите. Сетивна информация за състоянието на опорно-двигателния апарат се предава от три вида рецептори. Те са:

Мускулните вретена, които са разположени между съкратителните мускулни влакна (фиг. 5.4). Освен аферентните влакна, които изхождат от тяхната средна част, в двата си края мускулните вретена имат напречнонабраздени участъци, които се инервират от тънки двигателни γ -неврони, които се намират в предните рога на гръбначния мозък. Мускулните вретена преда-



ват информация за дължината на мускула и за скоростта, с която мускулът се съкращава.



Мускулни влакна

Фиг. 5. 3. Мускулни единици с различен брой мускулни влакна. Телата на двигателните неврони са разположени в гръбначния мозък. Всеки неврон може да предизвика самостоятелно съкращение на инервираните от него мускулни влакна.

Сухожилни рецептори - разположени са в сухожилията и предават информация за напрежението, което

мускулите развиват при своето съкращение (еж. фиг. 5. 4).

Околоставни рецептори - дават информация за движението в ставите.

Кинестезия. Под това наименование се обединява информацията от всички рецептори в мускулите и ставите, едновременно с тази от рецепторите, разположени по кожата (за допир, болка, натиск и температура). Тя достига до кората на крайния мозък и се обработва от коровите полета на сома-тосетивната система. Голяма част от тази информация се използва за осъществяване на гръбначномозъчните рефлексии. Друга, която се предава към мозъка, участва директно в регулацията на движенията (например чрез обработката ѝ в малкия мозък), или достига до кората на големите полулълба. В резултат на тази постъпваща информация ние можем при затворени очи, точно да определим положението на всеки крайник във всеки един момент, както и каква е посоката на движенията и силата на мускулните съкращения. Информация от кинестезичната сетивност постъпва и към ретикуларната формация и има голямо значение за поддържане състоянието на бодрост (вж. гл. 9)

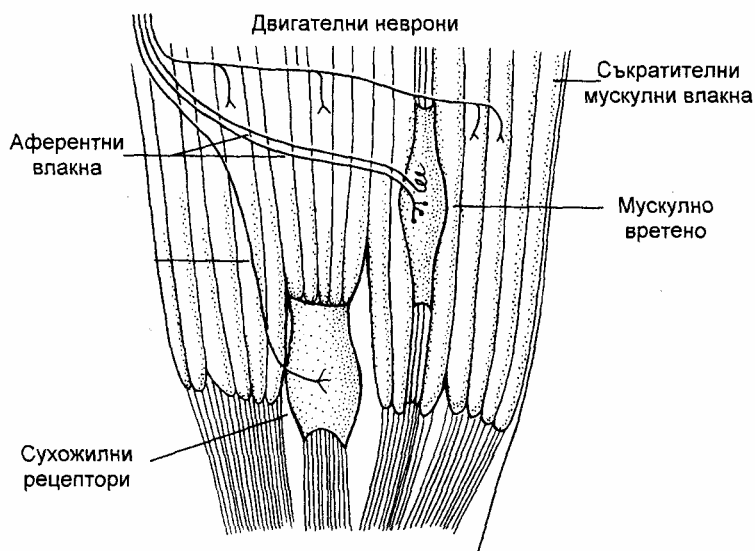
Сухожилие

Фиг. 5. 4. Мускулно вретено разположено между съкратителните мускулни влакна.

Мускулен тонус. При пасивно движение на различните части на тялото се среща известно съпротивление. Това показва, че дори при спокойно положение мускулите на тялото не са напълно отпуснати, а са леко съкратени. Това състояние се нарича мускулен тонус. Той се определя от активността на нервната система и от постоянно достигащите до мускулите импулси по съответните двигателни нерви. Тонусът на скелетните мускули има твърде важно значение, тъй като той спомага да се поддържа нормалното положение на тялото в пространството, а също дава възможност движенията да се извършват по-точно и по-бързо.

Участие на мускулите в различни видове движения. Различните видове движения на скелетните мускули с оглед на тяхното функционално значение могат да се представят по следния начин:

1. *Прости рефлексии* - сухожилни рефлексии, кихане, кашляне, мигане, зенични рефлексии и др.;



2. *Рефлексии за поддържане на позата* - изправяне, поддържане на равновесие;

3. *Локомоция* - ходене, пълзене, тичане, скачане, плуване, летене;

4. *Рефлексии движения за ориентиране* - насочване на поглед, извиване на глава, лапане и вкусово изпитване, помириране;

5. *Видово специфични модели на дейности* - ухажване, избягване или защита, пози на агресия или подчинение, гримаси и лицеви изрази за емоции;

6. *Придобити сръчности* - обличане, хранене, говор, използване на уреди, рисуване, танцуване, различни видове спорт, свирене на музикални инструменти и много други;

7. *Движения при сложни поведенчески актове.* В тези случаи се ангажират освен напречнонабраздените скелетни мускули, инервирани от соматичната нервна система, още и гладките мускули и сърдечният мускул, инервирани от вегетативната нервна система. Контролът на тези движения е подчинен на висшите интегративни функции на нервната система, включително емоции и мотивации.

ЕЛЕКТРОМИОГРАФИЯ

Електричните процеси в мускула предхождат мускулното съкращение и съответстват точно на нивото на активиране. Както всички останали електрични явления в организма, така и тези, съпровождащи мускулната активност, могат да се записват и изучават. Методът се нарича електромиография, а съответният запис е електромиограма (ЕМГ). За получаване на добър електромиографски запис обикновено се използват иглени

електроди, които се забиват в областта на дадения мускул. Задоволителни резултати обаче могат да се получат и при използването на повърхностни електроди, поставени на кожата над мускула. При така получения запис е сравнително лесно да се различи активността на отделните мускули и при увеличаване на силата на съкращението да се наблюдава включването на нови двигателни единици. С електромиограмата могат да се регистрират и неволени мускулни съкращения при стресово състояние, поради което ЕМГ е част от полифизиографс-кия запис, който се прави при изследвания на лица с т.нар. детектор на лъжата.

РЕГУЛАЦИЯТА НА ДВИЖЕНИЯТА

При всяко движение има мускули, които участват непосредствено в движението и мускули, чието съкращение поддържа позата и равновесието на тялото при извършване на движението. Позата е активно мускулно противо-

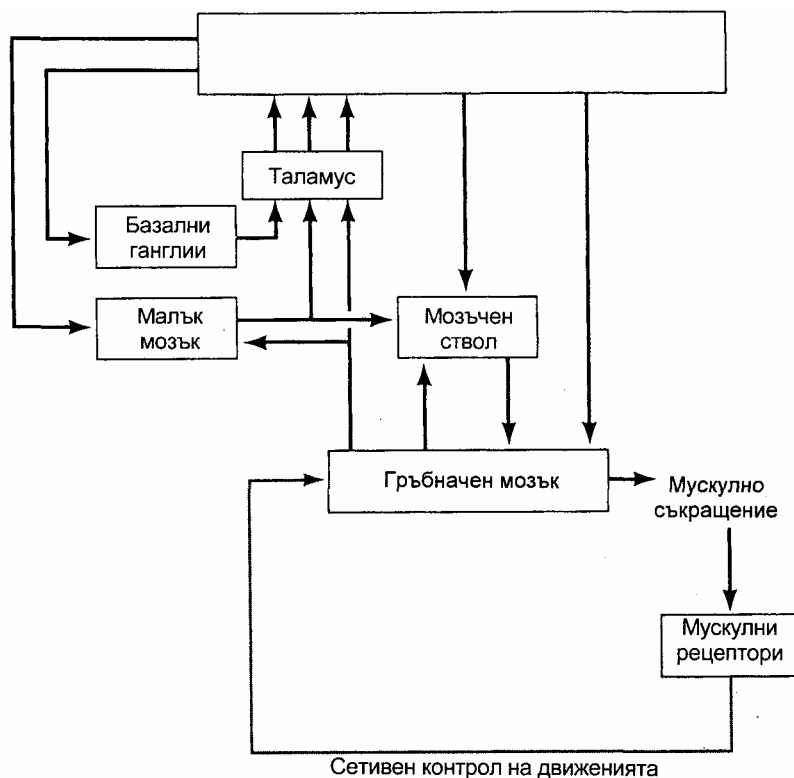
Физиология на мускулите и регулация на движенията 113

действие, когато положението на тялото се променя и съответно на това се променя действието на земното притегляне върху тялото. Всяко волево движение е свързано със съответни промени в позата, което протича с преразпределение на мускулния тонус. При нормални условия промените в преразпределението на мускулния тонус имат изпреварващо значение, защото предхождат извършването на самото движение. Още преди да се присегнем за да откъснем ябълка от отдалечен клон, мускулният тонус подготвя наклонената поза на тялото без опасност да се предизвика падане. Освен съкращенията на мускулите, които поддържат позата, всяко движение включва съкращение на най-малко няколко мускула или мускулни групи. Ясно е, че движенията на цялото тяло винаги са резултат на последователна мускулна активация по определена схема, която осигурява точното съкращение по времетраене и сила на всеки един мускул, участващ в дадено движение. Регулацията трябва да уточни продължителността и силата на съкращението за всеки мускул, който участва в движението.

Регулацията на движенията се осъществява от различни части на нервната система като двигателната зона в кората на големите полукълба, малкия мозък, базалните ганглии, части от средния мозък и гръбначния мозък. Създадените в невроните на тези структури сигнали (обикновено комбинация от всичките) достигат двигателните неврони на гръбначния мозък и чрез тях по един общ краен път напускат нервната система. Следователно двигателният контрол е организиран на различни йерархични нива (*Фиг. 5. 5*), които се характеризират по следния начин:

- *Гръбначният мозък* - участва със собствени двигателни рефлексии, които са стереотипни и автоматизирани и представляват общият краен път за всички споменати по-горе регулаторни въздействия.
- *Мозъчният ствол* - има основно значение за регулацията на мускулния тонус и движенията, свързани с поддържане на позата и равновесието на тялото.
- *Базални ганглии* - те са група подкорови ядра, които участват в регулацията на движенията като осигуряват нормален мускулен тонус, необходим за запазване стабилното положение на тялото и също така го променят съобразно изпълняваното в момента движение.
- *Първичната корава двигателна зона* - генерира основни команди за извършване на движения
- *Вторичните корови двигателни полета* - в тях протича трансмодална обработка на стимули, свързани с движенията, и създаване на двигателни планове ("образи на движенията").
- *Малкият мозък* - по принципа на обратната връзка осъществява непрекъснат контрол между извършване на дадено движение и предварително създаден негов "образ"

Корови двигателни полета



Фиг. 5. 5. Схема за структурите на нервната система, които участват в регулацията на движенията.

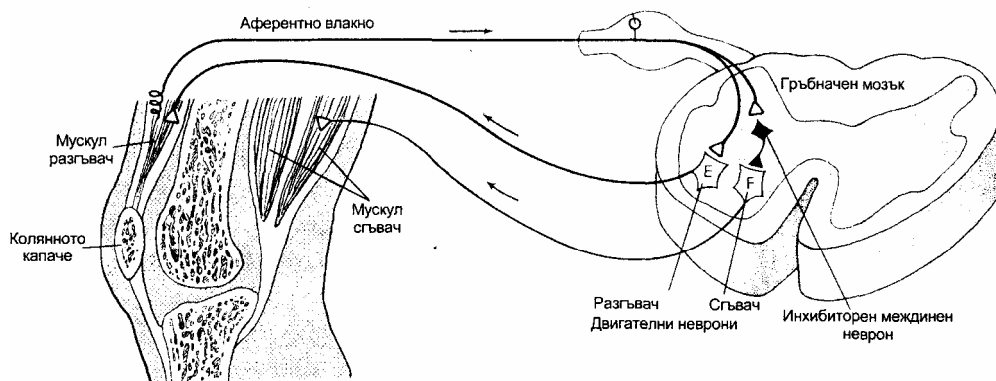
Регулация на движенията от вестибуларната система

Гръбначномозъчна регулация на движенията. Двигателните неврони на гръбначния мозък се намират в предните рога на сивото вещество. Те са под влиянието на входящи импулси, които идват по пътя на задните рога като например болково дразнене, което предизвиква отдръпване на крайника. Гръбначномозъчната регулация на движенията е организирана на рефлексна основа. Тя включва голям брой двигателни рефлексни, които водят началото си от импулси от мускулни рецептори, рецептори в ставите, сухожилията и кожата. Разположението на двигателните неврони в предните рога на гръб-

Физиология на мускулите и регулация на движенията 115

начния мозък следва схема съобразно инервираните мускули. В зависимост от конкретната рефлексна Дъга нервният център може да бъде съсредоточен само в един гръбначномозъчен сегмент или да обхваща големи части от гръбначния мозък. Съответно на това и рефлексните реакции ще бъдат строго локализирани или разпростиращи се върху много мускулни групи.

Гръбначномозъчните рефлексни и особено организацията на техните нервни центрове осигуряват готови двигателни модели, при които при възбуждане на сгъвачите, се потискат разгъвачите (Фиг. 5. 6), или се осигурява последователно кръстосано съкращение на сгъвачи и разгъвачи на крайниците, както е при ходенето (локомоцията). При него се извършват до голяма степен стереотипни движения. Всеки крак извършва движения в две фази - опорна и преместваща, при която кракът се движи назад, изтласквайки тялото напред. Ръцете извършват сходни движения с което балансират промените в центъра на тежестта. При ускоряване на крачката и при тичане общият модел на движението се запазва, но се променя времетраенето и донякъде последователността в движенията.



Фиг. 5.6. Гръбначномозъчен коленен рефлекс (при почукване под колянното капаче настъпва разгъване на подбедрицата). При съкращение на разгъваните инхибиторен междинен неврoн потиска невроните на мускулите сгъвачи.

Двигателните неврони на гръбначния мозък са различни по форма и функция. Повечето от тях са а-мотоневрони, които инервират съкратителните мускулни влакна. Потенциалите на действие на тези неврони предизвикват в нервно-мускулния синапс освобождаване на медиатора ацетилхолин, който предизвиква мускулното съкращение. Друг вид, по-малки, са у-мотоневроните, които са свързани с инервацията на специализирани (интра-фузални) влакна, които представляват мускулни рецептори.

Въпреки рефлексния си характер гръбначномозъчната регулация може да търпи модулиращи влияния от низходящите двигателни системи.

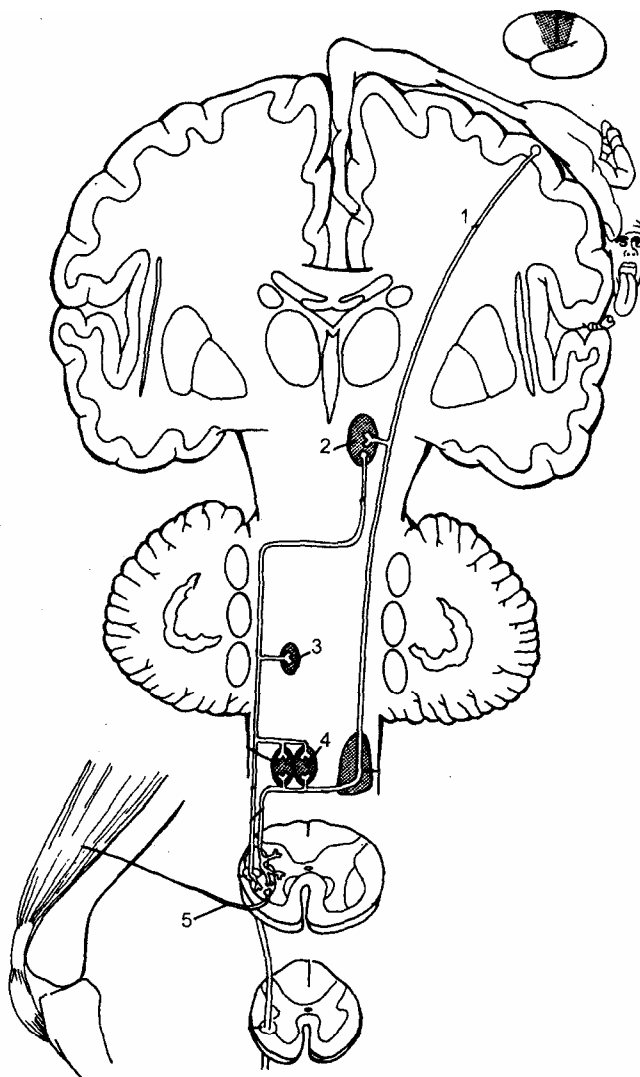
Регулация на движенията от структури над гръбначния мозък. От

разположената в предната централна извивка двигателна зона на кората, започва т.нар. пирамиден път (фиг. 5. 7). Той се изгражда от аксоните на пи-рамидните клетки в мозъчната кора и продължава без прекъсване до двигателните неврони на гръбначния мозък. В областта на продълговатия мозък пирамидните пътища се кръстостват, така че всяка хемисфера инервира мускулите на противоположната страна на тялото.

От ретикуларната формация на средния мозък и моста и от вестибуларните ядра започват нисходящи пътища, които регулират мускулния тонус за запазване позата и равновесието на тялото. Отделен нисходящ път достига само до шийните и първите гръдни сегменти на гръбначния мозък и е свързан с регулиране на движението на главата в съответствие с очните движения.

Базалните ядра имат връзки с кората на крайния мозък и с мозъчния ствол и регулират мускулния тонус и мускулните съкращения като ги променят съобразно нуждите за извършване на дадено движение. Те имат също така значение при започване на волевите движения. Установено е, че при изпълнение на волеви движения, неврони в базалните ядра се активират няколко милисекунди пред тези в коровата двигателна зона. Медиатор в базалните ганглии е допаминът. При увреждане на базалните ганглии се наблюдава заболяването Паркинсонизъм, което се характеризира с забавена двигателна активност, трайно повишен мускулен тонус и тремор (неволеви малки по размер съкращения). При това заболяване се наблюдава и упадък в интелектуалните възможности.

Регулация на движенията от малкия мозък. Малкият мозък участва в регулацията на мускулния тонус и в текущата корегиреща регулация на движенията, така че те да съвпадат напълно с "двигателния образ" на волевото движение (вж. по-долу) и да бъдат точно съгласувани във времето и пространството. Плавното извършване на едно движение изисква преодоляване на инерционни сили, както в началото на движението, така и в неговия край. Малкомозъчната регулация на движенията е несъзнателна. Несъзнателно се извършва преразпределението на мускулния тонус за запазване на равновесието и точната координация при съкращението на различни групи мускули. Наблюденията на болни с малкомозъчни увреждания показват, че нарушенията в движенията не са от типа на парези или парализи. Всички движения могат да се извършват, но те са неточни. Достигането на целта е след множество допълнителни движения. Тази неловкост и неточност на движенията носи наименованието малкомозъчна *атаксия*.



Фиг. 5. 7. Регулация на движенията от структури над гръбначния мозък.

1 - от разположената в предната централна извивка двигателна зона на кората, започва пирамидния път. В областта на продълговатия мозък пи-рамидните пътища се кръстостват, така че всяка хемисфера инервира мускулите на противоположната страна на тялото; 2, 3 и 4 - ядра в средния мозък, моста и ретикуларната формация, от които започват нис-ходящи пътища, които регулират мускулния тонус; 5 - двигателен нев-рон, който инервира скелетен мускул.

Регулация на движенията от вестибуларната система. Мозъкът получава непрекъснато информация от кожата, мускулите и ставите за взаимното разположение на различните части на тялото. Това позволява дори при зат-

ворени очи да можем да преценим движението в ставите и положението на частите на тялото една спрямо друга, но не е достатъчно за да определим положението на цялото тяло в пространството и неговото движение. Под въздействие на земното притегляне, или когато върху тялото действат външни сили, които променят положението му в пространството, а така също и привеждащи го в движение с различни ускорения, за осъществяване на нормалните двигателни функции се включва и информация от вестибуларната сетивна система. Тя спомага също така за координиране на очните движения, при което образите върху ретината независимо от движенията на главата и тялото създават стабилен образ, без раздвояване (вж. гл. 8).

За рефлексната регулация на позата и равновесието особено значение имат връзките на вестибуларните ядра с малкия мозък и гръбначния мозък.

Регулация на позата. Регулацията на позата е пряко свързана с регулацията на мускулния тонус. Тя най-общо може да се определи като активно противодействие на отместване на тялото вследствие на земното

притегляне и на различни ускорения. Всяко волево движение е свързано със съответни промени в позата и преразпределение на мускулния тонус. В този случай регулацията е по типа на правата връзка като промените в мускулния тонус изпреварват очакваните промени в позата вследствие на изпълняваното движение. Това обаче не винаги е достатъчно и точната регулация е възможна при допълнителното включване на обратна връзка, така че да се отчете и ефектът от движението. Това най-често става по рефлексен път с участието на звена от мозъчния ствол, вестибуларните ядра и ретикуларната формация в моста и продълговатия мозък. Като резултат се повлияват едновременно различни мускулни групи, които със своите съкращения стабилизират тялото.

ВОЛЕВИ ДВИЖЕНИЯ

Волевите движения се различават съществено от рефлексните двигателни реакции. На първо място те са насочени към осъществяване на определена цел, която може да бъде достигната като се използват различни стратегии. Така например ако искаме да откъснем ябълка, това може да стане при свободен избор на коя да е от двете ръце, само с протягане, или с подскок, или с придърпване на клон, т. е. има няколко възможни стратегии на движения, с които ще се постигне една и съща цел. На второ място съществена особеност на волевите движения е подобряване на тяхната ефективност в хода на индивидуалния опит на човека. На трето място за възникване на волево движение не е необходим непосредствен сетивен стимул.

Волевите движения, поради целенасочеността си, предполагат висока степен на разчленяване и точна координация на движенията т. е. отделните

Физиология на мускулите и регулация на движенията 119

мускули би трябвало да се съкращават колкото се може по-независимо един от друг. Нека де си представим сложността на тези процеси в ръцете на изпълнител на цигулков концерт. Коровата регулация на движенията е свързана с въздействието върху сравнително малки групи мускули по отношение сила и посока на движението. При мускулатурата на тялото, свързана със запазване на позата и равновесието, разчленяването на мускулните движения е много по-маловажно. Напротив, там са налице определени фиксирани рефлексни, които позволяват по-ефективното запазване на позата.

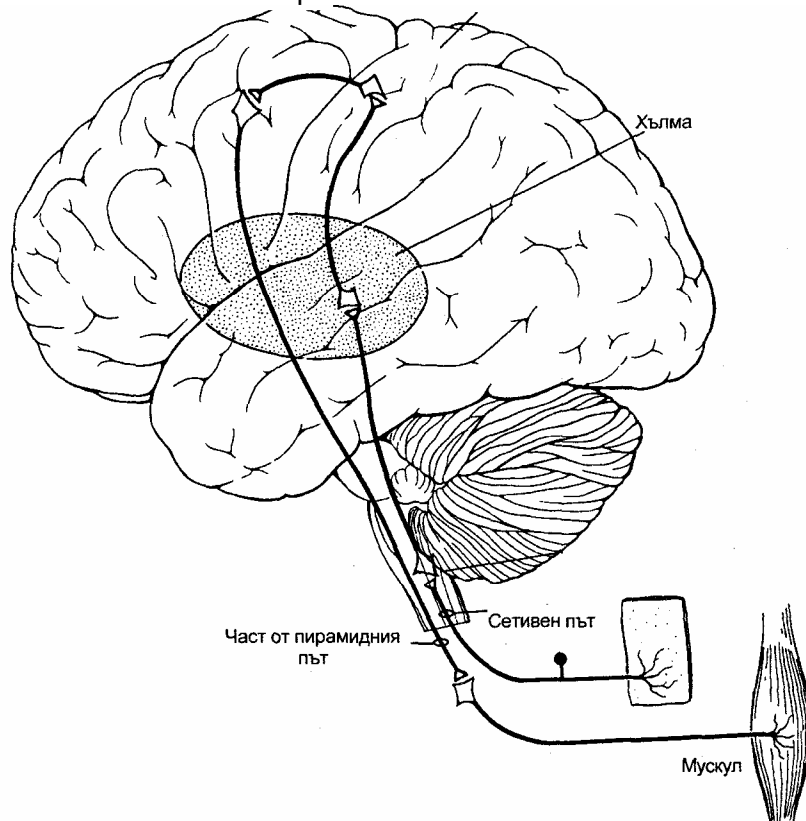
Всяко волево движение изисква сложна двигателна регулация, която включва изпълнение във времето и пространството на определена двигателна програма. Двигателната програма предвижда следната последователност на процеси:

1. *Идентификация и локализация на целта*, например ябълката която трябва да се откъсне, или топката, която трябва да се ритне
2. *Изграждане на определен двигателен образ за постигане на целта* - колко трябва да се вдигне ръката за достигане на ябълката, или колко крачки, с какъв размер са необходими за достигане топката, уточняване какви движения на кои части от тялото са необходими за постигане на целта - откъсването на ябълката, или ритането на топката, какво ще бъде участието на мускулите, които осъществяват непосредствено движението и на мускулите, осигуряващи позата на тялото и запазване на равновесието. В двигателната програма се изгражда образ на траекторията на движение на всяка част на тялото, която дава възможност за текуща корекция на скоростта и обема на движенията.
3. *Осъществяване на движението*. При осъществяване на движението се извършва непрекъснато сравняване на изградения първоначален двигателен образ със зрителната информация и информацията, постъпваща от двигателната система при извършване на движението. Именно това дава възможност за текуща корекция на скоростта и обема на извършваните движения. Осъществяването на волеви движения се съпътства от непрекъсната регулация с обратна връзка. Пример за двигателна регулация с обратна връзка може да бъде как човек се приспособява да ходи по разнообразни терени. Ходенето е до голяма степен автоматизиран процес, но при необичаен и неравен терен всяка крачка може да бъде различна по отношение повдигане на крака за преодоляване на височина, различна по размер за избягване на препятствие, различна по ангажиране на мускулни групи и сила на съкращението им.

Невроналните структури, в които протича регулацията на тези три фази, са с различна корова и подкорова локализация. Коровите зони, които участват във волевите движения, са освен първичната моторна корова зона, още и премоторната зона във челните дялове. Въпреки, че волевите движения се контролират непосредствено от моторната система, решението за тяхното осъществяване се формира в мотивационната система. Ние посягаме към чашата с вода при жажда, или към определен вид хранителни продукти в зависимост от евентуален витаминен дефицит в организма. Извършването на едно целенасочено движение ще бъде различно ефективно в зависимост от емоционалното състояние, дали индивидът е възбуден, тревожен, потиснат, или разсеян. Мотивационната система координира също така функцията на вегетативната нервна система, която осигурява съответствието между работата на вътрешните органи и физическата активност на организма.

От подкоровите структури значение имат малкият мозък, базалните ганглии, таламусът и мозъчният ствол. При осъществяване на вече заучени волеви движения голямо значение придобива и соматосетивната корова зона, която представлява коровото представителство на соматосетивната система (фиг. 5. 8).

Първична двигателна кора



Фиг. 5. 8. Волево движение в отговор на сетивен стимул.

Сетивният стимул достига до първичната соматосетивна кора, от където възбудянето се прехвърля към двигателната кора и по пирамидния път достига до скелетните мускули.

Соматотопичната организация в двигателните зони на кората (еж. фиг. 2. 14) и наличието на преки връзки кора-гръбначен мозък, осъществени от пи-рамидния път, допринасят значително за възможността за фина регулация на волевите движения. При електрическа стимулация на точки от първичната моторна зона се предизвикват съкращения на точно определени мускули или мускулни групи. Това е показано не само в експерименти със животни, но и при хора по време на неврохирургически операции. При това локализираното представителство на отделните части на двигателния апарат следват реалното пространствено разпределение на крайниците и частите на тялото. Например до представителството на предмишницата се намират полетата на пръстите на ръката. В моторната зона на кората има "моторна карта" на човешкото тяло. Движенията, предизвикани от дразнене на премоторната ко-рова зона са по-комплексни, често пъти координирани съкращения на мускули около повече от една става, а понякога и в двете половини на тялото.

Апраксия означава различни видове нарушения при извършване на волеви движения. Изразява се в трудност или невъзможност да се извършват добре заучени движения изискващи елементарна сръчност, без да има мускулна пареза/парализа, или нарушена сетивност. При нея също така не липсва мотивация за извършване на движението. Приема се, че причина за апраксия може да бъде недостатъчност във функцията на корови асоциативни полета. Така например при десностранно увреждане в теменната област могат да се появят трудности в извършване на движения за подреждане на елементи по определена схема, или на движения след определяне на дадени геометрични форми (напр. "постави големият триъгълник от лявата страна на средно голямата елипса"). В този случай апраксията е видимата част от недостатъчност в зрително-пространствената перцепция. *Идеомоторна апраксия* е загуба на способността да се извърши просто действие след словесна инструкция. Така например пациентът не изпълнява искането "забий този пирон в стената", въпреки че по своя инициатива, може да направи всичко необходимо за да закачи картина на стената. Идеомоторна апраксия се появява в някои случаи след мозъчен инсулт. От пациента се иска да се усмихне, или да си снесе косата, но той не го прави. След малко спонтанно извършва същото. В по-тежките форми на идеомоторна апраксия пациентите не могат да осъществят прости движения в определена последователност, въпреки, че сами по себе си движенията са възможни. Така например словесната инструкция "вземи от масата писалката, напиши името си на този лист, след това сгъни листа и го постави в пощенския плик", не може да се извърши. Приема се, че невъзможността да се осъществи движение след вербална команда се дължи на нарушена връзка между първичната и вторичните моторни зони и париеталните асоциативни полета.

Апраксията следва да се разграничава от атаксията, която настъпва при увреждания в малкия мозък (например процеси на демиелинизация), при която е смутена координацията на движенията, поради липса на коригиращата обратна връзка от страна на малкия мозък.

ГЛАВА 6. ЕНДОКРИННА РЕГУЛАЦИЯ В ОРГАНИЗМА И РОЛЯ НА ХОРМОНИТЕ ЗА ФУНКЦИИТЕ НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

ОБЩИ ПРИНЦИПИ НА ХОРМОНАЛНАТА РЕГУЛАЦИЯ

Функциите в човешкия организъм се регулират чрез хуморални фактори и нервни въздействия. Хуморалната регулация е еволюционно по-древна, но е запазила своето значение и във висшите организми, включително и човешкия. Хормоните са само част от общата хуморална регулация. Нервната регулация се е появила по-късно в еволюцията, но е претърпяла бурно развитие, което намира най-ясен израз в усъвършенстването на структурата и функциите на нервната система при висшите организми. Тези две форми на регулация не могат да бъдат напълно отграничени една от друга. Те взаимно си влияят и освен това имат области, в които се припокриват.

Хуморалната регулация в организма се осъществява чрез различни биологично активни вещества. Биологично активно вещество е това, което променя по специфичен начин функцията на даден вид клетки в организма. Така например нервният растежен фактор стимулира нарастването на аксоните на нервните клетки в централната нервна система. Медиаторът норадреналин, който се отделя от окончанията на симпатиковите нерви в сърцето, ускорява и усилва сърдечните съкращения.

Биологично активните вещества (хуморалните регулатори) са:

- *Хормони* в тесния смисъл на думата, които се отделят от жлезите с вътрешна секреция.
- *Тъкачни хормони*, които се отделят от нежлезисти клетки в различни органи и тъкани, като напр. бъбрек, бял дроб, сърце, плацента, и др.
- *Медиатори*, които се отделят от крайни окончания на нервни клетки (неврони в централната нервна система, крайни окончания на соматични и вегетативни периферни нерви). Медиаторите носят още наименованието невротрансмитери.
- *Растежни фактори*, които се произвеждат в бели кръвни клетки, клетки на съединителната тъкан и др. и предизвикват деление и увеличаване броя на някои видове клетки.

Хормоните се секретират от жлезите с вътрешна секреция и попадат направо в кръвта. За разлика от тези жлези, жлезите с външна секреция, като напр. слюнките жлези, потните жлези, жлезите, секретирани храносмилателни сокове и др., освобождават своите секрети върху повърхността на тялото, или в кухи вътрешни органи.

Жлезите с вътрешна секреция, наречени още ендокринна система, са следните:

- Хипофизна жлеза
- Тироидна (щитовидна) жлеза
- Паратироидни жлези
- Задстомашна жлеза
- Надбъбречни жлези
- Полови жлези

Главна характеристика на биологично активните вещества е това, че всяко едно от тях променя специфично функцията на даден вид клетки. Клетките, които съответно специфично се повлияват от хуморалните регулатори, носят наименованието *прицелни клетки*. Прицелните клетки притежават структури, наречени *рецептори*, които се свързват специфично с биологично активните вещества. За хормоните те носят наименованието хормонални рецептори. Така например в маточната мускулатура има клетъчни рецептори, чувствителни към хормоните на яйчниците. Поради наличието на такива специфични рецептори, както хормоните, така и всички останали хуморални регулатори проявяват своето действие в много малко количество и при много ниски концентрации в кръвта.

Хормоналните рецептори са:

- Белтъчни молекули, включени в клетъчната мембрана на прицелните клетки
 - Белтъчни молекули, намиращи се в цитозола или в клетъчното ядро
- Броят на рецепторите върху прицелните клетки определя ефекта на хормоните. Така например рецепторите за половите хормони, които се намират в структурите на хипоталамуса, определят влиянието, което тези хормони ще оказват върху формиране на половото поведение. Броят на рецепторите не е фиксиран, а може да се променя и по този начин да се променя и чувствителността на прицелните клетки по отношение въздействието на различните хормони. Така например, при високо ниво на женския полов хормон прогестерон, чувствителността на маточната мускулатура към естрогени (друг вид женски полов хормон) се намалява, и в матката няма контракции. Намалената чувствителност се дължи на намаляване, под действието на про-гестерона, на броя рецептори за естрогени. Това настъпва нормално в началните фази на бременността, с което се осигурява възможността за трайно

вгнездяване на оплодената яйцеклетка в маточната лигавица, и развитието на плода.

Хормон-рецепторните взаимодействия са твърде динамични. Едно много съществено взаимодействие е намаляване броя на рецепторите, когато кръвната концентрация на даден хормон е трайно повишена. Пример за това представлява лесното допълнително увеличаване на телесното тегло при хора, които са пълни, т.е. са с наднормено телесно тегло. При тях е намален броят на инсулиновите рецептори. Инсулинът е хормон, който се секретира от ендокринната част на задстомашната жлеза (останалата част секретира храносмилателни сокове, които се изливат в дванадесетопръстника) и има значение за оползотворяване на глюкозата. Инсулинът регулира навлизането на глюкозата в клетките и нейното използване като източник на енергия. Секретцията на инсулин нормално се стимулира след нахранване, особено когато приетата храна е богата на въглехидрати. При хората, натрупали свръхтегло, инсулинът е бил продължително време повишен и с това се е предизвикало намаляване броя на инсулиновите рецептори. По този начин приеманата в последствие храна, и по-специално нейните въглехидратни съставки (глюкозата), не се оползотворяват и се натрупват като мастна тъкан, т.е. в основата на затлъстяването стои едно болестно намаление на броя на хормоналните инсулинови рецептори.

Физиологичните ефекти на хормоните могат да се класифицират по следния начин:

1. *Регулиране постоянството на вътрешната течна среда* на организма. Това включва регулация на въглехидратната, белтъчна, мастна, водна и солева обмяна.
2. *Регулиране растежа, развитието и репродукцията* на организма. Растежът е увеличаване на размера на човешкото тяло, което нормално настъпва при израстване на детето. развитието е процес, който включва усъвършенстване на функциите. Появата на говор и усъвършенстване на двигателни умения, включително и ходенето, са израз на развитието на организма. В този смисъл развитието на организма е тясно свързано със структурното и функционално усъвършенстване на нервната система.
3. *Регулиране активността на централната и вегетативна нервна система.* Механизмите на тези хормонални ефекти е улесняване на синаптично предаване, увеличаване броя на рецептори за определени медиатори и др. Така например тироидните хормони повишават броя на рецепторите за медиаторите на симпатиковата нервна система и по този начин засилват нейните ефекти. При един индивид с хиперпродукция на тироидни хормони лесно настъпва сърцебиене (участява-не на сърдечната дейност) при емоционално вълнение. Причината е, че при увеличения брой рецептори за адреналина и норадреналина, сърдечните ефекти ще бъдат засилени. Влиянието на хормоните върху нервната система намират израз дори и в някои психотични разстройства, като например страхови и афективни разстройства при хи-пертиреоидизъм, анорексия нервоза (болестно безапетитие) при хипо-функция на хипофизната жлеза), психогенна полидипсия (свръхпиене на вода) при хипопродукция на антидиуретичния хормон от задния дял на хипофизата и др.
4. *Регулиране на поведението.* Всички хормони, които имат влияние върху нервната система, като тироидните, надбъбречните корови и половите хормони, имат отношение към регулация на поведението. Хормоните имат значение още от най-ранни периоди на развитие за формиране на невронални центрове свързани с определени поведенчески прояви. Твърде демонстративни в това отношение са опитите с кастрация на новородени мъжки плъхчета. Две седмици по-късно на тези опитни животни се присаждат отново тестиси, или се инжектира системно мъжкият полов хормон тестостерон, така че през цялото понататъшно развитие, хормоналното ниво е нормално. Полова зрялост плъховете достигат на около три-месечната си възраст. Тези опитни животни, които са били кастрирани в първите две седмици от живота си, въпреки последващата пълна хормонална компенсация на липсващия тестис, не развиват нормално полово поведение при достигане на половата си зрялост. Това показва, че за формиране на полово поведение е необходимо през определен критичен период от развитието до мозъчните центрове, регулиращи това поведение, да достига тестостерон.

Хиперфункция и хипофункция на ендокринните жлези. За функцията на всяка ендокринна жлеза могат да се разграничат състояния, при които има засилена секреция, хиперпродукция на даден хормон (физиологичните ефекти на съответния хормон са засилени), или състояния при които секретцията е намалена (физиологичните ефекти на съответния хормон са отслабени), и съответно се появяват промени дължащи се на хипопродукция. Познаването на тези отклонения от всички лица, които се грижат за физическото или психическо здраве на хората, е от голямо значение, защото те могат да бъдат съответно коригирани - чрез лекарствено потискане на някои хормони, чрез оперативни интервенции при състояния на хиперпродукция, дължаща се на туморообразно разрастване на някоя жлеза, или чрез допълнително даване на лекарствени хормонални препарати при хипофункция на някои жлези. Последното носи наименованието заместваща терапия и спасява живота и физическото и психическо здраве при заболявания като диабет, хипопродукция на тироидни хормони и др.

РЕГУЛАЦИЯ НА ХОРМОНАЛНАТА СЕКРЕЦИЯ И ХОРМОНАЛНАТА АКТИВНОСТ

Функцията на жлезите с вътрешна секреция се регулира чрез:

1. *Въздействия от вегетативната нервна система.* Някои ендокринни жлези са инервирани от вегетативни нерви. Така например парасимпатикови импулси усилват секретцията на инсулин, а симпатикови - секретцията на адреналин от сърцевината на надбъбречната жлеза.

2. *Невросекрети от хипоталамуса и хормони на предния дял на хипо-физната мелеза.* Наред с нервната система, хормоните са вторият главен път за пренасяне на информация между отделните органи и системи на организма. Регулацията на хормоналната секреция следва да промени тяхното участие съобразно моментните нужди на организма. Хипоталамусът има множество връзки с подкоровите ядра на сетивните системи, с кората на главния мозък и с лимбичната система. До него достигат импулси, които отразяват анализа на сетивната информация по отношение на външната и вътрешна среда на организма. Неговите влияния върху ендокринните жлези адаптират функцията им към нуждите на организма. Това се осъществява чрез произвеждане на либерини, наречени още *освобождаващи хипоталамични хормони* и статини, наречени още *потискащи хипоталамични хормони*, които регулират секрецията на хормоните секретирани от предния дял на хи-пофизната жлеза.

3. *Състава на плазмата.* Концентрацията на калций в кръвта определя секрецията на хормона на паратироидните жлези, а концентрацията на глюкозата в кръвта - секрецията на инсулин.

4. *Ритмиката на биологичните процеси* - денонощна, сезонна и възрастова. Някои хормони имат собствен денонощен ритъм. Така например хормонът на надбъбречната кора кортизол има най-висока секреция в ранните сутринни часове. При всички бозайници секрецията на половите хормони е възрастово определена, а при повечето животни има подчертано сезонен характер. Ритмиката на биологичните процеси често пъти се синхронизира с периодите на осветеност, т.е. смяната на деня с нощта, или сезонните промени в продължителността на деня. Така например при ескимосите жените престават да овулират през дългите полярни нощи. При птиците удължаване на периода на дневната осветеност през пролетта е стимул за гонадотропната секреция на предния дял на хипофизната.

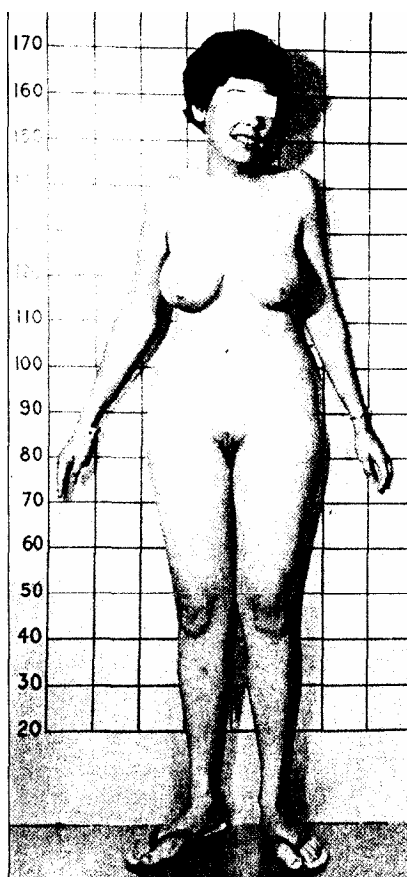
Секретираните количества хормони проявяват различно действие в зависимост от редица фактори, които определят тяхната биологична активност.

Биологичната активност на хормоните се регулира чрез:

1. *Свързването на хормоните с плазмени белтъци* - като се изключат хормоните, които по химическа структура са белтъци, останалите, като тироидните хормони, хормоните на кората на надбъбречната жлеза и половите хормони се свързват с плазмени белтъци. От общото количество, което циркулира в кръвта, между 30 и 60% може да бъде в това свързано състояние. В тази свързана форма хормоните на практика губят биологичната си активност, защото не могат да проникват в прицелните клетки. Така например при повишено плазмено ниво на произвеждания от надбъбрека, както в женския, така и в мъжкия организъм, женски полов хормон естроген, количеството на плазмения белтък, който свързва мъжкия полов хормон тестостерон, се увеличава. В резултат на това свободният тестостерон се намалява и тестостероновите ефекти също намаляват - такива индивиди имат по-слабо изразени вторични полови признаци, като окосмяване, скелетната мускулатура и др. Подобно "феминизиране" се наблюдава по същите причини и при хипопродукция на тироидни хормони и при затлъстяване.

2. *Броят и чувствителността на хормоналните рецептори.* Освен споменатите по-горе промени в броя на хормоналните рецептори, тук може да се споменат и някои форми на наследствени отклонения, като например генетично обусловената липса на тестостероновите рецептори. При това сравнително рядко болестно състояние се наблюдава при генетично определен мъж и при наличие на нормално секретирани семенници, липса на всякакви вторични мъжки полови признаци, поради невъзможността циркулиращият тестостерон да упражни своите клетъчни действия (фиг. 6. 1).

3. *Разграждането на хормоните и тяхната екскреция през бъбреците.* Всички секретирани от ендокринните жлези хормони имат сравнително кратък живот - от порядъка на няколко минути. Те прекратяват съществуването си чрез метаболитно очистване - разграждат се в самата плазма, или в черния дроб, и чрез бъбречно очистване, като се екскретират с урината. Метаболитното очистване в някои случаи се подлага на специална регулация. Така например при стрес разграждането на кортизола (хормон от надбъбречната жлеза, осигуряващ множество необходими за състоянието на стрес промени в организма), което нормално се извършва в черния дроб, е забавено и по този начин активността му се увеличава. Обяснението е, че симпатиковата стимулация, която съпътства състоянията на стрес, предизвиква потискане на ензимите, разграждащи кортизола.



Фиг. 6. 1. Индивид със синдрома на андрогенна нечувствителност - пълна липса на рецептори за тестостерон и невъзможност циркулиращият тестостерон да упражни своите клетъчни действия. Виждат се вторични полови признаци характерни за женски индивид, въпреки че индивидът е с мъжки генетичен пол (XY хромозома).

АНАТОМОФИЗИОЛОГИЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА НА ЕНДОКРИННИТЕ ЖЛЕЗИ ХИПОФИЗА

Хипофизата представлява окръглено телце с големина на лешник, разположено в основата на черепа. С тънко стебло се свързва с хипоталамуса. В това стебло преминават аксони на нервни клетки, които са намират в ядра на хипоталамуса, а изливат секрета си в задния дял на хипофизата. Преминават също така кръвоносни съдове, които достигат до секретиралите клетки в предния дял на хипофизата. Чрез тази връзка от кръвоносни съдове в хипофизата постъпват невросекретите от хипоталамуса - освобождаващите и потискащите хипоталамични хормони (невропептиди). Хипофизата се състои от два различни по устройство дялове: преден и заден (фиг. 6.2).

Предният дял на хипофизата секретира следните хормони:

Хормон на растежа. Под неговото действие се увеличава телесната маса до размерите, които са наследствено определени. Основното действие на този хормон е да усилва процесите на синтеза при обмяната на веществата. В периода на растеж той усилва нарастването на костите на скелета - процес, който завършва в края на пубертета. Хиперпродукцията на хормона на растежа през този възрастов период причинява нарастване до гигантски ръст - състояние, наречено *гигантизъм*. Хипопродукцията му през ранната детска възраст и пубертета води до изоставане в растежа - *джуджешки ръст*. Изоставането в растежа през този период не се съпътства от изоставане в развитието. Хора с джуджешки ръст, както и тези с гигантизъм, имат нормално развит интелект и възможности за двигателна координация и могат пълноценно да изпълняват различни професии. Хиперпродукция на растежния хормон в млада и зряла възраст, когато израстването на височина е завършено, води до заболяването *акромегалия*. То се изразява в увеличение размера на дланите и стъпалата, долната челюст и костите на лицевия череп.

Растежният хормон се секретира през целия живот на човека. Секрецията му се засилва при състояния на стрес, след травми, при гладуване или усилено физическо напрежение. Секрецията му се регулира от хипоталамуса чрез освобождаващ и потискащ хормон.

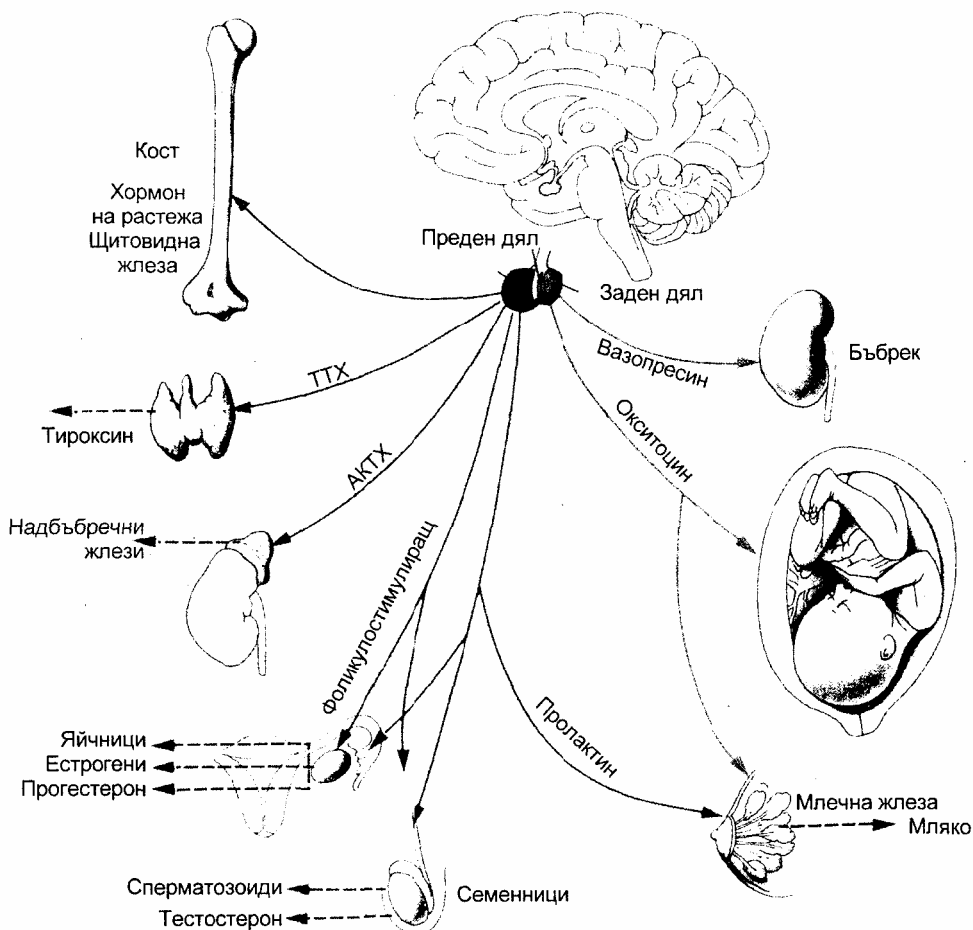
Адренокортикотропен хормон (АКТХ). Стимулира производството на хормони от кората на надбъбречните жлези. Той представлява хуморалната връзка между ЦНС и надбъбречните жлези. Секрецията му зависи от съответен освобождаващ хипоталамичен хормон и по този начин е под силното влияние на по-горните отдели на ЦНС. Целият информационен поток, който организмът приема за промените в околната среда и организиране на хормоналния отговор се осъществява чрез АКТХ и надбъбречните хормони. Той се секретира усилено при всички състояния на напрежение - нервно и физическо натоварване, травма, остра инфекция, жизнено опасна ситуация и др. Той е съществен фактор и във физиологичните промени, които настъпват в организма при всички случаи на емоционално предизвикана активация. За адаптирането на организма към състояния на напрежение надбъбречните хормони имат съществено значение, и без АКТХ тяхното пълноценно включване е невъзможно.

Тиреотропен хормон (ТТХ). Стимулира функцията на щитовидната жлеза. Под негово влияние щитовидната жлеза се уголемява, синтезира се и се освобождава по-голямо количество от хормона на тази жлеза - тироксин. Секрецията на ТТХ, подобно на секрецията на АКТХ, се регулира от освобождаващ и потискащ хипоталамични хормони. Освобождаващият хормон има голямо значение за поддържане постоянството на телесната температура (вж. гл. 12).

Фиг. 6. 2. Хормони на предния и задния дял на хипофизната жлеза

Гонадотропните хормони са два - фоликулостимулиращ и лутеинизиращ. Те регулират функцията на яйчниците при жената и семенниците при мъжа. Фоликулостимулиращият хормон регулира процеса на узряване на яйцеклетките в яйчниците и секрецията на женските полови хормони естрогени. При мъжа той регулира узряването на сперматозоидите в семенниците. Лутеинизиращият хормон подтиква разпукването (овулацията) на зреещия фоликул и стимулира образуването на жълтото тяло, в което също се произвежда женски полов хормон - прогестерон. При мъжа той регулира секрецията на тестостерон.

Прولاктинът стимулира млечната секреция от млечните жлези у жената. Неговото плазмено ниво се повишава рязко във времето около раждане-



то. По време на лактация той блокира действието на гонадотропните хормони върху яйчниците и обуславя липсата на менструация през първите месеци след раждане.

В експерименти на опитни животни е установено, че пролактинът участва в организиране на родителското и свързаното с него хранително поведение, насочено към изхранване на новородените. При мишки въвеждането на про-лактин активира инстинктивното поведение за изграждане на гнезда.

Хормони на задният дял на хипофизата. От задния дял на хипофизата се отделят два хормона, които по химична структура са неuropeптиди и се образуват в неврони, които се намират в хипоталамуса. Аксоните на тези неврони достигат до задния дял на хипофизата и освобождават хормоните окситоцин и вазопресин. Характерно за тези два хормона е, че те имат освен своите ефекти върху периферни прицелни органи, още и ефекти върху поведението.

Окситоцинът има важна роля в репродуктивната функция, включително и в установяване на положително социално поведение свързано с размножителния процес, като например отношенията майка-новородени. Окситоцинът има непосредствено значение за родовия процес, защото засилва съкращенията на маточната мускулатура по време на изтласкването на плода в хода на раждането. Чувствителността на матката към окситоцин се повишава в края на бременността, когато нивото на естрогените е високо. Окситоцинът

предизвиква също така съкращение на гладката мускулатура на млечните канали в млечните жлези и улеснява кърменето. Кърменето представлява един физически и емоционален контакт между майката и детето. Стимули за секрецията на окситоцин са тактилните дразнения на зърното на гърдата от сукането по време на самото кърмене. Отделеният окситоцин има от една страна влияние върху майчиното поведение, и от друга улеснява храненето на детето. Освен това като засилва съкращенията на матката, Окситоцинът ускорява нейното възстановяване след раждането. При некърмили жени този процес на възстановяване е забавен.

Окситоцинът има централен ефект да намалява психичните и физиологични ефекти на стреса. В експериментални условия е установено, че централно приложение на окситоцин в мозъчните стомахчета, намалява проявите на агресивно и страхово-обусловено поведение.

Вазопресин. Познат е още под наименованието антидиуретичен хормон. Вазопресинът е пример за хормон неuropeптид с едновременно периферно и централно действие. Периферният ефект на вазопресина е намаляване количеството отделена урина (диурезата). Оттук произлиза и наименованието му, антидиуретичен хормон. Прицелният орган за това негово действие е бъбрекът. С това свое действие вазопресинът регулира телесното съдържание на вода и по този начин се явява един от основните хомеостатични хормонални

регулатори. Централните му действия са върху поведението за прием на вода - стимулиране на жаждата и засилване проявите на стрес.

Секрецията на вазопресина се регулира от осмоларитета на кръвната плазма и от ефективния обем циркулираща кръв т.е. количеството кръв, което се намира във важните за живота органи сърце, мозък и бели дробове. Осмоларитетът е показател за концентрацията на соли и други нискомолекулярни съединения в даден разтвор. Секрецията на вазопресина се стимулира при увеличаване на осмоларитета и при намаляване на обема циркулираща кръв. И двете състояния представляват нарушение на вътрешното постоянство в организма и ефектите на вазопресина го коригират. В ядрата на хипо-таламуса невроните, които секретират вазопресина, са чувствителни към осмоларитета на плазмата и носят наименованието *осморецептори*. Повишаването на осмоларитета е сигнал за недостиг на вода в организма и секрецията на вазопресина се засилва. Под въздействие на отделения вазопресин се отделя малко количество концентрирана урина и водното съдържание на организма се възстановява. Рецепторите, чувствителни към обема циркулираща кръв, са разположени в големите венозни съдове и предсърдията на сърцето. При кръвоизлив или при силно обезводняване на организма кръвона-пълването на сърцето намалява и това стимулира секрецията на вазопресин.

Продукцията на вазопресин се увеличава при емоционални напрежения, физическа работа, болка. Приемането на спиртни напитки потиска секрецията на хормона и количеството отделена урина нараства.

ТИРОИДНА (ЩИТОВИДНА) ЖЛЕЗА

Разполага се в предната част на шията - пред гръкляна и горната част на трахеята. Главният хормон на тироидната жлеза е *тироксинът*. За синтеза му е необходим йод и клетките на жлезата имат способност да извличат йода от кръвната плазма. При недостатъчен прием на йод, което се наблюдава обикновено при липсата му в питейната вода, може да настъпи хипофункция на жлезата поради намалена синтеза на тироксин. Това се наблюдава най-често в планински райони. Главните физиологичните ефекти на тироксина са следните:

1. *Регулация на нормалния растеж и развитие на организма.* При хипофункция на жлезата нормалният растеж изостава. За разлика обаче от ефекта на растежния хормон, при който има смущения само в ръста, без смущения в развитието, тироксинът е необходим за развитието на нервната система. Ми-елинизацията на нервните влакна при хипофункция на жлезата е непълноценна и това довежда до изоставане в умственото развитие и двигателната координация. При тежките форми това състояние е известно като *кретенизъм*.

Хипофункцията на тироидната жлеза може да има и съвсем дискретни форми, които обаче съвсем не следва да се пренебрегват, защото при тези дискретни форми, индивидите, привидно добре развити, всъщност не достигат генетично зададеното си ниво на интелигентност.

2. *Тироксинът влияе на дейността на нервната система.* Той ускорява протичането на нервните процеси, повишава възбудимостта на нервните клетки и възбудимостта на структурите, инервирани от симпатиковата нервна система.

3. *Тироксинът повишава обмяната на веществата.* Тироксинът предизвиква увеличаване на скоростта на обменните процеси във всички клетки на организма. Засилени са процесите на разграждане, поради което при хипер-продукция на хормона се намалява телесното тегло.

4. *Тироксинът повишава телесната температура.* При усилената обмяна на веществата се освобождава повече енергия, която се превръща в топлина и телесната температура се повишава. Това е главният хормон, който има значение за повишаване на топлопродукцията и оттам за поддържане на нормалната телесна температура при охлаждане на тялото.

При хиперфункция на жлезата (заболяване, носещо наименованието ти-реотоксикоза) пациентите са силно възбудими, емоционално лабилни, лесно плачат, страдат от безсъние. Имат ускорена сърдечна дейност и се

оплакват от сърцебиения, които настъпват при малко усилие или емоционално възбуждане. Последното е резултат на повишената чувствителност на сърцето към симпатиковата инервация и циркулиращия в кръвта хормон на сърцевината на надбъбречната жлеза адреналин.

При хипофункция на тироидната жлеза при израсли индивиди се развива заболяването *микседем*. Наименованието произлиза от промените в кожата на тялото - задебеляване, загрубяване и оток, но признаците от страна на нервната система са по-съществени. При болните се наблюдават мудност в движенията и говора, забавеност на мисловните процеси, безинициативност и сънливост.

Хормоналната дейност на тироидната жлеза се регулира от тиреотропния хормон на предната хипофиза и съответно от освобождаващ тиреотропен хормон от хипоталамуса. Тази регулация има ключово значение за повишаване на обмяната на веществата при състояния на напрежение и за терморегулацията в условия на охлаждане.

ПАРАТИРОИДНИ (ОКОЛОЩИТОВИДНИ) ЖЛЕЗИ

Те представляват 4 малки телца, колкото оризови зрънца, разположени зад тироидната жлеза. Хормонът на околощитовидните жлези е наречен па-ратхормон и регулира калциевата обмяна в организма. Хиперфункцията на

жлезата предизвиква извличане на калция от костите, при което костната структура се разрежда и те стават по-чупливи.

ЗАДСТОМАШНА ЖЛЕЗА

Разположена е в коремната кухина зад стомаха. Тя е жлеза със смесена секреция - външносекреторна част, в която се образува храносмилателен сок, който се излива в дванадесетопръстника и вътрешносекреторна, в която се секретират няколко хормони, от които най-важни са *инсулин* и *глюкагон*.

Главното физиологично действие на хормоните на задстомашната жлеза е да регулират въглехидратната обмяна и нивото на кръвната захар. Въглехидратите, които приемаме с храната - скорбялата, плодовата захар, трапезната захар, се разграждат в храносмилателния тракт и се резорбират главно под формата на глюкоза. Чрез кръвта глюкозата достига до всички клетки в организма. Тя представлява основен източник на енергия. *За мозъчните клетки глюкозата е единственият източник на енергия.* Поддържането на постоянството на кръвната захар, т.е. на концентрацията на глюкоза, е един от най-важните параметри на вътрешното постоянство в организма. Намаляване на кръвнозахарната концентрация носи наименованието *хипогликемия*, а нейното увеличаване - *хипергликемия*. Хипогликемията е застрашаващо живота обстоятелство, което води до загуба на съзнанието (хипогликемична кома). Хипергликемията е главният признак на заболяването захарен диабет, което има широко разпространение и голямо социално значение, защото води до увреждане на много органи (бъбреци, сърце, кръвоносни съдове на крайниците, ретината на окото и др.).

Главните физиологичните действия на инсулина са следните:

Инсулинът е единственият хормон, който намалява нивото на кръвната захар. Той улеснява навлизането на глюкозата в клетките на скелетните мускули и мастната тъкан и увеличава нейната използваемост като енергиен източник във всички клетки и тъкани на организма. За нервните клетки, еритроцитите и сперматозоидите е единственият източник на енергия.

Инсулинът стимулира синтеза на белтъци. По този начин той допълва действието на растежния хормон. Секрецията на инсулин се регулира от нивото на кръвната захар и от па-расимпатиковата инервация. При повишаване на концентрацията на глюкоза в кръвта, както е след нахранване, секрецията на инсулин се усилва. Инсулин се секретира и при вкусово усещане за сладко - като една изпреварваща регулация преди още глюкозата от храната да е резорбирана. Инсулиновата секреция се стимулира от парасимпатиковия дял на ВНС като част от общото й въздействие да адаптира организма за състояние "след нахранване".

Глюкагонът има противоположно на инсулина действие по отношение на кръвната захар. Той предизвиква хипергликемия като разгражда гликоге-на - формата, под която въглехидратите се складира в черния дроб и мускулите. Глюкагон се отделя в по-големи количества при състояния на напрежение. Секрецията на глюкагона се стимулира от хипогликемия.

НАДБЪБРЕЧНИ ЖЛЕЗИ

Разположени са върху горния полюс на двата бъбрека и имат форма на малки пирамидки. Те се състоят от две различни по строеж и функция части - кора и сърцевина. В ендокринно отношение тези две части са независими една от друга. Сърцевината представлява преформиран ганглий на симпати-кусовата нервна система.

Хормоните на сърцевината на надбъбречните жлези са адреналин и норадреналин. Същите вещества са и медиатори в крайните окончания на симпатиковите нерви. Съотношението между двете вещества е приблизително 80% адреналин и 20% норадреналин. Ефектите на тези хормони, които с кръвта достигат до всички части на организма, са приблизително същите като на симпатиковия дял на ВНС, но са по-продължителни. Адреналинът, който се отделя от надбъбреците, до голяма степен дублира ефектите на симпатикуса (вж. гл. 2). Отделянето на адреналин има силно мобилизиращ ефект за разгръщане възможностите на организма при състояния на напрежение. Така например е установено, че в момента на

раждане кръвната концентрация на адреналина у новороденото е около 20 пъти по-висока от нормалната. Моментът на раждане представлява голямо изпитание за приспособителните възможности на организма на новороденото по отношение поддържане на телесната температура, самостоятелно дишане, справяне с многобройните, често пъти твърде агресивни външни стимули и др. Първият видим признак за високата плазмена концентрация на адреналина са силно разширените зеници на очите, защото адреналинът разширява зениците (в този смисъл нека да си припомним израза "с разширени от ужас очи").

Основните ефекти на адреналина са следните:

- Има силно изразен хипергликемичен ефект;
- Учестява и усилва сърдечните съкращения и повишава артериалното налягане, с което се подобрява кръвоснабдяването на всички органи и тъкани;
- Разширява дихателните пътища и улеснява дишането;
- Свиwa слезката, където има резервен обем кръв. С това количеството циркулираща кръв се увеличава и се подобрява кръвоснабдяването;

Ако си представим, че организъмът е подложен на усилено физическо натоварване, веднага се вижда, че всяка една от тези промени е с приспособителен характер.

Секрецията на хормоните на сърцевината на надбъбречните жлези се стимулира от симпатиковата нервна система. Симпатиковата активация във всички случаи се дублира и допълнително засилва от секретирания адреналин.

Хормоните на кората на надбъбречните жлези по своята химическа структура са стероиди, каквито са и половите хормони. Те са три групи: глюкокортикоиди, минералкортикоиди и надбъбречни полови хормони.

Глюкокортикоидите с главен представител *кортизол*. Секрецията на надбъбречните глюкокортикоиди се регулира от аденокортикотропния хормон (АКТХ) от предния дял на хипофизната жлеза. По този начин всички стимули, приети от сетивните системи, свързани с алармени ситуации, се предават на надбъбречната кора.

Действието на глюкокортикоидите е насочено предимно към:

- Регулиране на въглехидратната, белтъчна и мастна обмяна на веществата. Стимулира се процеса на глюконеогенеза (образуване на глюкоза от невъглехидратни източници), с което се повишава нивото на кръвната захар. При състояния на гладуване, или при усилена физическа активност, това е допълнителното образуване на глюкоза като основен енергиен източник. Настъпва силно изразено разграждане на белтъците в тъканите и концентрацията на аминокиселини в кръвта нараства. Те са главният източник за глюконеогенезата. Кортизолът предизвиква също така мобилизиране на мастните киселини от мастните депа. Мастните киселини са също източник на енергия за усилено работещите скелетни мускули и за сърдечния мускул. Когато за последните се осигурят енергийни източници по този начин, кръвната глюкоза остава в достатъчно количество за работата на нервната система.
- Поддържане работата на сърцето и състоянието на кръвоносните съдове при усилена дейност. Кортизолът поддържа съкратимостта на сърдечния мускул. Кортизолът е необходим също така за поддържане тонуса на кръвоносните съдове. При хипопродукция на кортизол сърдеч-но-съдовата система изгубва приспособителните си възможности за задоволяване нуждите от повишено кръвоснабдяване в различните съдови области.
- Противовъзпалително действие. Кортизолът се прилага в големи дози като лекарствено средство при различни заболявания с възпалителен характер и при автоимунни заболявания.
- Действие върху централната нервна система. Повишава психичната активности и ускорява протичането на когнитивни процеси. При споме-

натото по-горе приемане на високи дози кортизол настъпва приповдигнато настроение, досиgащо до еуфория, повишена инициативност и безсъние без да е придружено от усещане за умора.

- Организиране на състоянията на напрежение (стрес) в организма. За тези ефекти вж. гл. 11.

Минералкортикоиди с главен представител *алдостерон*. Алдостеронът усилва резорбцията на NaCl в бъбречните тубули и по този начин участва в поддържане постоянството на обема телесни течности.

Надбъбречни полови хормони - андрогени и естрогени. И двата вида хормони се секретират и при мъжете, и при жените. Те имат еднакъв строеж и твърде сходни ефекти с половите хормони, които се секретират в семенниците и яйчниците, поради което ще бъдат разгледани в този раздел. Съществуват обаче и някои техни особености. Надбъбречните полови хормони имат много определена функция във връзка с половото поведение. Те обуславят романтично-еротичните изживявания в половото поведение и могат да имат поддържащо въздействие върху възбудимостта на структурите, участващи непосредствено в репродуктивната активност. Поради тази причина индивиди, на които по медицински показания са отстранени семенниците, продължават да имат нормална полова активност.

Надбъбречните полови хормони имат роля за:

- Фенотипната полова диференциация, за разлика от генотипната, която се определя от наличието на половите хромозоми XX при жените и XY при мъжете;
- Формиране на вторични полови признаци;

- Формирането на мозъчните центрове, имащи отношение към половото поведение;

Хиперпродукция на Надбъбречните полови хормони при бременни жени води до раждане на момичета с белези на маскулинизация (ембрионално ан-дрогенизиране) - по-силно развит клитор и поведение в ранно детство, характерно за момчета. Хиперпродукция на Надбъбречните андрогени в детска възраст предизвиква също маскулинизация - у момчета настъпва преждевременен пубертет със спиране на растежа, развитие на външните полови органи, появяване на вторични полови признаци. При момичета се появява *вирилизъм* - окосмяване по лицето и по тялото от мъжки тип, което създава значителни психологични проблеми. И в двата случая се наблюдава повишена полова активност.

ПОЛОВИ ЖЛЕЗИ

Яйчниците са женските полови жлези. Семенниците са мъжките полови жлези.

Яйчниците са разположени в долната част на коремната кухина. В тях се образуват яйцеклетки, от чието оплождане започва репродукцията на човека и се секретират полови хормони. В яйчниците протичат циклични промени с период около 28 дни (*фиг. 6. 3*). При раждането на момичето в яйчниците му има около 400 000 незрели яйцеклетки. От тях в течение на годините на зрялата детеродна възраст, която започва след пубертета и завършва с настъпване на менопаузата (спиране на менструалния цикъл), узряват само около 400 яйцеклетки. В средата на всеки месечен цикъл се разпуква едно мехурче, в което се намира зрееща яйцеклетка - процес наречен *овулация*. Зрялата яйцеклетка се изхвърля навън от яйчника и попада в маточната тръба. Тя е най-голямата клетка в човешкия организъм - има размер 1,5 mm. Нормално оплождането на яйцеклетката става в маточната тръба докдето сперматозоидите идват с активно махаловидно движение на опашките си (*фиг. 6. 4*). Тя може да бъде оплодена само до 48 часа след овулацията. В маточната тръба яйцеклетката се придвижва към матката с помощта на ресничките на епитела. Ако е оплодена, се вгнездява в маточната лигавица и менструалният цикъл се прекъсва. Ако не е оплодена, тя се изхвърля с олющващия се епител на матката при следващата менструация. На мястото на разпукнатото мехурче на узрялата яйцеклетка се образува т.нар. *жълто тяло*, в което уриле-но се секретират яйчникови хормони. Ако настъпи оплождане, жълтото тяло допълнително нараства и се превръща в *жълто тяло на бременността*, което секретира прогестерон.

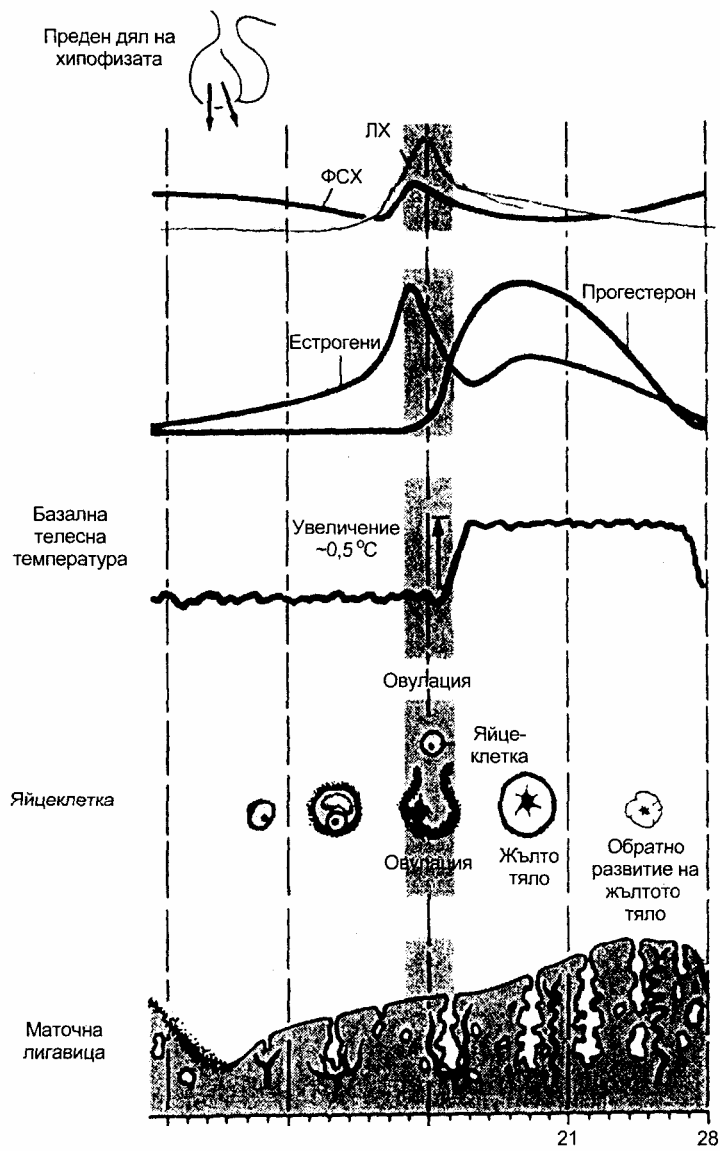
Естрогените и прогестеронът са хормоните, които се секретират в яйчниците. Тяхната секреция се регулира от хипофизата. Между продукцията на гонадотропни хормони от предната хипофиза и продукцията на яйчни-ковите хормони съществува регулация на принципа на обратната отрицателна връзка. Когато е високо нивото на естрогени и прогестерон, продукцията на фоликулостимулиращия хормон на хипофизата е потисната, и обратно, хипофизните гонадотропни хормони се увеличават при ниска продукция на яйчниковите. В началото на 28-дневния цикъл фоликулостимулиращият хормон стимулира узряването на яйцеклетката и постепенно повишава секрецията на естрогени. Близко до овулацията секрецията на лутеинизиращия хормон рязко се увеличава (*еж. фиг. 6.3*). Когато след овулацията се образува жълтото тяло, нивото на естрогени и прогестерон силно се повишава, а нивото на хипофизните хормони е ниско. На принципа на тази зависимост се основава възможността за регулиране на оплождането с хормонални контрацептивни препарати. Те съдържат естрогени и прогестерон. Приемането им поддържа високо плазменото ниво на тези хормони, което от своя страна потиска секрецията на хипофизните гонадотропни хормони. Настъпва цикъл

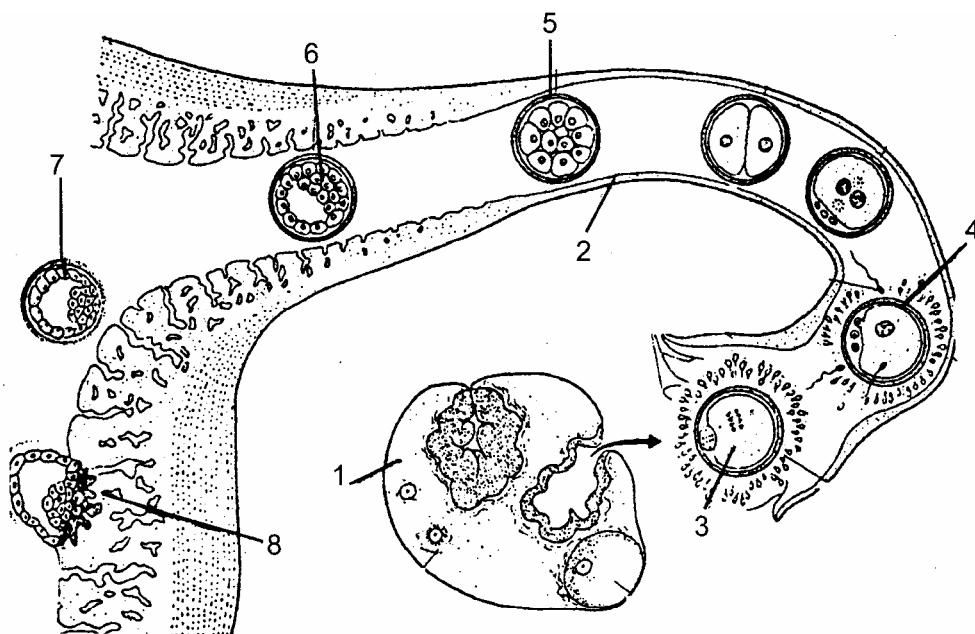
без овулация, защото при липсата на фоликулостимулиращ хормон няма узряване на оплодителноспособна яйцеклетка.

Дни i 7 14

Фиг. 6. 3. Циклични промени в женския организъм.

От горе надолу: цикличност в секрецията на хормони от предния дял на хипофизата, от яйчниците, увеличение на телесната температура по време на овулацията, зрееенето на яйцеклетката и овулацията, промени в маточната лигавица. ФСХ - фоликулостимулиращ хормон; ЛХ - лутеинизиращ хормон. Показан е цикъл без оплождане.





Фиг. 6. 4. Оплождане и вгnezдяване на оплодена яйцеклетка.

1 - яйчник; 2 - маточна тръба; 3 - отделена яйцеклетка; 4 - оплождане; 5, 6, 7 - последователни деления на оплодената яйцеклетка, при което се получава клетъчно струпване; 8 - вгnezдяване в маточната лигавица. Плацентата се развива от клетките с които яйцеклетката се вгnezдява в маточната лигавица.

Маточната лигавица също претърпява циклични промени. Във времето когато фоликулът с яйцеклетка нараства, маточната лигавица също се разраства и обогатява със жлезни структури. Това създава благоприятни условия за вгnezдяването на евентуално оплодена яйцеклетка. Ако оплождане не настъпи, маточната лигавица се олющва. Това се съпътства от кръвотечение - менструация.

Ефектите на естрогенните хормони са следните:

- Ускоряват нарастването на костния скелет и на скелетните мускули по време на пубертета.
- Оформят половите органи до състояние на полова зрялост и възможност за репродукция - процес, който протича по време на пубертета.
- Регулират развитието на вторичните полови признаци - разрастване на външните полови органи и матката, окосмяване от женски тип, (в областта на срамното възвишение във формата на триъгълник), разрастване на млечните жлези, натрупване на подкожна мастна тъкан в областта на таза.
- Поддържат възбудимостта на рефлексния нерв център в гръбначния мозък свързан с осъществяването на половите рефлексни на репродукцията.
- Поддпомагат оплождането като поддържат възбудимостта на гладката мускулатура на маточните тръби - съкращенията на тази мускулатура благоприятстват придвижването на сперматозоидите.

Прогестеронът се нарича още хормон на бременността, защото неговите въздействия благоприятстват вгnezдяването на оплодената яйцеклетка и износването на бременността. През втората половина на 28-дневния цикъл прогестеронът стимулира разрастването на маточната лигавица, а по време на бременността намалява чувствителността на маточната мускулатура към действието на естрогените и окситоцина, с което се избягват контракции на маточната мускулатура. До третия месец на бременността прогестерон се произвежда от жълтото тяло на яйчника, а след това - от плацентата (вж. по-долу)

Семенниците са разположени извън коремната кухина и са обвити в кожна торбичка - скротум (мъдница). Изградени са от нагънати каналчета, в които се образуват сперматозоидите. В междинни клетки се образува мъжкият полов хормон тестостерон. Наличието на семенници е първичен полов признак и се определя генетично от наличието на XY хромозоми. Семенниците се оформят още през шестата седмица след оплождането и наскоро след това започва производството на тестостерон. Под действието на този ембрионално секретирани тестостерон става оформянето на мъжките полови органи у новородените. В края на ембрионалното развитие семенниците се придвижват до скротума. За нормалната сперматогенеза (образуване на зрели сперматозоиди) е необходима температура, по-ниска от вътрешната телесна

температура. Ако семенниците не се смъкнат в скротума, а останат в коремната кухина, не се образуват оплодителноспособни сперматозоиди. Това състояние се нарича *крипторхизъм* и подлежи на оперативна корекция в ранна детска възраст.

Сперматогенезата започва през пубертета под стимулиращото действие на фоликулостимулиращия хормон. Узряването на сперматозоидите е непрекъснат процес и в семенните каналчета отвън навътре се намират сперматозоиди с различна зрялост. Сперматозоидът е полова клетка, която се състои от глава, шийка, свързваща част и подвижна опашка. В главата се намира ядрото на клетката.

Тестостеронът е мъжкият полов хормон. Секрецията му се регулира от лутеинизиращия хормон на хипофизата.

Ефектите на тестостерона са следните:

- Ускорява нарастването на костния скелет и особено на скелетните мускули по време на пубертета. Оформят се мъжки тип пропорции на тялото с широки рамене и тесен таз.
- Осигурява нормалното протичане на сперматогенезата в семенниците
- Има основно значение за оформяне на половите органи до състояние на полова зрялост и възможност за репродукция - процес, който протича по време на пубертета.
- Регулира развитието на вторичните полови признаци - разрастване на външните полови органи, окосмяване от мъжки тип по цялото тяло, а в областта на срамното възвишение във формата на трапец, увеличаване размера на гръкляна, от което следва промяна в тембъра на гласа.
- Поддържа възбудимостта на гладката мускулатура, която участва в ерекцията и еякулацията.
- Поддържа възбудимостта на рефлексния нервнен център в гръбначния мозък, свързан с осъществяването на половите рефлексни на репродукцията.

За ефектите на половите хормони върху поведението вж. гл. 13.

ТЪКАННИ ХОРМОНИ

Тъканните хормони са една много голяма група вещества. Тук ще бъдат отбелязани само хормоните на плацентата и два други представителя, които са неuropeптиди и имат освен периферно и централно действие.

Хормони на плацентата. Плацентата е временен орган, който изпълнява за плода хранителна, дихателна, бъбречна, чернодробна и ендокринна функция. В нея се секретират освен женските полови хормони, още множество други като хипофизните хормони, някои от надбъбречните и др. Секретира-ният от плацентата *лактоген* е подобен в структурно отношение на хипофизните хормони на растежа и пролактина. Той стимулира растежа на млечните жлези на майката, подготвя ги за предстоящата лактация и стимулира костния растеж на плода.

Ангиотетин II. В бъбреците се отделят няколко тъканни хормона, които регулират образуването на еритроцитите (еритропоетин), калциевата обмяна (хормон В3) и хормон, наречен *ренин*. Ренинът преобразува един плазмен белтък в съединение, наречено *ангиотензин I*, което в последствие се превръща в *ангиотензин II*. Това е едно биологично активно вещество с твърде важни за организма регулаторни функции. То се образува в по-голямо количество при намаление на обема циркулираща кръв и неговите ефекти противодействат тази опасна за организма промяна. Ефектите на ангиотензин II са следните:

- Повишава артериалното налягане;
- Влияе върху бъбречната функция, като води до задръжка на соли и вода;
- Стимулира секрецията на алдостерон от кората на надбъбречните жлези;
- Предизвиква жажда (има дипсогенен ефект).

Първите три ефекта са свързани с регулиране постоянството на артериалното налягане и обема на телесните течности, а последният ефект е върху поведението - приема на вода. Ангиотензин II химически принадлежи към неuropeптидите и се секретира освен в бъбрека и в хипоталамични неврони. Подобно на другите посочени до тук неuropeптиди, има както периферни, така и ефекти върху мозъчни структури. Бъбречното му действие е да предизвиква задръжка на соли и вода, а централното му действие допълва това, като предизвиква жажда и увеличава приема на вода. Следователно ангио-тензен II регулира обема на телесните течности на входа на системата и на нейния изход.

Въвеждането на ангиотензин II в мозъчните стомахчета предизвиква моментна реакция за пиене на вода в големи количества. Когато ангиотензин II се приложи на гладували опитни животни плъхове, които са получили достъп до храна, те престават да се хранят и започват да пият.

Атриален натриуретичен пептид. Отделя се от клетки на сърдечната мускулатура в дясното предсърдие на сърцето и от неврони в хипоталамуса. Наличието на хормонален фактор в един мускулест орган с помпена функция, като сърцето, донесе твърде голямо учудване преди малко повече от двадесет години, когато атриалният натриуретичен пептид беше локализиран с помощта на имунохистохимични методи. Той се секретира при прераз-тягане на сърдечното предсърдие, което се получава при увеличен обем циркулираща кръв. Неговите ефекти са в известен смисъл огледални на ангиотензин II. Той предизвиква:

- Понижаване на артериалното налягане;
- Влияе върху бъбречната функция, като води до екскреция на голямо количество соли и вода (предизвиква

натриуреза, откъдето идва наименованието му);

- Стимулира секретцията на алдостерон от кората на надбъбречните жлези;
- Потиска жаждата (има антидипсогенен ефект).

ЗНАЧЕНИЕТО НА ХОРМОНИТЕ ЗА ФУНКЦИЯТА НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Значението на хормоните за функцията на нервната система стои в основата на съвременното развитие на *поведенческата ендокринология*. Тя използва редица собствени методи на изследване като например:

- Наблюдения на опитни животни при отстраняване на ендокринни жлези. В експерименти на плъхове е установено, че отстраняването на половите жлези, наречено кастрация води до изчезване на елементите на полово поведение "качване" при мъжките, и "поза на готовност" при женските. И двете се възстановяват, ако на кастрираните животни се въвежда съответно количество полови хормони.
- Проследяване съотношението между кръвната концентрация на хормоните и дадена форма на поведение
- Локализация в мозъка на свързващи места за хормони. За тази цел се използват имунохистохимични методи за локализация на хормони, свързани с техните рецептори. С помощта на компютърна обработка може да се определи гъстотата на мозъчните рецептори и съответно мозъчните структури, които се повлияват специфично от някои хормони, като например половите или надбъбречните корови хормони.
- Имплантиране на хормони в местата, в които има специфични за даден хормон рецептори и проследяване на възникнали промени в поведението. Пример за такова централно действие на хормон може да бъде противостраховото и противостресово действие на хормона окситоцин. При експерименти с опитни животни плъхове е установено, че приложението на окситоцин в гръбначномозъчната течност намалява както поведенческите изяви, така и хормоналните промени при стрес, създаден от силна въздушна струя.
- В представеното по-горе изложение за действията, които хормоните имат, бяха отбелязани и основните въздействия върху дейността на нервната система. Освен тези физиологични въздействия, са описани и някои психотични състояния при промени в хормоналната секреция. Такива са например някои страхови и афективни разстройства при хи-пертиреоидизъм. Хипотиреоидизмът също може да предизвика афективни разстройства от кръга на депресивните. Познаването на тези последици в психичните процеси при ендокринна патология е твърде важно, защото една терапия потискаща тироидната активност, или във втория случай заместваща терапия с въвеждане на тироксин, премахва психичните разстройства.

Анорексия е състояние на тежко безапетитие и отказ от приемане на храна. Това разстройство се наблюдава при хипофункция на хипофизната жле-

за. Пациентите губят телесно тегло и се достига до тежко измършавяване с намаление на приспособителните възможности на организма.

Полидипсия е състояние на пиене на големи количества вода. Наблюдава се при хипопродукция на антидиуретичния хормон.

ГЛАВА 7. НЕВРОЕНДОКРИННИ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ. ЛИМ-БИЧНА СИСТЕМА И ХИПО-ТАЛАМУС

Невроендокринните взаимоотношения в организма се осъществяват от лимбичната система и хипоталамуса. Те са централно-нервните структури, които създават връзка, от една страна, между подкорови структури и коровите зони, получаващи и преработващи сетивната информация, и, от друга страна, вегетативната нервна система и ендокринните жлези. Следователно те превеждат на езика на регулаторните системи (нервна и хуморална) всичко, което сетивните системи сигнализират - сигнал за "бягство или нападение", опасност от изстудяване, или прегряване на организма, промените в околната среда, сигнализиращи началото на размножителния период, поява на потенциален полов партньор и др. Те са въввлечени също така в емоционалните реакции, мотивацията, някои вродени форми на поведение и натрупването на паметови следи (вж. гл. 10).

СТРУКТУРНА И ФУНКЦИОНАЛНА

ХАРАКТЕРИСТИКА НА ЛИМБИЧНАТА СИСТЕМА

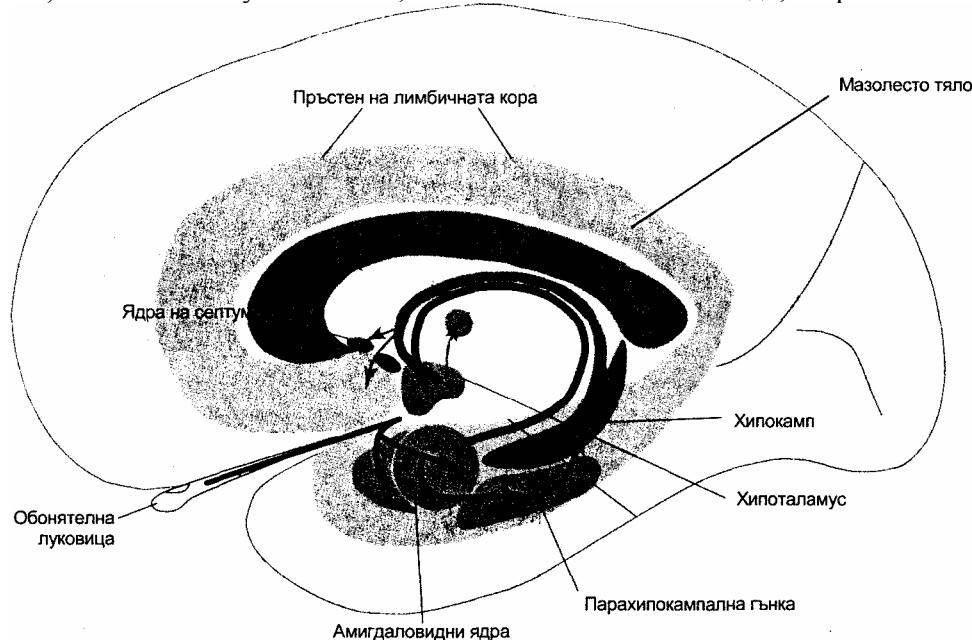
Лимбичната система е една от трите основни асоциативни зони на кората (за префронталната и теменно-слепоочната вж гл. 10). Тя обхваща функционално свързани части от слепоочния, теменния и челния дял, разположени върху срединната повърхност на мозъчните хемисфери. Тя включва корови и подкорови зони, вкл. от ретикуларната формация. На *фиг. 7.1.* са показани основните части на лимбичната система. Те са амигдаловидните ядра (наричани още комплекс, или за краткост амигдала), хипокампа, парахипокампа-палната гънка и пръстена на лимбичната кора, която под формата на дъга е разположена над мазолестото тяло и ядрата на септума. Наименованието на лимбичната система произхожда от лат. *limbus*, дъга. Всички тези структури принадлежат към еволюционно най-старата част от кората на крайния мозък, наречена палеокортекс, за разлика от кората по горните и страничните повърхности на хемисферите, наречена неокортекс. В лимбичната система се намира и коровото представителство на обонятелната сетивна система. Третият неврон на обонятелния път завършва в парахипокампа-палната гънка и амигдаловидните ядра. Подкоровите структури на лимбичната система са

част от амигдаловидния комплекс, ядра на хипоталамуса и таламуса и ядра от ретикуларната формация.

Лимбичната система има много широки връзки с други структури на крайния мозък. Тя получава

информация от зрителните и слуховите сетивни корови полета, с което става възможно емоционално да се оцени характера на стимулите. От своя страна, тя изпраща аферентни сигнали чрез форникса към хипоталамуса (вж. фиг. 7.1.). Чрез множествените двупосочни връзки между структурите на лимбичната система и хипоталамуса се оформя една затворена кръгова система, определена като кръгът на Джеймс Папез (James Papez). Множеството от вегетативните и поведенческите реакции на лимбичната система се осъществяват чрез хипоталамуса и неговите връзки с ретикуларната формация в мозъчния ствол и оттам към вегетативните и двигателните центрове в гръбначния мозък.

Характерна особеност на невроните в лимбичната система, особено на тези в хипокампа и амигдалата е, че възбудянето в тях има голяма продължителност. Това стои в основата на механизмите на паметта (вж. гл. 10.) и на голямата устойчивост, която имат паметовите следи, свързани със силни емоционални въздействия.



Фиг. 7.1. Структури на лимбичната система: амигдалоидните ядра, хипокампът, парахипокампадна гънка, пръстена на лимбичната кора и ядрата на септума. На фигурата се виждат още: мазолестото тяло, обонятелната луковича, хипоталамуса.

Основните функции на лимбичната система са следните:

1. *Вродени поведенчески реакции:*

- *Емоционални* - ярост, радост, страх;
- *Полово поведение* - чрез тесните си връзки с обонятелната система, лимбичната система придобива особено значение за половото поведение в широк спектър на прояви, като агресивното поведение за запазване на територия или агресивното поведение за надмощие между мъжките индивиди;
- *Родителско поведение;*
- *Специфични модели на поведение* - активно отбранителни или пасивно отбранителни реакции (вцепеняване, обездвижване), смях, плач, изчервяване;

2. *Регулира вегетативния компонент на емоционалните състояния и на двигателните реакции* - чрез връзките си с хипоталамуса и ретикуларната формация лимбичната система осъществява съпътстващите ги физиологични явления - промени в сърдечно-съдовата система, дишането и др.

3. *Изгражда система за възнаграждение* с участието на ендогенните опиатни системи - ендорфини и енкефалини.

4. *Паметови функции, емоции и мотивация* - части на лимбичната система са асоциативни зони на кората на крайния мозък, свързана с паметта, емоциите и мотивациите (вж. гл. 10).

ЛИМБИЧНАТА СИСТЕМА В РЕГУЛАЦИЯТА НА ВРОДЕНОТО ПОВЕДЕНИЕ И ЕМОЦИИТЕ

Амигдала. Амигдалата се състои от множество ядра (нарича се още амигдалоиден комплекс). Тя е структура разположена между хипокампа и хипоталамуса. Изследвания на Клувер и Бюси (Kluver и Bucy, 1937) първи са показали отклонение в емоционалното поведение на опитни животни при разрушаване на тази структура. Ледираните животни показват поведение на подчиненост и плахост. Понастоящем се приема, че, без да е единствената структура, участваща във формиране на емоциите, амигдалата е част от структури, свързани с емоциите и има значение за емоционалната кратковременна и дълговременна памет. Така например при експерименти върху опитни животни е показано, че неутрален стимул като слухово дразнене много бързо придобива значение на условен сигнал предизвикващ прояви на страхово изживяване, ако предварително има краткотрайно електрическо дразнене в амигдалата.

Амигдалата е структурата, която организира вегетативните и неволевите моторни реакции при вроденото

емоционално страхово поведение. Ядрата

на амигдалата са свързани двустранно с хипоталамуса, хипокампа, неокор-текса и таламуса. Амигдалата получава сетивна информация от таламичните ядра и от кората. За някои вродени емоционални реакции като, например, страх активирането на амигдалата става чрез таламуса, т.е. по-бързо отколкото чрез осъзнаването на възприятията чрез кората. Тази връзка с малка ла-тентност подготвя амигдалата за когнитивното представяне на емоциите, както е например, чрез информацията идваща от префронталния кортекс. Връзката обратно с кората води до създаването на осъзнат емоционален опит. Бързото активиране от таламуса е биологически целесъобразно за организиране на поведението при застрашаващи обстоятелства. Освен страхови или негативни емоционални реакции амигдалата медира и удоволствени или свързани с апетита емоционални реакции - произтичащи от вкусовите качества на храната. Чрез тази съпътстваща положителна емоция храната може да представлява възнаграждащо явление.

Амигдалата има ключова роля за създаване на условни връзки за среда, в която има възнаграждение. Амигдалата медира и приспособяването към средата - увеличаване на контакта с биологично сигурни условия и избягване от вредни - насочване към условия, при които има позитивно подкрепяне (храна, секс, вода за пиене) и избягване на вредна среда. Предпочитанието към дадена среда обаче може да стане и въз основа на стимуланти или наркотични вещества.

Амигдалата има значение за процесите на обучение с избягване и с възнаграждение, т.е. за формиране на паметови следи при усилващото действие на отрицателни или положителни емоции. Лезии на амигдалата блокира запаметяването на емоционално значими сетивни стимули.

Изходящи влияния от амигдалата отиват към латералния хипоталамус и мозъчния свол, които регулират ВНС. При лезии на тези връзки изчезват вегетативните компоненти при страхови емоции.

Ядра на септума. Намират се в предната част на лимбичната кора. Тяхното значение за невроендокринните взаимоотношения се състои в изхождащите от него пътища към тази част на хипоталамуса, в която се секретират освобождаващите фактори за регулация на гонадотропиновата секреция. По този начин ядрата на септума участват в централната регулация на половите жлези и тяхното активиране в резултат на сетивни стимули. В септума се намира и т.нар. *център на възнаграждение*, показан чрез класическите опити за самовъзбуждане при вживени електроди в областта на септума, където е разположен и *locus ceruleus*. Съществуването на система за възнаграждение е показано в опитите на Олдс и Милнер (вж. гл. 4) чрез безкрайното самовъзбуждане със слабо електрическо дразнене, което опитно животно с вживени в областта на септума електроди си предизвиква.

ЛИМБИЧНАТА СИСТЕМА В РЕГУЛАЦИЯТА НА ПАМЕТТА

Хипокамп. Функцията на хипокампа е свързана главно с паметта. Невро-ните в хипокампа са характеризират с това, че поддържат дълготрайно възбуждане, наречено още *дълготрайна потенция* (вж. гл. 10). Освен това те са мултимодални и могат да интегрират сетивна информация от полетата, които са мономодални и обработват отделни признаци на сетивните стимули. Като израз на функцията му, свързана с паметта, е и установеният факт, че дразнене в областта на хипокампа предизвиква халюцинации от слухово, зрително или тактилно естество, които нямат психотичен характер и се осъзнават като несъществуващи.

Хипокампът упражнява невроендокринен контрол върху секрецията на глюкокортикоидните хормони (с главен представител кортизол) от кората на надбъбречната жлеза. Както беше изяснено в предишната глава, този хормон има решаващо значение за осъществяване на стресовите реакции в организма. В хипокампа има рецептори за кортизол. Тяхната роля е да упражняват потискане на секрецията му при силно повишаване на неговото плазмено ниво. С напредване на възрастта броят на тези рецептори намалява и при възрастните индивиди не настъпва прекратяване на кортизоловата секреция, когато изчезнат стресогенните стимули, а стресът продължава и след тяхното изчезване.

СТРУКТУРНА И ФУНКЦИОНАЛНА ХАРАКТЕРИСТИКА НА ХИПОТАЛАМУСА.

Хипоталамусът е част от междинния мозък. В непосредствена връзка с него е хипофизната жлеза. Той съдържа множество ядра. За невроните в тези ядра е характерно това, че съдържат рецептори за множество хормони и по този начин участват в регулацията на тяхната секреция. Някои от тези нев-рони представляват рецептори, чувствителни към промени в състава на кръвта - глюкорецептори за кръвнозахарната концентрация, осморецептори за солевата концентрация и терморецептори за температурата на кръвта (за значението на тези рецептори вж. гл. 12). Друга характерна особеност на невроните в хипоталамуса е възможността им да секретират неuropeптиди с регулаторно значение. Невропептидната секреция на хипоталамуса е може би най-яркият израз на невроендокринната регулация, осъществявана от тази структура.

Хипоталамусът има множество връзки с подкоровите ядра на сетивните системи, с кората на главния мозък и с лимбичната система. До него достигат и импулси от зрителната корова зона.

Хипоталамусът има интегративна доля по отношение на:

1. Вегетативно-нервната регулация в организма и функцията на вътрешните органи;
2. Функцията на ендокринните жлези;

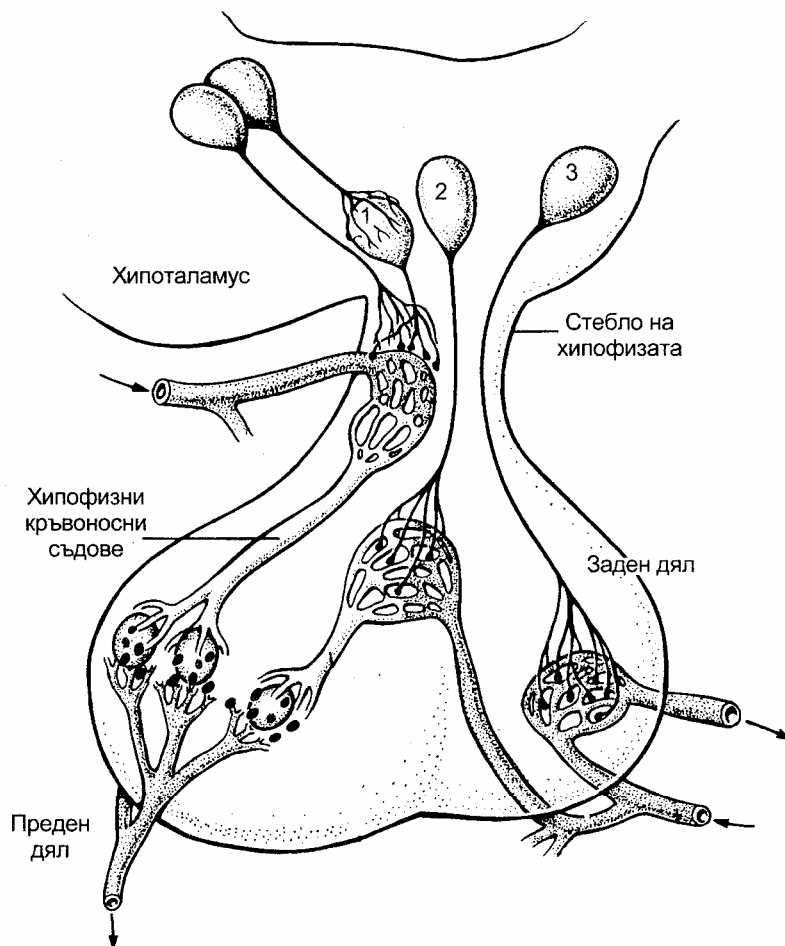
3. Ефектите на лимбичната система - хипоталамусът и изходящия път за осъществяване на въздействията от страна на лимбичната система;
4. Регулация на биологичните ритми;
5. Регулация на стреса и агресивното поведение;
6. Ефекти на хипоталамични неuropeптиди върху поведенчески прояви;
7. Регулация на имунитета - при увреждане на заднохипоталамичната област се наблюдава намаляване ефективността на защитните сили на организма, както чрез отслабване на неспецифичната защита чрез фагоцитозата на белите кръвни клетки, така и чрез намаляване образуването на антитела при имунните реакции;
8. Регулацията при запазване на телесната хомеостаза (телесна температура, прием на храна и вода, вж. гл. 12);
9. Регулация на половото поведение (вж. гл. 13).

ХИПОТАЛАМУСЪТ ВЪВ ВЕГЕТАТИВНО-НЕРВНАТА РЕГУЛАЦИЯ В ОРГАНИЗМА И ФУНКЦИЯТА НА ВЪТРЕШНИТЕ ОРГАНИ

Един от основоположниците на неврофизиологията Чарлс Шерингтон (Charles Sherrington, 1857-1952) нарича хипоталамуса "мозъчен ганглий на ВНС". Той въздейства върху активността на ядрата на парасимпатиковия дял на ВНС в мозъчния ствол (сърдечна честота, артериално налягане, дишане) и върху симпатиковите центрове в гръбначния мозък. Чрез тези свои въздействия хипоталамусът участва в регулацията на функциите на вътрешните органи и осигурява промените в тяхната функция, необходими за моментното състояние на организма. Така например след нахранване се активира па-расимпатиковия дял на ВНС, защото той подпомага храносмилането чрез усиляване секрецията на храносмилателните жлези и усиляване моториката на храносмилателния тракт. Хипоталамусът има връзки с тази част от продълговатия мозък, която контролира симпатиковите центрове в гръбначния мозък, така че чрез хипоталамични влияния може да се активира симпатику-совата нервна система. Такава активация настъпва при състояния на стрес.

ХИПОТАЛАМУСЪТ В РЕГУЛАЦИЯТА НА ЕНДОКРИННИТЕ ЖЛЕЗИ

Хипоталамичните влияния върху ендокринните жлези адаптират функцията им към нуждите на организма. Това се осъществява чрез произвеждане на биологично активни вещества от невроните на хипоталамуса, които поради това че имат белтъчна структура, са наречени неuropeптиди. Те играят роля на освобождаващи или потискащи фактори по отношение на предно-хипофизните хормони (наречени са още либерини и съотв. статини). Секретират се в ядра на хипоталамуса и по кръвоносните съдове, които свързват хипоталамуса с предната хипофиза, достигат до секретиралите хипофизни клетки (*фиг. 7. 2*).



Фиг. 7. 2. Хипоталамусът в регулацията на хипофизната жлеза.

1 и 2 - неврони от ядра на хипоталамуса, в които се образуват освобождаващи или потискащи фактори по отношение на преднохипофизните хормони. По кръвоносните съдове, които свързват хипоталамуса с предната хипофиза, те достигат до секретиралите хипофизни клетки. 3 - неврон от ядро на хипоталамуса, в което се образува окситоцин.

Освобождаващият фактор за тиреотропния хормон се отделя в по-голямо количество при преохлаждане на тялото. Това предизвиква засилена секреция на тиреотропен хормон - тироксин и повишена обмяна на веществата с отделяне на повече топлина. Като една адаптивна реакция с изпреварващо значение е засилване секрецията на тиреотропния освобождаващ фактор дори само при студово дразнене на кожните терmoreцептори.

Секрецията на освобождаващия фактор за адренотропния хормон се усилва при наличие на стресогенни фактори. Това е началото на активирането на оста хипоталамус - хипофиза - надбъбречна жлеза, описана от Ханс Селие (Hans Selye).

По отношение на хипоталамо-хипофизната хормонална секреция и половото поведение съществуват връзки на взаимно потенциране. Поведението на ухажване при птиците стимулира естрогеновата секреция у женските, а хормонната секреция определя следващата стъпка в поведението. Получава се синхронизация между поведение и хормонална секреция в двойката. По време на мътенето се стимулира продукцията на пролактин, с което се подготвя ефективността на родителското хранително поведение в следващата фаза след излюпване на малките.

ХИПОТАЛАМУСЪТ В РЕГУЛАЦИЯ НА БИОЛОГИЧНИТЕ РИТМИ

Множество функции в човешкия организъм показват 24-часов ритъм, наречени още циркадианни ритми (от лат. *circa* "около" и *dies* "ден"). Много от тях изглежда са свързани с периодите светло/тъмно, които нормално се сменят през деня и нощта. Така например, нивото на някои хормони - растежният хормон и кортизола (с пик около 6 h), телесната температура (в интервал от 2° C и най-висока стойност около 16 h.), пулсова честота и кръвно налягане (с пик също около 16 h.), чувствителността към някои лекарства, показват ясен денонощен ритъм. Циркадианните ритми са еволюционно утвърдени и имат смисъл на изпреварваща регулация в зависимост от нормалната активност на организма през периодите тъмно/светло. Те синхронизират физиологичните процеси с активността в поведението и промените в околната среда. Освен циркадианни има и месечни (овулацията при жената) и годишни цикли, които са особено подчертани в репродуктивните процеси при животните. Много често за тези ритмично протичащи процеси в

организмите се използва понятието биологичен часовник.

Външните условия на смяна на светло с тъмно не са единственият синх-ронизатор за биологичните процеси. Изследвания проведени на доброволци, намиращи се при пълна тъмнина в пещери, са показали, че циркадианните ритми се запазват. Също така в експериментални условия на опитни животни плъхове чрез точна регистрация на редица показатели са проучени много добре циркадианните ритми на двигателна активност, на прием на храна, вода и др. За разлика от хората, плъховете са нощно активни животни. При тези изследвания е установено, че поставянето на опитните животни в условия на непрекъсната осветеност, или на непрекъсната тъмнина, не води до изчезване на познатите биологични денонощни ритми.

Денонощният ритъм се нарушава при хора, които работят нощни смени. Концентрацията на вниманието и когнитивните възможности са намалени в периодите, които съвпадат с обичайните им нощни часове и не са редки появяващите се признаци на лека депресия. Десинхронизация на биологичните ритми настъпва и при хора, които летят със самолети на далечни разстояния, бързо сменяйки часовите разлики в различните географски ширини. Сънят е нарушен при новите и необичайни нощни периоди. Няколко дни до няколко седмици е обикновено периодът на адаптация към новите условия - време през което настъпва синхронизация с новия ритъм в денонощието.

Редица наблюдения и експерименти показват, че *биологичният часовник се намира в хипоталамуса*, че той създава вътрешните осцилации за физиологичните процеси. Хипоталамусът играе роля на вътрешен синхронизатор, или по-точно ядра от неговата структура, разположени над мястото, където се кръстостват очните нерви (хиазма оптикум), наречени *супрахиазматични ядра*. Разрушаването на тези ядра нарушава циркадианните ритми и опитните животни плъхове престават да показват по-висока двигателна активност и прием на повече храна и вода през нощния период. С метода на автордиография (вж. гл. 2) е показано, че още през ембрионалния период обмяната на веществата в тези ядра е усилена през нощния период, т.е. те се синхронизират с биологичния часовник на майчиния организъм.

ХИПОТАЛАМУСЪТ В РЕГУЛАЦИЯ НА СТРЕСА И АГРЕСИВНОТО ПОВЕДЕНИЕ

Агресивното поведение в биологичен план осигурява храненето и продължаването на рода. Формите на агресивно поведение са вродени и са видово специфични. Те са стереотипни по форма, независимо от стимулите, които ги предизвикват. Неговите различни форми, показани в гл. 11, се съпътстват от активиране на симпатиковия дял на ВНС и секрецията на хормоните, които увеличават функционалните възможности на организма. Ролята на хипоталамуса се състои в това да стимулира преднохипофизната секреция на АКТХ и да активира гръбначномозъчните центрове на симпати-куса, а посредством връзките си с ретикуларната формация да повиши мускулния тонус като състояние на готовност за "борба или бягство". Електростимулации в хипоталамуса възпроизвеждат в експериментални условия всички форми на афективна агресия и могат да предизвикат хладнокръвно нападение.

Агресивното поведение, подобно на репродуктивното се влияе от половите хормони. Тестостеронът има *ефект на организиране както на половото поведение, така и на агресивното поведение*. При ранно андрогенизиране се повишава чувствителността на хипоталамичните рецептори към тестостерон и с това той става по-ефективен при израсналите организми.

ЕФЕКТИ НА ХИПОТАЛАМИЧНИ НЕВРОПЕПТИДИ ВЪРХУ ПОВЕДЕНЧЕСКИ ПРОЯВИ

В хипоталамуса се образуват невропептиди, които подобно на други нев-ропептиди в организма имат интегративна роля в смисъл, че регулират както функцията на отделни органи, така и поведенчески прояви. В хипоталамич-ни ядра се образуват освобождаващите и задържащите хипоталамични фактори, които регулират функцията на предната хипофиза. Така например, го-надотропин-освобождаващият хормон на хипоталамуса регулира както ендокринната функция на половите жлези, така и половото поведение.

Двата хормона на задния дял на хипофизата, окситоцин и вазопресин (наречен още антидиуретичен хормон, АДХ), се секретират в ядра на хипоталамуса. Те също принадлежат към голямата група медиатори с белтъчна структура, наречени невропептиди (вж. гл. 3). Аксоните на невроните в които те се секретират се спускат в стеблото на хипофизата до задния ѝ дял.

Периферните ефекти на окситоцина са:

- Усилване на маточните контракции по време на родовия процес;
- Улесняване на кърменето чрез съкращение мускулатурата на млечните канали.
- *Поведенческите ефекти на окситоцина са:*
- Активира проявите на родителско поведение (вж. гл. 13);
- Има централен анксиолитичен ефект (намалява страховата напрегнатост). Това създава позитивно социално поведение необходимо за репродукцията;
- Намалява физиологичните и поведенчески ефекти на стреса. Предизвиканото от стрес секретиране на глюкокортикоиди се намалява при приложение на окситоцин в мозъчните стомахчета.

Вазопресинът в голяма степен има противоположни на окситоцина пове-денчески ефекти, така че тази двойка хипоталамични хормони балансира остта на стреса.

Периферните ефекти на вазопресина са:

- Увеличава обратната резорбция на вода в бъбречните тубули и по този начин увеличава обема на телесните течности;
- Повишава артериалното кръвно налягане *Поведенческите ефекти на вазопресина са:*
- Вазопресинът се квалифицира като хормон на "защита", защото неговите ефекти са свързани с повишено внимание, активация, по-успешно участие в обучение. Избягващо поведение при плъх се заучава лесно, когато се инжектира подкожно вазопресин;
- Секретцията на вазопресин се увеличава при стрес и той усилва явленията на стреса;
- Има дипсогенен ефект.

За ефектите на хипоталамичните неuropeптиди в регулацията на поведението на хранене вж. гл. 12.

ГЛАВА 8. ОБЩИ ПРИНЦИПИ ЗА ПРИЕМАНЕ И ПРЕРАБОТКА НА СЕТИВНАТА ИНФОРМАЦИЯТА В ОРГАНИЗМА

ФИЗИОЛОГИЯ НА РЕЦЕПТОРИТЕ

В класическата физиология с понятието рецептори се означават специализирани клетки или периферни краища на сетивни неврони. За разлика от това в съвременната физиология, в която все повече проникват фактите на молекулярната биология, с понятието рецептори се означават също така и белтъчни молекули от клетъчната мембрана, които се свързват специфично с определени биологично активни вещества, регулиращи клетъчните функции. В настоящия дял от физиология на приемането и преработката на сетивната информация, понятието рецептори ще се използва в първия смисъл.

Рецепторите се характеризират с висока възбудимост към определен вид дразнене, наречено адекватно.

Така например праговата сила на дразнителя за зрителния рецептор е 1-2 кванта светлина или само няколко молекули химично вещество за възбуждането на обонятелните рецептори. Рецепторите имат и обща възбудимост, но праговата сила на тези неадекватни стимули е висока. Така например при удар по окото се появява освен болка и зрително усещане за светлинно проблясване. Това механично въздействие е неадекватен стимул за зрителните рецептори. За да се получи зрително усещане при него, дразненето трябва да е с висок интензитет. Към адекватния си дразнител пък зрителните рецептори са много чувствителни и е достатъчно много слабо по интензивност дразнене, за да се получи зрително усещане.

Класификацията на рецепторите е по следните признаци.

1. Според **вида адекватно за тях дразнене** или съответния вид енергия, към която имат висока чувствителност, рецепторите биват:

- **Фотоцептори** - пръчиците и колбичките в ретината на окото;
- **Химиорецептори** — вкусовите и мирисови рецептори, множество рецептори в лигавицата на храносмилателния тракт и в стените на кръвоносните съдове, в регулаторни центрове в ЦНС;

Принципи за приемане и преработка на сетивната информация 159

- **Механорецептори** - кожни - за допир и натиск, слухови, в органа на равновесието - за посока на движение, мускулни, в стените на кухите органи - за разтегляне;
- **Терморецептори** - в кожата, във вътрешните органи, в хипоталамуса.

2. Според **модалността**. В зависимост от усещането, което предизвикват, рецепторите се разделят на различни модалности. Един и същ вид енергия може да предизвиква различен вид дразнене, като, например, механоре-цепторите, които реагират на механична деформация, могат да бъдат слухови, за допир, за натиск. Химиорецепторите могат да бъдат обонятелни или вкусови. От своя страна вкусовите рецептори могат да имат различни модалности - за солено, за сладко, за горчиво, за кисело. За болковите рецептори, от друга страна, е характерно, че те представляват отделна модалност, но дразнителите им могат да бъдат различни - механично дразнене, химично, термично.

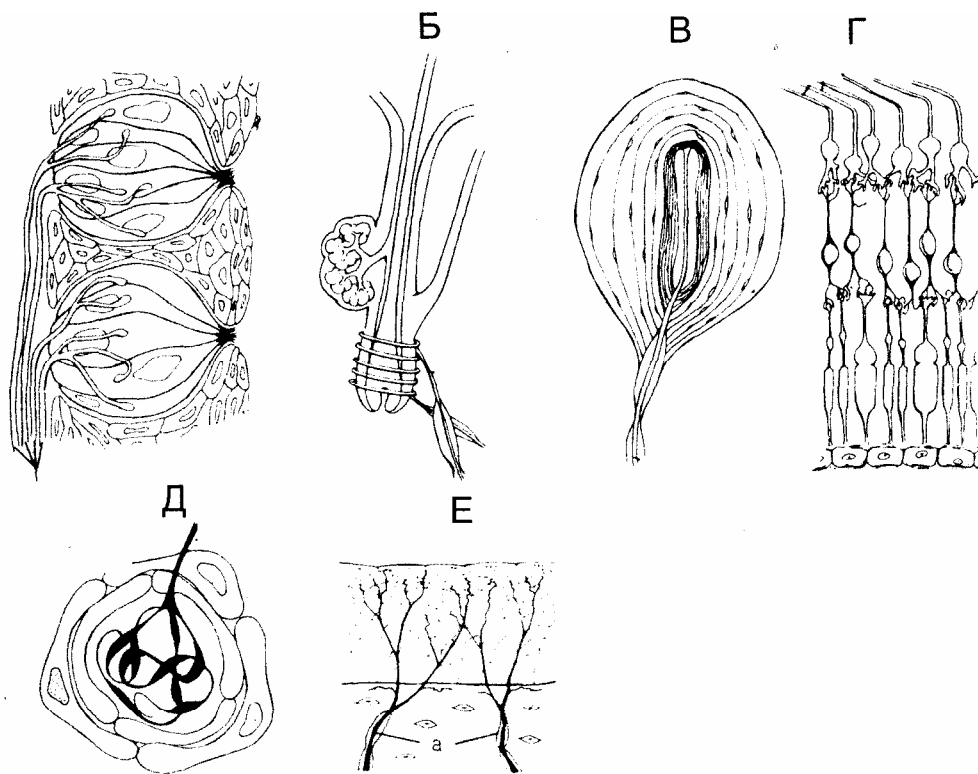
3. Според **мястото на рецепторите**. В зависимост от локализацията им в тялото рецепторите се класифицират като: **екстерорецептори** - за външни дразнители, които се разделят на контактни (кожните рецептори за допир и натиск) и дистантни, когато източникът на енергия е на разстояние от тялото (слухов, зрителен, температурен); **интерорецептори** - разположени във вътрешността на тялото (стените на кухи органи, кръвоносни съдове, мозъчни обвивки, перитонеум и т. н.). Те възприемат вътрешни дразнители. Рецепторите, разположени в опорно-двигателния апарат, се обособяват в отделна група - **проприорецептори**. Много от рецепторите имат спомагателни структури, които определят специфичната роля на рецепторите като, например, капсула в някои от кожните механорецептори (фиг. 8. 1). Механорецепторите в слуховия и вестибуларния анализатор имат допълнителни структури във вид на власинки.

Действието на дразнителя върху рецептора предизвиква протичането на следните явления:

- Трансформация** - превръщане на физическия стимул в предизвикана от него промяна в йонната пропускливост на рецепторната клетъчна мембрана;
- Генериране на рецепторен потенциал** - деполяризация или хипер-поляризация на мембраната;
- Предаване на възбуждането по сетивния неврон.**

160 Биологична психология

А



Фиг. 8. 1. Видове рецептори.

А - вкусови луковичи (химиорецептори); Б - кожен механорецептор свързан с космена луковича; В - кожен механорецептор за натиск (телце на Пачини); Г - зрителни рецептори, пръчици и колбички; Д - кожен терморецептор (колбичка на Краузе); Е - свободни нервни окончания в кожата (болкови рецептори).

Механизмите на трансформационния процес са твърде различни за различните видове рецептори. Като се има предвид, че ефектът от трансформационния процес е промяна в йонната пропускливост, която се осъществява през белтъчни молекули, представляващи йонни канали, рецепторите могат да се разглеждат като клетки, на чиято мембрана има своеобразни сензори или рецепторни белтъци. За фоторецепторите този т. н. сензор е чувствителен към продукт на фотохимична реакция, която протича под въздействие на светлината. За терморецепторите се предполага, че при промяна на температурата се променя активността на ензимите, свързани с механизмите на активен трансмембранен йонен транспорт. Във всеки случай тяхната чувствителност е толкова голяма, че те регистрират разликите в отразената от различните цветове телесна топлина. Това обяснява как слепите разпознават чрез терморецепторите на пръстите си различните цветове.

При механорецепторите се предполага, че трансформационният процес е свързан с конформационна промяна в резултат на механична деформация на белтъчните молекули на йонните канали. Някои от механорецепторите имат т. нар. дирекционална чувствителност, което означава, че те могат да предават информация за посоката на действие на дразнителя. Така например, рес-ническите рецептори във вестибуларния апарат отговарят с деполяризация при огъване на власинките в едната посока и с хиперполяризация при огъване на власинките в противоположната посока.

Рецепторен потенциал. Промените в мембранный потенциал на рецептора, които са свързани с процеса на възбуждане, се наричат *рецепторен потенциал*. Мембраната на рецепторите спада към групата на електроневъзбудимите мембрани. Под действието на дразнител настъпва промяна в мембранната пропускливост, най-често за натриевите йони. Като се изключат зрителните рецептори, обикновено това е увеличаване на пропускливостта за натриеви йони, от което следва деполяризация.

Амплитудата на рецепторния потенциал зависи от силата на дразнителя, като в твърде широки граници тази зависимост е логаритмична и се изразява със следната формула:

$$A = k \lg I,$$

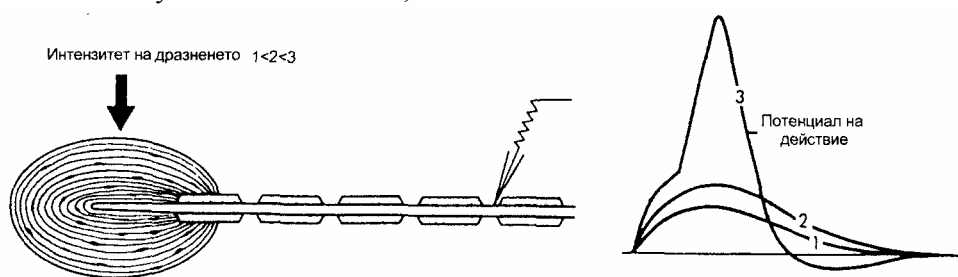
където A е амплитудата на рецепторния потенциал, I - силата на дразненето, k - константа. От тази

зависимост следва, че при всяко увеличаване на интензивността на дразнителя 10 пъти спрямо предхождащото дразнене, ще настъпва една и съща промяна в амплитудата на рецепторния потенциал. Тази зависимост осигурява възможността на рецепторите да възприемат дразнения в твърде широк диапазон на интензитета, така както това съществува в природата. Човек чува както жуженето на комар, така и гръмотевицата.

Реакцията на рецепторите зависи не толкова от абсолютната стойност на промяната в интензитета на дразненето (A), колкото от относителната стойност на тази промяна (Δ / I). Зависимост $A / I = \text{const}$ стои в основата на *общ психофизичен закон* — законът на Weber-Fechner, който в общ вид може да се представи по следния начин:

$$\Delta I / I = \text{const}$$

Действието на закона може да се демонстрира по следния начин. При затворени очи човек трябва да определя дали поставената на ръката му тежест се променя. Ако първоначалната тежест (I) е 10 g, за да се получи усещане за промяна в тежестта, трябва да се постави допълнителна тежест (ΔI) не по-малка от 0,1 g. При първоначална тежест 100 g, дразненето ще се възприеме като усещане за промяна при поставяне на 1 g, или ако се постави тежест 1000g, ΔI трябва да бъде 10 g т. е. във всички случаи $\Delta I / I = 1/100 = 0,01$.



Фиг. 8. 2. Кожен механорецептор (телце на Пачини) и генериране на потенциал на действие в сетивния нерв при надпрагово дразнене (3).

Когато рецепторният потенциал достигне до потенциал зависима част на мембраната на сетивния нерв, в него се генерират потенциали на действие. Под формата на акционни потенциали сетивната информация се предава към централната нервна система (фиг. 8. 2). На фиг. 8. 3. са представени основните закономерности в предаване на сетивната информация.

Адаптация на рецепторите. Адаптация на рецепторите е приспособяването им към постоянно действащо дразнене. Ако влезем в помещение в което има някаква миризма, която предизвиква силно усещане, ще забележим, че след време вече нямаме това силно усещане. Обонятелните рецептори са се адаптирали. При продължително действие на дразнител, реакцията на рецепторите се променя. Амплитудата на техния рецепторен потенциал започва да намалява, усещането също отслабва. Следователно възбудимостта на рецептора се променя и той става по-малко чувствителен спрямо дразнителя. Началото на рецепторния потенциал отбелязва появата, включването на дразнителя (*on-отговор*), а края му - изключването на стимула (*off-отговор*). Чрез тези особености на рецепторния потенциал се подчертава началото и края от действието на дадено дразнене, което има голямо биологично значение, защото носи информация за промените в околната среда. Адаптацията, от своя страна, ограничава предаването на информация за непроменящите се и продължително действащи дразнения.

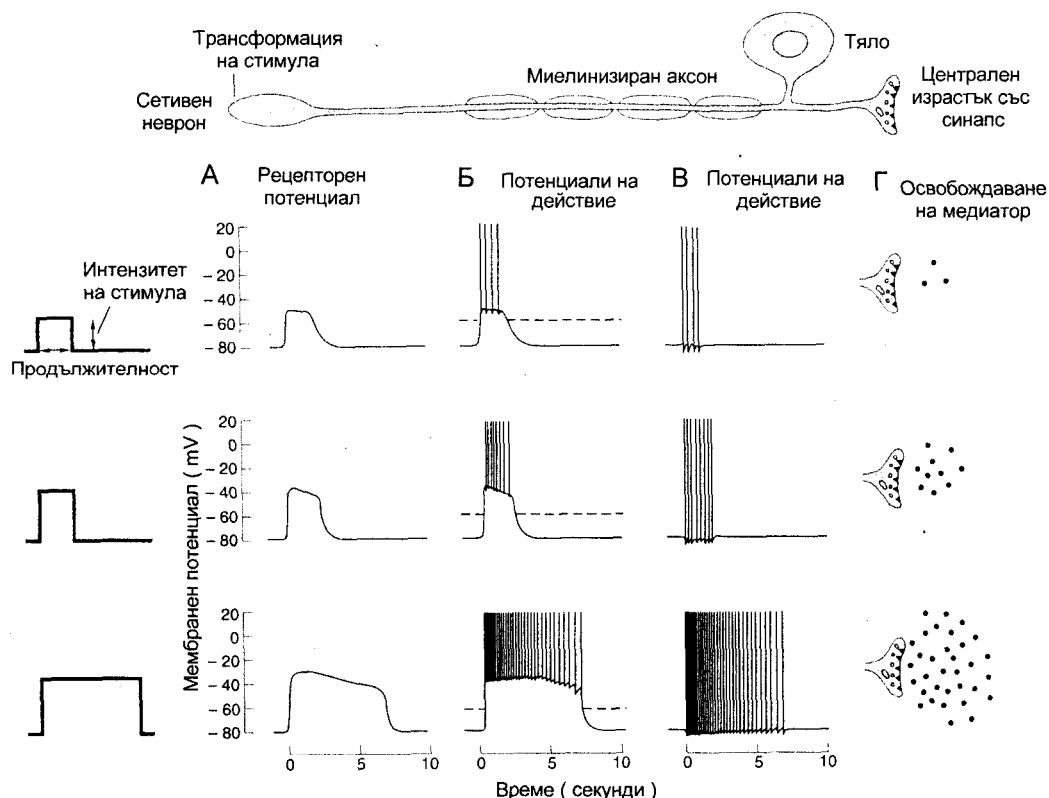
Според скоростта, с която се извършва адаптацията, рецепторите се делят на две групи - бързо и бавно адаптиращи се (фиг. 8. 4). При първите рецепторният потенциал е кратък и фактически отбелязва началото от действието на стимула, поради което тези рецептори отбелязват включването и изключването на даден стимул. Повечето от тактилните рецептори на кожата, които дават информация за допир и натиск, са бързо адаптиращи се. Поради тази причина ние не усещаме непрекъснато тежестта на шапката, или наличието на обувки. Бързо се адаптират и обонятелните рецептори. Болковите рецептори не се адаптират. При бавно адаптиращите се рецептори рецепторният потенциал променя незначително стойността си за времето на дразнене и по този начин дава информация за силата на дразнителя.

Фиг. 8. 3. Основни закономерности в предаване на сетивната информация. Най-горе е сетивен неврон.

А - амплитудата на рецепторния потенциал зависи от интензитета на стимула; Б - честотата на генерираните потенциали на действие е пропорционална на амплитудата на рецепторния потенциал; В - потенциали на действие в аферентния неврон; Г - количеството освободен медиатор от централния израстък на сетивния неврон е пропорционално на честотата на потенциалите на действие.

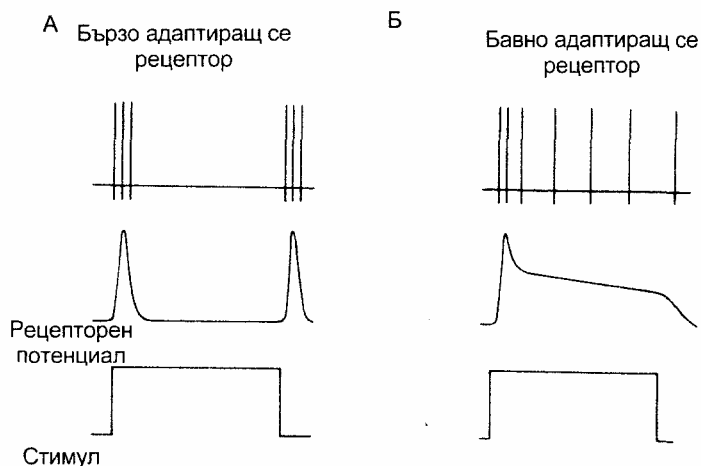
Рецепторите на кинестезичната сетивност (рецептори, разположени в мускули, сухожилия и стави) са бързо и напълно адаптиращи се и бавно и частично адаптиращи се. Първите дават информация за скоростта и евентуално за посоката на движение в дадена става, а вторите, за положението в дадена става - степен на

разгъване, ротация.



ПРЕДАВАНЕ И ПРЕРАБОТКА НА СЕТИВНАТА ИНФОРМАЦИЯ

При надпорогово дразнене в сетивния нерв се генерира потенциал на действие. При някои рецептори, които са видоизменени безмиелинови окончания, рецепторният потенциал се предава пасивно до тези участъци на сетивния нерв, в които мембраната е електровъзбудима. Ако амплитудата на рецепторния потенциал е достатъчна за достигане на критичния праг на де-поляризация, започват да се генерират акционни потенциали. Честотата на потенциалите на действие е пропорционална на амплитудата на рецепторния потенциал. Потенциалите на действие, предавани по сетивния нерв, представляват нервния импулс в сетивния неврон. Сетивният нерв е израстък на сетивен неврон, който се намира в ганглии, разположени близо до гръбначния мозък, или мозъчния ствол. За отбелязване е, че сетивните нерви не носят никаква специфичност в зависимост от модалността на рецептора. Модалността или специфичността на усещането се създава от връзките на сетивния нерв с други неврони, които се отнасят към анатомично определения "път" на всяка сетивна система. Всеки аксон предава точно определено усещане, например за натиск, или вибрация, или за топло или студено. Въз-



Фиг. 8. 4. Адаптация на рецепторите.

А - бързо адаптиращ се рецептор. Рецепторният потенциал е кратък и фактически отбелязва началото и края от действието на стимула; Б - бавно адаптиращ се рецептор. При един и същ стимул рецепторният потенциал променя незначително стойността си за времето на дразнене.

буждането в зрителния нерв ще се предава по пътя на зрението до съответната зона в кората на крайния мозък, възбуждането в сетивния нерв от тер-морецепторите на кожата ще се предава по пътя на соматосетивната система и т. н. Тези анатомично определени пътища на усещания от отделните мо-далности носят наименованието *белязани (маркирани) линии*.

Възбуждането на рецепторите предизвиква поток от нервни импулси, които се движат по посока към структурите на централната нервна система - гръбначен мозък, мозъчен ствол, кора на крайния мозък. Този поток от импулси се нарича *аферентна информация*. Част от тази аферентна информация не се осъзнава. Така е например с дразненето на мускулните рецептори, дразненето на рецепторите в стомаха, с изключение на болковите, дразненето на рецепторите в кръвоносните съдове и др. Усещане се нарича тази част от аферентната информация, която се оценява съзнателно. Прието е осъзнатата аферентна информация да се нарича *сетивна информация*. Дразненето на кожните рецептори предизвиква усещане.

Рецепторният потенциал осъществява амплитудно кодиране. Амплитудата на рецепторния потенциал нараства при увеличаване интензитета на дразненето. Когато обаче под негово влияние се генерира потенциал на действие, както беше посочено по-горе, настъпва отново превръщане в честотно кодиране, защото честотата на акционните потенциали нараства при по-голяма амплитуда на рецепторния потенциал (вж. фиг. 8. 3., където се вижда преминаването от амплитуден към честотен код).

Рецептивно поле. Сетивната информация започва от рецепторите. За възприетото дразнене на нивото на рецепторите е от голямо значение, освен тяхната чувствителност и гъстотата, с която те са разпределени на единица повърхност (например рецепторите в кожата, или в ретината на окото). От друга страна рецепторите предават своето възбуждане на периферния израстък на сетивния неврон, така че друг определящ фактор е какъв брой рецептори са свързани с един неврон. *Рецептивно поле на даден неврон наричаме съвкупността от рецепторите, които предават възбуждане към него.*

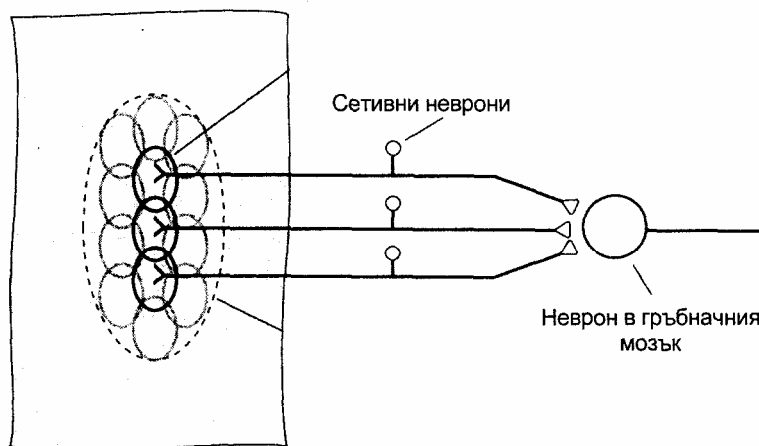
Ако си представим, че тези рецептивни полета са върху кожата и се отнасят за усещане за допир, абсолютно условие да се получи усещане за дразнене от две отделни точки, е дразненето да попадне върху различни рецептивни полета. Само в този случай двете дразнения се предават като две отделни. Малките рецептивни полета имат висока *разделителна способност*, т.е. две дразнения се възприемат като две, дори когато разстоянието между тях е много малко. Така например, с върха на пръстите ние различаваме две дразнения при разстояние между тях от 2 mm, докато на кожата на мишницата, или на гърба, този разделителен праг е около 50 mm. По същия начин в ретината висока разделителна способност (зрителна острота) има в центъра на ретината, а в периферните участъци, тя е малка. Поради тази причина ние четем или гледаме колко е часът на ръчния си часовник само при насочен към тези обекти поглед, т.е. с централното зрение. Дразненето от образите, възприети с централното зрение, попадат в централната ямка на ретината, където гъстотата на рецепторите е голяма и рецептивните полета са много малки - практически един рецептор е свързан с един сетивен неврон. С периферното си зрение ние се ориентираме за околните предмети, техните размери, движение. С периферното зрение виждаме, например, че в дясно от нас има трима души, но не можем да ги разпознаем по чертите на лицата им, ако не насочим поглед към тях.

Фиг. 8. 5. Рецептивно поле на един неврон.

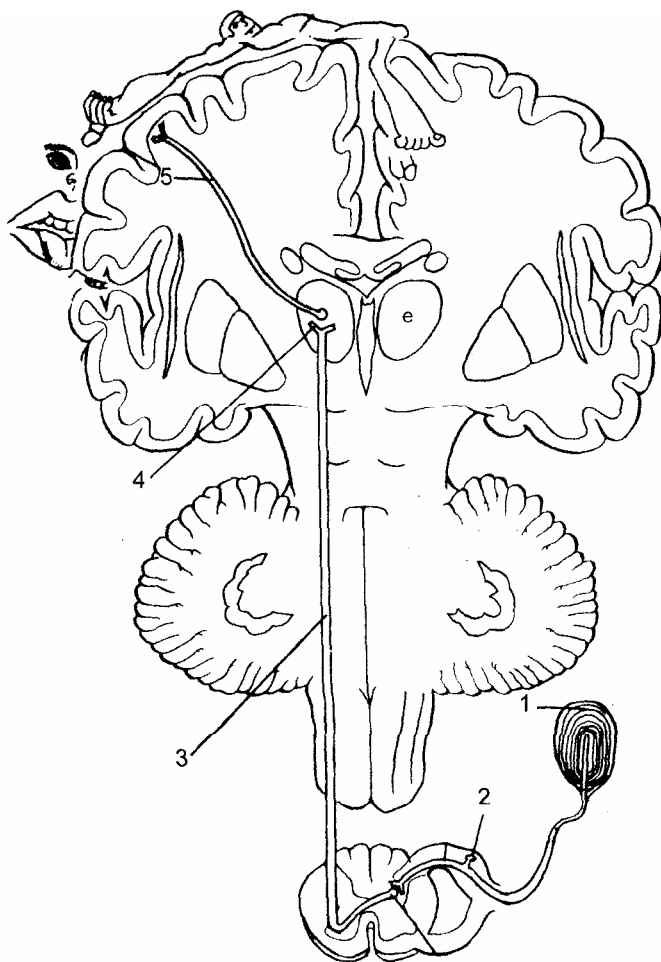
Аферентни пътища. Те обхващат всички структури, които свързват рецепторите с централното

представителство на сетивната система. На *фиг. 8. 6* са представени схематично аферентните пътища на соматосетивната система. Част от нейните рецептори са разположени в кожата. Късият израстък на сетивните неврони, разположени в ганглии (сгрупвания на нервни клетки) до гръбначния стълб, навлизат в гръбначния мозък през задните коренчета. В сивото вещество на гръбначния мозък те образуват връзка с възходящ неврон, който достига до таламуса. От таламуса започва нов неврон, който достига до коровото представителство. Таламусът е междинна станция за всички сетивни системи, с изключение на обонятелната.

Корови представителства. Всички сетивни системи имат свое представителство в кората на крайния мозък (*еж. фиг. 2. 13*). Възбуждането, достигнало до тези корови представителства, се осъзнава като определено усещане. Те са организирани на топологичен принцип, което означава, че всеки участък от кората получава сетивна информация от определен кожен участък, или част от съответния сетивен орган (например ретината на окото). Та-



ка например в първичната соматосетивна зона са представени всички участъци от тялото. Размерът обаче на тези представителства не съответства на размера на телесните участъци (*еж. фиг. 2. 15*). Най-големи са коровите полета на тези части на тялото, в които гъстотата на рецепторите е най-голяма и съответно анализът, който се извършва, е с по-голяма точност. За сомато-сетивната система най-големи са коровите зони за езика и устните, за пръстите и дланите на ръцете и за външните полови органи. Коровите представителства за крайниците и за туловището са непропорционално малки.



Фиг. 8. 6. Схема на аферентните пътища на соматосетивната система.

1 - Пачиниево телце; 2 - тяло на сетивния нерв, късият израстък навлиза през задния рог в гръбначния стълб; 3 - аксон на възходящ неврон; 4 - таламус; 5 - корово представителство.

ОБЩИ ПРИНЦИПИ НА КОРОВАТА ОБРАБОТКА НА СЕТИВНАТА ИНФОРМАЦИЯ

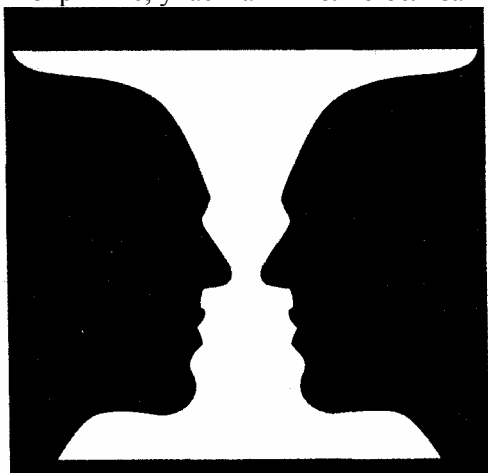
Коровата обработка на сетивната информация се осъществява, както в първичните, така и във вторичните и асоциативните корови зони. При увреждания на последните се явяват разстройства на сложната сетивност, каквито са например:

- *Астереогнозис* ~ смущения в разпознаване триизмерната форма на предметите;
- *Графестезия* - смущения при разпознаване на написани върху кожата цифри или букви;
- *Прозопагнозия* (от "прозон" гр. лице) - невъзможност да се разпознават лица на хора. Наблюдава се при увреждане на долно темпоралната кора. При това възможността да се разпознават хората по гласовете им може напълно да се запази.

Като пример за кортикална обработка на сетивната информация може да се вземе зрителната система, защото тя е била обект на множество изследвания и в резултат на това точно са описани някои нейни особености. Основните отговори, които зрителната система следва да даде, са *какъв* е обрзът и *къде* се намира. Отговорът се получава от паралелно и последователно извличане на информацията от отделни анатомични пътища и отделни зрителни корови полета. Зрителната информация от първичното зрително поле се прехвърля към други тилни полета, които са вторични, към задния теменен дял и към долния слепоочен дял. Само при тази последователна обработка на зрителния стимул се получава усещане за това какъв е обектът, какъв е неговият цвят и къде е образът.

Перцепция. Перцепцията е по-висша форма на преработка на аферентната информация, при която отделните усещания могат да се сравняват, различават, оценяват, да се променят в зависимост от съпътстващи дразнения. Разпознаването на стимул, предизвикал кожно усещане, дооценяване на неговата характеристика в сравнение с минали подобни дразнения, е резултатна перцепция. Така например разпознаването на предмет, чрез опипване, при затворени очи, представлява сложна (комбинирана) сетивност. Разпознаване на предмета чрез опипване е в резултат на усещания за тежест, температура и звук (ако например се опипва връзка с ключове). Тази сложна сетивност включва разпознаване (гнозиз), наречено още перцепция. Подобна е преработката на информация, когато се определя посоката на движение на стимул

върху кожата. Във всички подобни случаи има сложна преработка на сетивната информация от многобройни, често пъти различни рецептори, която се означава като перцепция. *Перцепцията се осъществява при едновременното предаване на нервни импулси по няколко белязани линии.* При посочения по-горе пример за разпознаване на формата и материята (текстурата) на предмет без зрително възприятие, участват няколко белязани линии от кожни и мускулни рецептори.

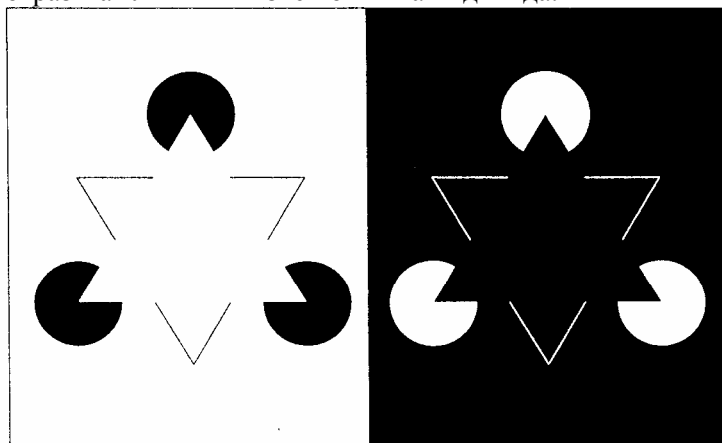


Фиг. 8. 7, Образ, създаден от датския психолог Едгар Рубин, в който ние можем да видим алтернативно, или два тъмни човешки профила на светъл фон, или една бяла ваза на тъмен фон.

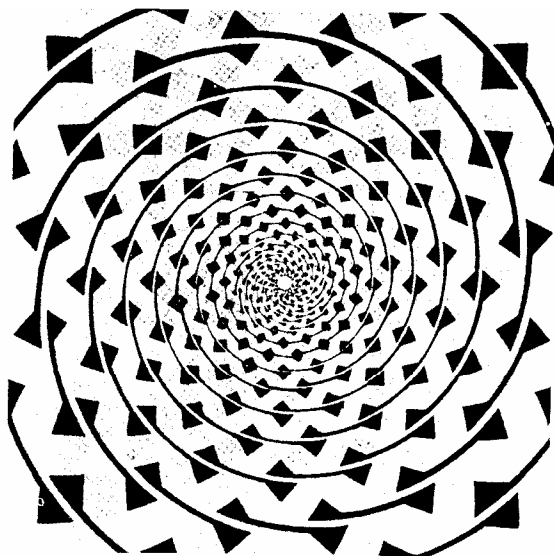
На фиг. 8. 7 е показан образ, създаден от известния датски психолог Едгар Рубин (Edgar Rubin), в който ние можем да видим алтернативно, или два тъмни човешки профила на светъл фон, или една бяла ваза на тъмен фон. И в двата случая дразненето на ретиналните зрителни рецептори е едно и също, т.е ако нашата зрителна система беше фотокамера образът щеше да бъде само един. Зрителната перцепция обаче е своеобразен творчески процес, при който обработката на информацията позволява тази смяна във възприемането на образите. На фиг. 8. 8 е представена известната фигура за илюзия на триъгълници, с която може да се демонстрира "процес на допълване" при зрително възприятие. Белият и черен триъгълник се възприемат без да са очертани. Още един пример за това как при възприятията има собствена интерпретация на зрителните образи е показан на фиг. 8. 9.

В заключение - обработката на сетивната информация включва:

1. *Определяне на мобилността на стимулите* - чрез предаване на възбуждането от рецепторите до коровите представителства по анатомично определени пътища, наречени белязани, или маркирани линии, които принадлежат на една и съща сетивна система;
2. *Определяне на локализацията на стимулите* - чрез тоничната организация на коровите представителства;
3. *Определяне на интензивността на стимулите* - чрез броя на възбудените рецептори и сетивните неврони и чрез честотата на предаваните по тях потенциали на действие;
4. *Емоционална оценка на стимулите* - чрез включване на информация от лимбичната система и паметовите следи, които отразяват личния жизнен опит на индивида.



Фиг. 8. 8. Триъгълниците на Каница. Контурите на белия и черен триъгълник се изграждат субективно, без да съществуват на картината.



Фиг. 8. 9. Показана е "спиралата" на Fraser, в която ние виждаме спираловидната фигура достигаща до центъра, т.е до върха на спиралата. Ако обаче поставим пръст в кой да е от кръговете и проследим неговия ход, виждаме, че всеки от тях е самостоятелен и не е част от обща спирала.

ФИЗИОЛОГИЯ НА СЕТИВНИТЕ СИСТЕМИ

СИСТЕМА НА ОБЩАТА СЕТИВНОСТ. БОЛКА

Наименованието на тази система произхожда от това, че дразненията се възприемат от рецептори и свободни нервни окончания, разположени в кожата, двигателния апарат и вътрешните органи. Системата на общата сетивност има следните видове модалности:

- Механорецептивна сетивност на кожата;
- Кинестезична сетивност от двигателната система;
- Температурна сетивност;
- Болкова сетивност;
- Висцерална болкова сетивност от рецепторите във вътрешните органи. *Механорецептивната сетивност на кожата* е за допир и натиск (так-

тилна) и дава информация за контактите ни с околните предмети - тяхната форма, големина, повърхност. Повечето от тези рецептори са специално структурирани в капсули, но около космените фоликули има и свободни нервни окончания, които участват в усещането за допир. Най-гъсто са разположени рецепторите за допир по пръстите на ръцете, устните и устната лигавица, по кожата на лицето и във външните полови органи (главата на половия член у мъжа и клитора у жената). Те изграждат малки рецептивни полета. По кожата на трупа и долните крайници рецептивните полета са големи и усещането за допир е с висок разделителен праг, поради което две допирания се усещат като две, когато разстоянието между тях е няколко сантиметра, докато на върха на пръстите е няколко милиметра. Рецепторите за допир се адаптират бързо, поради което ние не усещаме непрекъснато наличието на шапка, дрехи и обувки.

Кинестезичната сетивност от двигателната система дава информация за положението и движението на отделните части на тялото и участва в регулацията на движенията. Тази сетивност не се осъзнава непрекъснато, но фактът че при затворени очи можем да определим положение на крайник, показва че съзнателна обработка на информацията е възможна. Рецепторите са разположени в ставите, сухожилията и самите мускули (мускулните вретена). Тези рецептори се адаптират много бавно.

Температурна сетивност. Терморецепторите в кожата са два вида - за топло и за студено. Те реагират при температурна разлика с околната среда (въздух, вода и предмети) и при различно кръвоснабдяване на кожата. Нормално кожната температура е с колебания в границите от 29 до 34°C (средна стойност около 32°C), но по откритите части е по-ниска. Следователно допир на предмети с температура под 29° и над 34° се усещат съответно студени, или топли. Също така при повишено кръвоснабдяване на кожата (темпе-

172 Биологична психология

ратурата на кръвта е 37°) се създава усещане за топло. Под 15° и над 45° се получава дразнене за болка, защото реагират и болковите рецептори. Термо-рецепторите се адаптират сравнително бързо, но адаптацията им не е пълна. Затова при намаляване на кожната температура, не само на откритите части на тялото под 29°, се създава постоянно усещане за студено, а при повишаване над 35°, както е при болестно повишена температура (фебрилно състояние) или при висока околна температура, постоянното усещане е за топло. Рецептивните полета на терморецепторите са големи и локализацията на дразненията са неточни.

Кожната терморецепция има корово представителство в задната централна извивка, но възходящият път има

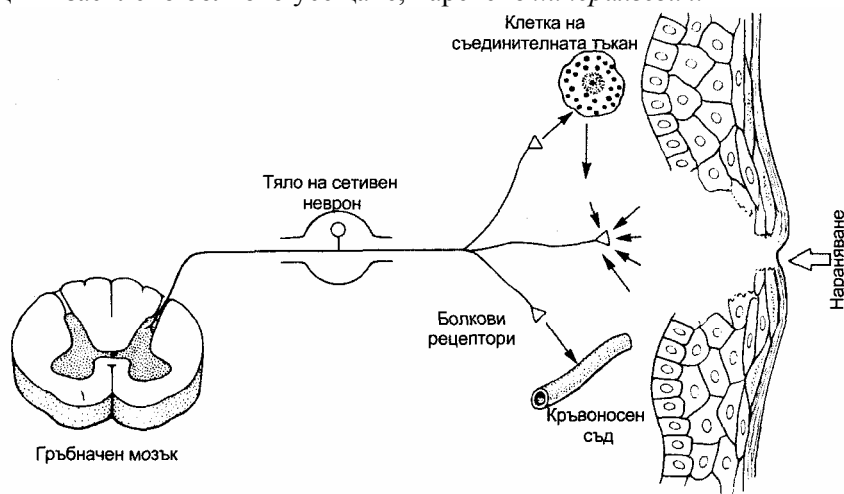
отклонения към хипоталамуса, където е центърът на терморегулацията (вж. гл. 12). Съществуват също така и връзки с лимбичната система, поради което температурните дразнения имат съответна емоционална характеристика и създават усещането за "комфорт" или "дискомфорт". Температурната сетивност мотивира различни поведенчески прояви свързани със запазване на постоянството на телесната температура, които създават усещане за комфорт.

Болкова сетивност. Болката има голяма биологична стойност, защото отключва различни защитни рефлексни реакции и запазва целостта и живота на индивида при всякакви неблагоприятни и увреждащи организма въздействия. След като възможностите на бързите защитни механизми се изчерпят, продължаващото болково дразнене предизвиква абнормни физиологични психологични реакции. Според едно международно установено определение *"болката е неприятното сетивно и емоционално изживяване, свързано с действително или възможно увреждане на тъканите"*. Тя възниква както при нарушаване на целостта на тъкан в организма, така и при смущения в нормалното функциониране на вътрешен орган. Пример за първия случай е болката при порезна рана на кожата, а при втория - наличието на пясъчинка в пикочопровода или жлъчните пътища (болковите кризи при бъбречнока-менната или жлъчнокаменната болест), или недостатъчно кислородоснабдяване на сърдечния мускул (ангинозни болки при исхемична болест на сърцето). Защитна реакция на болката като рефлексна регулация на нивото на гръбначния мозък е трайното съкращение на скелетната мускулатура над засегнатото място. При продължителни болкови дразнения мускулите над засегнатата област (счупена кост, дразнене на гръбначно-мозъчните коренчета - радикулит) могат да останат в трайна контрактура и да променят ста-тиката на тялото.

Болката е особена сетивна модалност, която не дава информация за действащите дразнители, а за резултата от тяхното въздействие. Тя е усещане, което се оценява субективно. Освен болково дразнене съществува и понятието *ноцицептивно дразнене* (предизвикано от вредни за организма въздействия), което води до невронална активност в системата за общата сетивност. Ноцицептивно дразнене може да има, без да има субективното усещане за болка. Пример за това е оперативна интервенция, извършвана под обща или локална анестезия, при която пациентът не усеща болка, но в организма му настъпват физиологични явления, свързани с болково дразнене. Такива са, например, учестяване на сърдечната дейност и свиване на кръвоносните съдове, усилено отделяне на хормони от надбъбречната жлеза. Възможно е също така да има болка, без да има ноцицептивно дразнене като, например, известните *фантомни болки*, при които има изживяване за болка, локализирана в ампутирания крайник.

Рецепторите за болка са свободни нервни окончания в кожата, вътрешните органи и двигателната система. Те нямат специфичен дразнител, но всички механични, химични, температурни дразнители с по-голяма интензивност предизвикват болка. Болковото усещане има една бърза фаза, която настъпва едновременно с появата на дразнителя и произхожда от кожата, и една бавна фаза, която обикновено продължава дълго време след отстраняване на болковия стимул. Това е т.н. *вторична болка*, която се предизвиква от образуваните при увредата на тъканите химични вещества (фиг. 8. 10). Вторичната болка произхожда както от кожата, така и от вътрешните органи, ставите и мускулите.

Болковите рецептори не се адаптират. Напротив, при продължително болково дразнене, може да настъпи сензитизация - засилено болково усещане, наречено *хипералгезия*.



Фиг. 8. 10. При нараняване болка се предизвиква, освен от механичното дразнене на болковите рецептори, още и от химични вещества образувани в наранените тъкани.

Висцерална болкова сетивност. Болковите рецептори във вътрешните органи създават едни от най-често срещаните симптоми при заболявания на вътрешните органи. Причинителите на болка са твърде различни - преразтягането на някой кух орган (стомах, пикочен мехур), дразнене от химични вещества, образувани при

възпалителни процеси, нарушаване целостта на тъканите (стомашна язва, разязвяване на лигавицата на дебелото черво), изливане на стомашно или чревно съдържимо в перитонеалната кухина. Болка в сърдечния мускул и в гладките мускули на вътрешните органи се предизвиква от намалено кръвоснабдяване и съответно намалено кислородоснабдяване (ишемия). Предаването на болковото дразнене е по влакната на вегетативната нервна система. Висцералната болкова сетивност има малко корово представителство, поради което тя възниква, когато има по-дифузно засягане на вътрешните органи и не може добре да се локализира.

Централно-нервни механизми за контрол на болковата сетивност. Предаването и възприемането на болката могат да бъдат потиснати или променени. Примери за това са следните добре известни факти. Притискането на болезненото място, или поглаждането на кожата върху него, облекчават болковото усещане. Известната от древността акупунктура (иглотерапия) се прилага и сега с успех за успокояване на болезнени симптоми. Ефикасността на тези противоболкови въздействия може да бъде обяснена с предизвиканото потискане в централните сетивни болкови пътища. Едно от тези места е в синапсите в задните рога на гръбначния мозък - "вратата", през която навлизат сетивните импулси. Едновременно постъпване на дразнения от рецепторите за натиск и допир или от слаби болкови стимули конкурентно намаляват основния болков симптом.

Добре известно е, че наранявания по време на силен стрес (военни сражения, спортни състезания) не предизвикват болка. Липсата на болка в този случай носи наименованието *стресова аналгезия*.

Освобождаването на ендогенни опиоиди (морфиноподобни вещества, вж. гл. 3) намалява предаването на болковите усещания както на нивото на гръбначния мозък, така и в централните звена на пътя на общата сетивност. Тяхното действие е подобно на действието на морфина, известен като силно болкоуспокояващо средство. Освобождаването на ендогенни опиоиди може да се предизвика и при приложение на плацебо (индиферентно вещество, което се предлага на пациентите като действащо лекарствено средство). Доказателство за това е изчезване на неговото болкоуспокоително действие, ако се приложи антагонист на морфина (веществото налоксон). Акупунктурата предизвиква също освобождаване на ендогенни опиоиди, поради което приложена в отдалечени от болезненото място области, тя има болкоуспо-

Принципи за приемане и преработка на сетивната информация 175

коителен ефект. Счита се също така, че за стресовата аналгезия наред с корови потискащи влияния значение има и опиоидния механизъм.

Психични и поведенчески аспекти на болковата сетивност. Няма съмнение, че болката определя приспособително поведение за избягване на нарушаването на целостта на организма. Болката предизвиква вродени защитни реакции и промени в двигателното поведение. Болзеният крайник несъзнателно се изключва от движения, защото обездвижването облекчава болката. В същото време обаче, болкови дразнения се понасят при волево потискане на тези вродени защитни механизми. Ние стоим неподвижни на зъболекарския стол, при вземане на кръв от върха на пръста, или от вената. Различни символни ритуали с татуировки, порязвания на кожата на лицето и други, се понасят стоически в името на тяхното култово значение. В тези случаи се наблюдава дори известна аналгезия, наречена когнитивна, или стратегия на заучено копиране на болковото усещане.

Болковите усещания често се придружават от емоционални реакции -плач, страх, ярост и др. и носят твърде индивидуален характер. При отделните индивиди болковата толерантност (поносимост към различни по интензивност болкови стимули) носи индивидуални характеристики, свързани с възпитание, минал опит, емоционални нагласи и др. Моментното психично състояние, като очакване, неизвестност и страх, също така определя болковата толерантност.

Хипнозата създава особен вид психогенна аналгезия, при която е променена коровата перцепция за болковите стимули.

СЛУХОВА СЕТИВНА СИСТЕМА

Вибриращи предмети създават звуци - струните на арфата, жуженето на шурците, часовниковият механизъм, който движи стрелките, моторите на превозните средства, гласните връзки в гръкляна. Ние се намираме в среда, изпълнена със звуци. Звуците са средство за вътревидова комуникация. Установено е, че преди да се излюпат пилетата, между тях и мътещата майка се установява звукова връзка. Човешкият говор е също начин за звукова комуникация. Слуховата сетивна система възприема звуците и по този начин ни информира за отдалечени от нас събития. Слуховата система е дистант-на спрямо източника на звука, за разлика от системата на общата сетивност, която е контактна. Тя се състои от външно, средно и вътрешно ухо, слухови пътища и корово представителство в слепоочния дял на кората на крайния мозък. Във вътрешното ухо се намират и структурите на органа на равновесието - вестибуларния апарат.

Звукът представлява вълни на сгъстяване и разреждане на въздуха с известна периодичност. Честотата на тази периодичност създава *височината*

на звука. Измерва се в Херцове (Hz - брой на колебанията в секунда). Човешкото ухо възприема звуци с честотна характеристика от 16 до 20 000 Hz (16 Hz е долната граница за ниските тонове, а 20 000 Hz е горната граница за високите тонове). Това обаче е един много ограничен диапазон в сравнение с възможностите на различни животни. Мишките издават при опасност предупредителни звуци с честота 100 000 Hz. Делфините общуват помежду си със звуци с честота до 150 000 Hz. Човешката реч се намира в

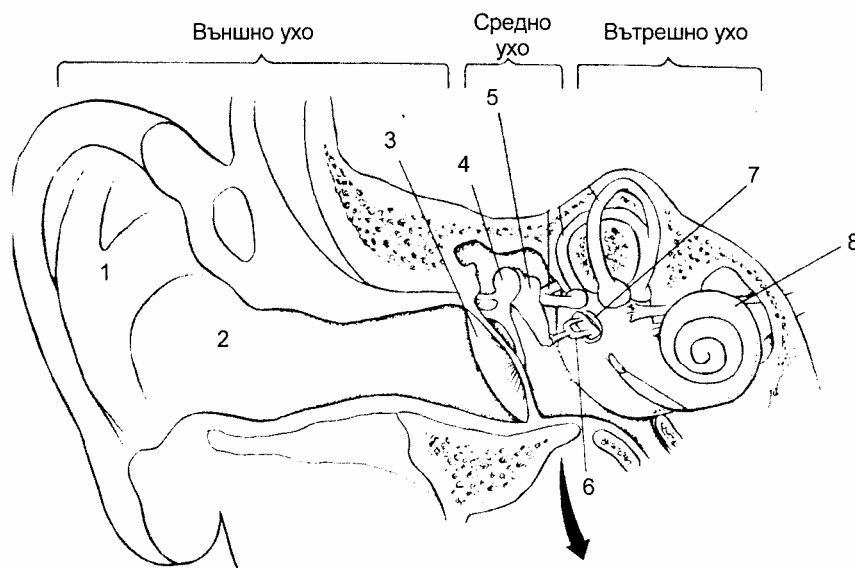
диапазона 100 до 3000 Hz и в този честотен диапазон чувствителността на слуховата система е най-висока. С напредване на възрастта честотният диапазон се стеснява, като първо се загубва чувствителността към високите тонове. Възрастните хора не чуват песента на шурците, затрудняват се при разговор по телефон и жуженето на комарите не ги безпокои. Различаваме *чисти тонове* (звук с една единствена честота), каквито се създават от камертоните и *сложни тонове*, които имат един основен тон и няколко допълнителни (обертонове). Музикалните инструменти създават сложни тонове, при които обертоновете са различни и съответно звученето на музикалния инструмент е с характерен звук. *Шумът* представлява случаен сбор от различни честоти. Той създава усещане за дискомфорт и когато е продължителен и с висок интензитет, има вредно въздействие върху нервната система.

Втората характеристика на звука е амплитудата на звуковата вълна, която ние възприемаме като сила на звука. Измерва се в децибели (dB). Човешкото ухо възприема звуци от 0 до 120 dB - както шепот, така и звукът от излитащ в небето реактивен самолет. Различието в силата на звука обаче е милион пъти, защото единицата dB е в логаритмична скала:

$$N(\text{dB}) = 10 \lg I_i / I_0$$

където N е броят dB, I_i е измерваната сила на звука, а I_0 е праговата стойност (най-слабият звук, който човешкото ухо може да възприеме). По тази скала шепотът е 10 dB над праговата стойност, а звукът на реактивния самолет - 130 dB над праговата стойност. Човешкият говор създава обикновено звуци от 60 до 70 dB. Звуци, надхвърлящи 130 dB, са твърде неприятни, създават болка и са опасни за структурите на вътрешното ухо.

Устройство и функция на ухото. Външното ухо чрез ушната мида улавя звуковите вълни и по външния слухов проход ги довежда до тъпанчевата мембрана (*фиг. 8. 11*). Тя разделя външното от средното ухо и предава въздушните трептения на трите малки костици, които се намират в средното ухо (чукче, наковалня и стреме). Към вътрешната повърхност на тъпанчевата мембрана е прирастнала дръжката на чукчето, свързано по-нататък с наковалнята. Тя, от своя страна, се свързва със стремето и по този начин звуковите трептения достигат до неговата плочка, която заляга към овалното прозорче. Площта на овалното прозорче е 20 пъти по-малка от площта на тъпанчевата мембрана. Поради това звуковата вълна, възприета от тъпанчевата мембрана, достига усилена 20 пъти до вътрешното ухо.



Фиг. 8. 11. Устройство на ухото.

1 - ушна мида; 2 - външен слухов проход; 3 - тъпанчева мембрана; 4, 5 и 6 - слухови костици на средното ухо (съотв. чукче, наковалня и стреме); 7 - овално прозорче; 8 - охлюв.

Вътрешното ухо се намира в слепоочната кост и се състои от предверие, полуокръжни канали (принадлежат към органа на равновесието) и охлюв. Охлювът се образува от костен канал, навит 2 и 1/2 пъти около една средин-на ос. В него е разположен ципест охлюв, изпълнен с течност. Рецепторната част на органа на слуха е Кортиевият орган, разположен върху една основна мембрана в ципестия охлюв (*фиг. 8. 12*). Той е съставен от подпорни и ре-цепторни клетки, разположени в няколко реда. Трептенията, които достигат до основната мембрана в областта на овалното прозорче, създават една "бягаща" вълна, която се разпространява в посока от основата към върха на охлюва. При звук с ниска честота максимумът на трептене е близо до върха на

охлюва, а при висока честота максимумът е при основата на охлюва.

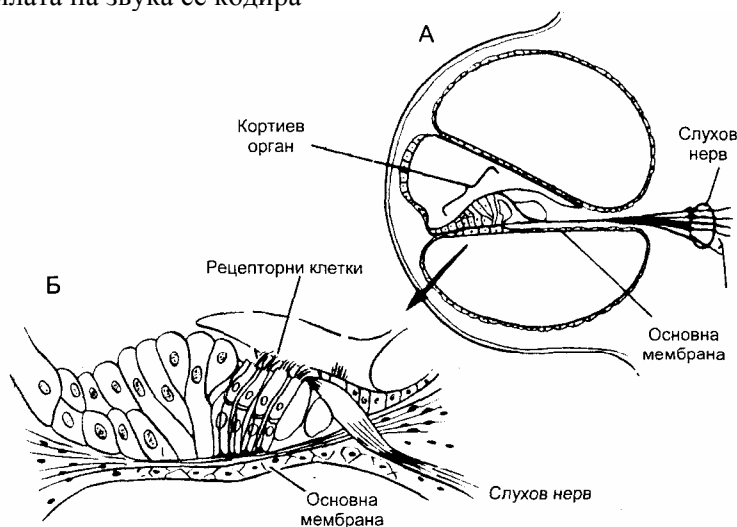
Слуховите рецептори са механорецептори, които се възбуждат от трептенията на основната мембрана. В основата си слуховите рецептори са в контакт с периферните окончания на слуховия нерв, по който предават възбудни импулси. Те имат много висока чувствителност и се възбуждат от минимални слухови дразнения.

Фиг. 8. 12. Устройство на вътрешното ухо.

А - напречен пререз на ципестия охлюв, в който върху една основна мембрана е разположен Кортиевият орган; Б - Кортиев орган, съставен от подпорни и рецепторни клетки, разположени в няколко реда.

Централна обработка на слуховата информация. След напускане на вътрешното ухо слуховият нерв се насочва към своите ядра в продълговатия мозък. По-нататък пътят на слуха преминава през хълма на средния мозък и се насочва към горната слепоочна извивка на кората - коровото представителство на слуховата система, наречено още *първична слухова кора*. Настрани от първичната слухова кора се намират *вторичните и асоциативните слухови зони*. Слуховата кора е организирана на *тонотопичен принцип*, което означава, че звуци с точно определена честота попадат в съответни участъци на слуховата кора. Образно казано в слуховата кора се намира проекция на базилярната мембрана на Кортиевия орган и информацията за ниските честоти постъпва в единия край, а за високите - в другия край на тази проекция в коровата зона. Във вторичните и асоциативните слухови зони се извършва разграничаването и разпознаването на сложните последователности и характеристики на сложните звукови дразнения, каквито са например тембърът на човешкия глас, който носи индивидуални белези. С помощта на ПЕТ (за образната диагностика вж. гл. 2) е установено, че стимулация с чисти тонове се следва от активация в първичната слухова кора, докато при слушане на музика или човешки говор се ангажират и вторичните и асоциативните слухови зони.

Слуховите дразнения имат две характеристики, които носят информация - това са силата на звука и неговата височина. Силата на звука се кодира



чрез честотата на импулсите в слуховия нерв. Колкото е по-голяма амплитудата на звуковата вълна, и колкото трептенията на тъпанчето предадени до основната мембрана са по-големи, толкова честотата на импулсите в афе-рентните слухови влакна е по-висока. Височината на звука се кодира от местоположението на максимално стимулираните рецептори от основната мембрана, както това бе посочено по-горе.

Обработката на слуховата информация показва в някои отношения различна хемисферна локализация. На първо място, известно е, че в около 65% от хората, левият слепоочен дял е по-голям от десния. Тази морфологична разлика отразява лявохемисферната локализация на зоната на Вернике, в която се извършва обработката на слуховата езикова информация. На второ място е известно също така, че музикалността е свързана с дейността на дясната хемисфера. Съвременни изследвания с използване на ядрено-магнитен резонанс обаче са показали, че при хора с абсолютен слух (способност да се определя музикален тон, без да се сравнява с референтен), решаването на задача от този вид, предизвиква по-широка активация в слуховата зона на лявата хемисфера. В този случай не трябва обаче да се забравя, че при тази дейност се съчетава разпознаването на тона с неговото назоваване.

Коровата слухова зона, подобно на другите корови полета, притежава пластичност, както през периодите на развитие, така и при израснали организми. Изследвания на маймуни са показали, че при хранително възнаграждаване и продължително упражняване в сложни за звуково диференциране задачи, настъпва разширяване на коровите рецептивни полета. Преустройство на коровите полета се наблюдава и при сетивната глухота (вж. по-долу). Извършвани са експерименти на опитни животни с локализирано увреждане

на част от Кортиевия орган, който е тонотопично представен в слуховата кора. Един месец след увреждането невроните в кората, които са били свързани с увредената рецепторна част от вътрешното ухо, започват да отговарят с активност на дразнения в друга честотна област.

Определяне местоположението на звуковия източник. За определяне посоката, от която идва звукът, е необходимо възприемането му да се извърши едновременно от двете уши. Слуховите сигнали от двете уши се различават по своя интензитет и по разликата във времето на постъпване на информацията в подковите и коровите структури на слуховата система (в ухото, намиращо се по-близо до звуковия източник звукът постъпва по-рано и е по-силен). Закъснението, с което дразненето постъпва в по-отдалеченото ухо, е от порядъка на няколко микросекунди (максимално до 50 цз) а разликата в интензитета е части от dB. И в двата случая различителната способност на коровите слухови полета е впечатляваща. Определянето на посоката на звука обаче, има важно значение за нашата ориентация в околната среда. Още по-голямо значение има и определянето на скоростта, с която се движи обектът, създаващ звук. В този случай значение има централната дискриминативност по отношение промяната на звуковия сигнал във времето.

Глухотата е разстройство на слуховата сетивна система с тежки последици за комуникативните способности на индивида. Тя може да бъде на едното или на двете уши, частична или пълна. Тя може също така да бъде вродена или придобита. Както вродената, така и придобитата в ранните периоди на живота води до тежки разстройства в развитието на говорните функции. Глухотата не само ограничава индивида в ползването на слухова информация, но прави невъзможна и вербалната комуникация. Тя причинява при децата изоставане в развитието и прави възрастните изолирани личности с лошо настроение.

Въз основа на локализацията на болестния процес глухотата бива:

Проводна глухота. Предизвиква се от наличие на препястия в провеждане на звуковата вълна през външното ухо (наличие на чужд предмет или ушна кал във външния слухов проход) или през средното ухо (наследствена отос-клероза с неподвижност на слуховите костици, възпаление);

Сетивна глухота. Предизвиква се от увреждане на слуховите рецептори или слуховия нерв. Причини могат да бъдат менингит, сифилис, атеросклероза, токсично лекарствено увреждане (например високи дози на антибиотиките стрептомицин и гентамицин) и др. Прекарана от майката по време на бременността рубеола, също може да предизвика глухота у детето. Системно излагане на силни звукови дразнения (работа на летище, дискотека) също може да бъде причина за отслабване на слуха;

Централна глухота. Настъпва при лезии в областта на слуховата корова зона.

ЗРИТЕЛНА СЕТИВНА СИСТЕМА

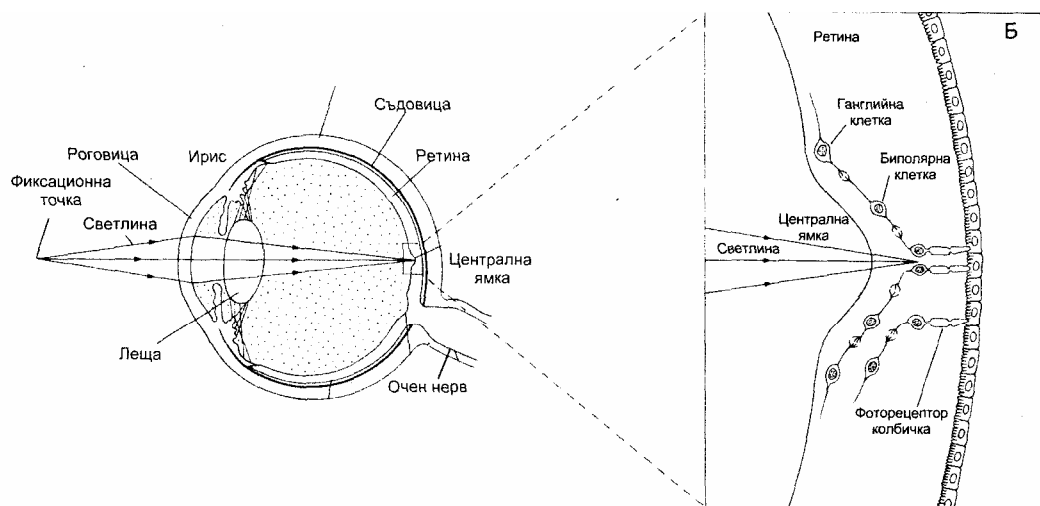
Приема се че около 70% от информацията за околния свят получаваме по пътя на зрителната сетивна система. Чрез зрението получаваме информация за формата, осветеността, цвета, разположението и движението в пространството на предметите, които ни заобикалят. Дразнител за зрителната система на човека са електромагнитните вълни между 400 и 700 нм - диапазон, който наричаме видима част на спектъра. Светлинните лъчи в дълговълновата част на спектъра се възприемат като червени, а в късовълновата, като виолетови. Светлинните лъчи са една малка част от електромагнитния спектър. С по-къса дължина на вълната са ултравиолетовите лъчи, рентгеновите лъчи и др., а по-дълговълнови са инфрачервените (топлинни) лъчи, радиовълните и др. Пчелите и някои други насекоми имат зрителни рецептори, чувствителни към по-широк обхват, което им позволява да виждат предмети осветени от ултравиолетови лъчи.

Устройство и функции на окото. Органът на зрението се състои от оптична част - очна ябълка, зрителен нерв, очедвигателни мускули, клепачи и слъзни жлези. Основните структури на очната ябълка са представени на *фиг. 8. 13*. Очната ябълка е сферично тяло с диаметър около 2 см. Изградена е от три обвивки.

А

Склера

Λ



Фиг. 8. 13. Устройство на окото.

А - устройство на очната ябълка; Б - уголемен вид на централната ямка с фоторецептори колбички.

Външната очна обвивка се състои от еклера, която е плътна и има бял цвят и роговица, която е изпъкналата прозрачна част в предния полюс на очната ябълка.

Средната очна обвивка е богата на кръвоносни съдове. Съставена е от съдовица (хориоидеа), ресничесто тяло и ирис. В ресничестото тяло се сек-ретира бистра водниста течност, която преминава през ириса и изпълва и предната камера, която се намира между роговицата и ириса. В ресничестото тяло се намира също така и ресничестия мускул, чиито сухожилия се залавят за лещата. Ирисът представлява кръгъл диск, разположен отпред зад роговицата. В него има срединен отвор - зеница. Задната повърхност на ириса е покрита с пигментни епителни клетки, които определят цвета на ириса (както казваме "цвета на очите"). В ириса се разполагат кръгови и ра-диални гладки мускули, които се инервират от ВНС и свиват и разширяват зеницата. По този начин се осъществява зеничната реакция на светлина.

Вътрешната очна обвивка (ретина) е изградена от множество нервни елементи и покрива очното дъно. В нея енергията на светлинните лъчи се трансформира в нервни импулси. В ретината са разположени зрителните ре-цепторни клетки - пръчици и колбички. Пръчиците са около 120 милиона и са разположени в периферните части на ретината. Колбичките са около 6 милиона и са разположени предимно в централната ямка - мястото в ретината, върху което попадат светлинните лъчи, когато с поглед фиксираме даден образ (вж. фиг. 8.13Б). Колбичките възприемат образите от т.нар. централно зрение, докато пръчиците възприемат образите от периферното зрение. В пръчиците се намира зрителният пигмент родопсин, а в колбичките има три зрителни пигмента, които имат различна чувствителност към светлинните лъчи в цветния спектър и се разделят на такива, които имат максимална чувствителност в областта на синия цвят, в областта на зеления и в областта на червения. Под действието на светлината зрителните пигменти се разграждат и тази фотохимична реакция стои в основата на преобразуване на светлинната енергия в рецепторен потенциал.

Освен фоторецептори, пръчици и колбички в ретината се намират още няколко вида неврони, най-важни от които са биполярните клетки и ганг-лийните клетки. Израстъците на ганглийните клетки образуват зрителния нерв (II черепномозъчен нерв). Това дава основание ретината да се описва като "част от мозъка, изместен напред".

Светлината достига до фоторецепторите в ретината на очната ябълка, като преминава последователно, както е показано на фиг. 8. 13 А, през следните структури:

1. Роговица - предната част на външната очна обвивка, която е изпъкнала и прозрачна;
2. Предна очна камера - пространството, затворено между ириса и роговицата. Изпълнено е с водниста течност;
3. Зеница - кръгъл отвор в ириса. Ирисът е предната част на средната очна обвивка. Зеницата се стеснява, когато окото е силно осветено и се разширява, когато осветеността е по-малка. Аналогична структура във всеки фотоапарат е блендата, която независимо от осветеността на обектите пропуска почти едно и също количество светлина;
4. Леща - двойноизпъкнало прозрачно тяло. Разположена е непосредствено зад ириса и с помощта на т.нар. ресничест мускул, заловен за ек-ватора ѝ, може да се удебелява. С това пречупвателната ѝ способност се увеличава и окото се приспособява за гледане наблизо. Нагаждане-то на окото за ясно виждане на различни разстояния се нарича акомо-дация'.
5. Стъкловидно тяло - прозрачно безцветно тяло с желеподобна кон-систенция. Изпълва кухината на

очната ябълка. В предния си край има вдлъбнатина, в която заляга лещата.

Оптичен апарат на окото и зрителен образ върху ретината. Роговицата, воднистата течност в предната очна камера, лещата и стъкловидното

тяло са обединяват като оптичен апарат на окото, защото всяка от тези структури пречупва светлината, която преминава през нея. След това пречупване светлинните лъчи попадат върху ретината. Полученият образ е обърнат и умален. *За да се получи ясен зрителен образ, пречупването на светлинните лъчи трябва да стане така, че те да се фокусират точно върху ретината.* В противен случай образът е неясен и размазан.

Пречупвателната сила на окото се променя чрез различната изпъкналост на лещата. Когато се наблюдават близки предмети, изпъкналостта на лещата се увеличава и това увеличава пречупването. Приспособяването на окото към близко гледане носи наименованието *акomodация*. С напредване на възрастта еластичността на лещата намалява и яснотата на образите на близко разстояние изчезва. Това състояние носи наименованието *пресбиопия* и се коригира чрез носене на очила със събирателни лещи. Очила се ползват и в други случаи на несъответствие между пречупвателната сила на окото и фокусирането на образа върху ретината. При *късогледство* (миопия) образът попада пред ретината и корекцията е с двойновдлъбнати (разсейващи) лещи. При *далекогледство* (хиперметропия), образът се фокусира зад ретината и корекцията е с двойноизпъкнали (събирателни лещи). Друг дефект на оптичния апарат на окото е *астигматизмът*, при който пречупвателната сила на роговицата е различна в някои от отделните ѝ меридиани. Астигматизмът се коригира с цилиндрични лещи.

Корекцията на всички тези аномалии в оптичната система на окото, наречени още рефракционни аномалии, следва да се извършват още в ранна детска възраст, защото в противен случай водят до несъзнателно частично, или пълно изключване от зрителния процес на едно от очите. Това, от своя страна, има лоши последици за формиране на зрителните пътища в ЦНС, защото те се структурират под действието на непрекъснатото функционално стимулиране на очите (вж. гл. 2).

Зрителна острота. Това е мярка за пространствената разделителна способност на зрителната система. *Зрителната острота се определя от най-малкия зрителен ъгъл, под който лъчи от две съседни точки трябва да попаднат в окото, за да се възприемат като отделни.* Тя е най-висока в централната ямка на ретината и намалява с отдалечаването към периферията. Причината за това е, че в централната ямка фоторецепторите са много гъсто разположени и освен това всяка колбичка предава поотделно своето дразнене, т.е. рецептивните полета са много малки. В това можем да се уверим чрез един съвсем прост опит. Ако фиксираме погледа си върху циферблата на ръчния си часовник, виждаме всички подробности и точното място, на което се намират двете стрелки. Отместваме погледа си и фиксираме точка която се намира на 5 cm разстояние встрани от циферблата. Без да изместваме погледа, не можем да познаем колко е часът, въпреки че виждаме циферблата.

При това положение вече образът на циферблат не попада в централната ямка и остротата на зрението не е достатъчна, за да се видят подробностите.

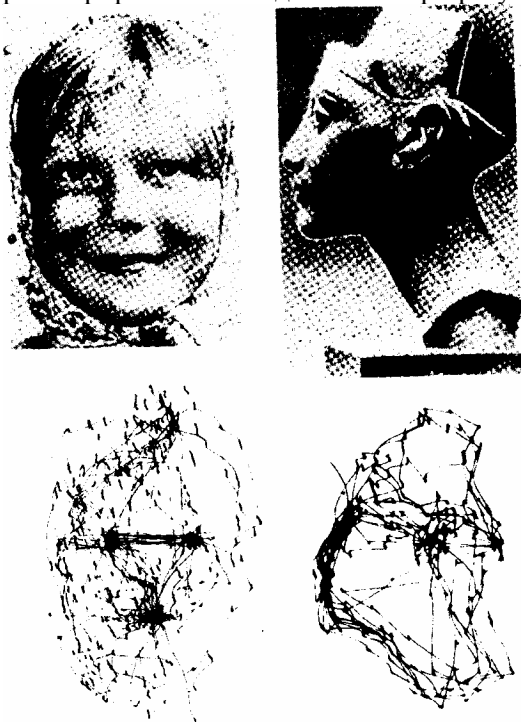
Остротата на зрението има индивидуални различия, които зависят от вариациите в гъстотата на рецепторите в централната ямка. Зрителната острота на ястребите е много по-висока от тази на човека, защото гъстотата на рецепторите е по-голяма, а също така и рецептивните полета са по-малки.

Централно и периферно зрително поле. Централно зрително поле наричаме това, от което образите попадат в центъра на ретината. То обхваща малка площ около точката на фиксация на погледа. С централното зрение ние четем, пишем, извършваме всякаква дейност, която изисква разпознаване на малки обекти и техните подробности. Всички образи извън централното зрение се намират в периферните зрителни полета. Светлинните лъчи от тези образи попадат в страничните части на ретината, където се намират предимно пръчици, чувствителни към светлина. Рецептивните полета на периферните части на ретината са значително по-големи от рецептивните полета в централната ямка. Поради тази причина образите от периферното зрение са неясни, но обхващат голяма част от пространството около нас и създават възможности за добра ориентация. При някои болестни процеси зрението на част от ретината може да се загуби. Ако това стане с централното зрение, човек губи възможност да чете, но има много по-добра ориентация в пространството и когато се движи няма вид на човек с увредено зрение, докато пациент със запазено централно зрение и загубено периферно се движи почти като спял. Периферното зрение е основното за ориентация при ходене по улицата, при шофиране, при участие в спортни игри, игра на тенис, футбол и др.

Двуочно зрение и функция на очедвигателните мускули. Нормално зрението се осъществява с двете очи, като зрителните полета на двете очи се припокриват в своята централна част. Зрителното поле при двуочното зрение е по-голямо, защото включва периферните части на двете очи. При двуочното зрение върху ретината на всяко око се получава отделен образ, но нормално ние сливаме тези два образа и виждаме само един. *Задължително условие за сливането на двата образа при двуочното зрение е, двете изображения да попаднат върху съответстващи точки на двете ретини.* Под съответстващи точки се разбира на еднакво разстояние вляво или вдясно от централната ямка. Двуочното зрение се осъществява чрез съгласуваните и точно координираните движения на очедвигателните мускули. Ако си представим как следим с поглед бързо

движещ се предмет, без той да се раздвоява, става ясно колко съвършено се извършва тази координация. Насочването на погледа в някаква определена посока, както и проследяването на движещ се предмет се извършва волево, но тази координация, която осъществява двуочното зрение, е неволева.

Очни движения. Има главно два вида очни движения - миниатюрни и широкообхватни. *Миниатюрните* се състоят в неволево непрестанно отместване на погледа на много малки разстояния. Това се извършва неосъзнато дори при продължително фиксиране на една точка. Тези миниатюрни движения имат голямо значение за непрестанната работа на зрителната система, защото по този начин образът попада на различни точки от ретината и с това се избягва адаптацията на рецепторите и изчезването на образа. *Широкообхватните* очни движения са *проследяващите, движенията при конвергенция* (насочване на очните оси към централна точка при близко гледане), или обратно, *при дивергенция* (раздалечаване на очните оси при далечно гледане) и *скокообразни* (сакадични), каквито са например движенията при четене от края на реда към началото на следващия ред. Очните движения имат много важно значение, както за двуочното зрение, така и за пространственото триизмерно възприемане на заобикалящата ни среда. На *фиг. 8. 14* са регистрирани очните движения при разучаване на два образа в продължение на две минути.



Фиг. 8. 14. Регистрация на очните движения при разглеждане на портрет на момиченце и на египетската статуя на Нефертити. Разучаването на образите се извършва с очни движения, при които погледът многократно се фиксира към характерните за образа точки

Светлинна адаптация. Чувствителността на зрителната система се променя в зависимост от промените в околното осветление. Ако от силно осветено помещение влезем в тъмно, отначало не се вижда нищо. След известно време започваме да виждаме очертания на някои предмети и след около 10 минути можем да се ориентираме. Настъпила е *адаптация за тъмно*, при която чувствителността на зрителните рецептори се е повишила. Съществува и *адаптация за светло*, която адаптира зрението ни към силна осветеност. Благодарение на способността на зрителната система да се адаптира, човек е в състояние да възприема зрителни стимули с интензитет в един извънредно широк диапазон.

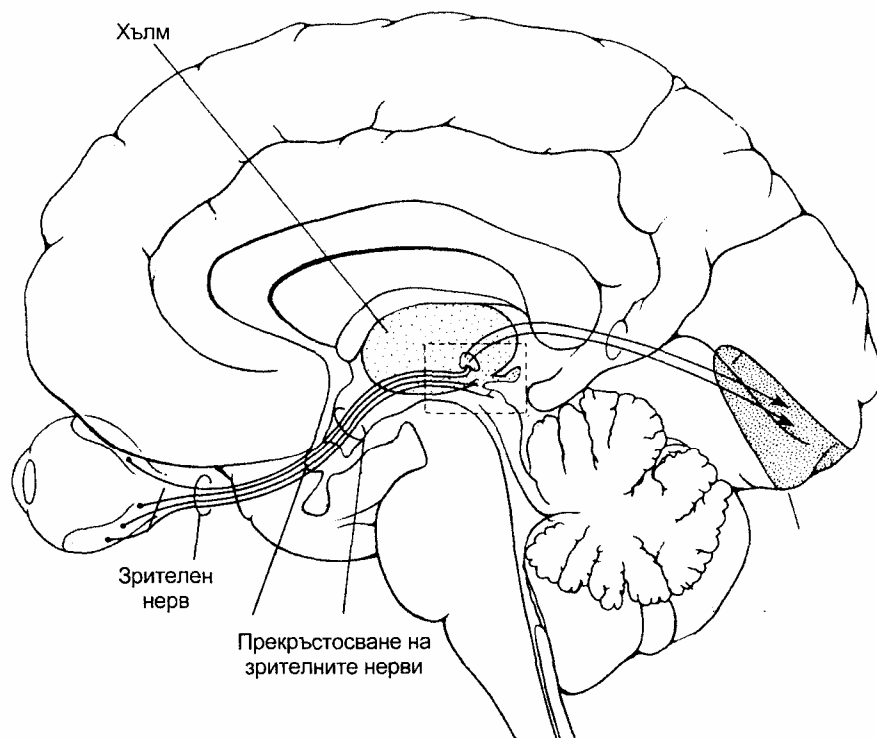
Цветно зрение. Цветното зрение се осъществява от колбичките. Те са три вида в зависимост от пигмента който съдържат - с най-голяма чувствителност към синьовиолетовите лъчи, към зелените и към червените ("синьовио-летови", "зелени" и "червени" колбички.). Тяхната спектрална чувствителност се припокрива, така че се възприемат много повече цветови оттенъци и преходи между основните три цвята. Усещане за бяло се получава при едновременно и в еднаква степен дразнене на трите вида колбички. Черна изглежда тази повърхност, която в еднаква степен поглъща всички видове светлинни лъчи. Възприемане на цветовете е възможно само при добра осветеност, защото прагът на възбудимост на колбичките е по-висок от този на пръчиците.

Периферното зрително поле е по-тъсно за отделните цветове, отколкото за белия цвят, защото колбичките, които са чувствителни към цветовете намаляват по брой от централната към периферната част на ретината.

У някои хора има вродена липса на някой от видовете колбички. Тази аномалия носи наименованието *цветна слепота* и може да се състои в липса на един или два вида колбички. Определянето на цвета при зрителното възприемане се извършва от неврони в допълнителните корови зрителни полета чрез един механизъм на сравняване на относителния дял на участие на различните типове рецептори. Поради тази причина при наличие само на един вид колбички цветно зрение не може да се осъществи и тези хора са монох-ромати - възприемат света като черно-бял филм. Най-често срещаната аномалия е липса на колбички с пигмент за червения цвят. Тя носи наименованието *далтонизъм*. Хората с нарушено цветно зрение не винаги знаят това, защото се приспособяват да отчитат интензивност на осветеност, а не оцветеност. Така те също

могат да намерят горски ягоди в зелената растителност, без фактически да разпознават червения цвят. Цветните аномалии обаче крият рискове при изпълняване на професии, в които цветното зрение е задължително.

Приемане, предаване и преработка на зрителната информация. Зрителната сетивна система има тази особеност, че още в периферния сетивен орган, окото, съществува нервна мрежа, в която започва преработката на зрителната информация. Възбуждането на фоторецепторите се предава на биполярните клетки от ретината и от тях на ганглийните клетки (вж *фиг. 8. 13 Б*), чиито аксони образуват зрителния нерв. Рецептивните полета на ганглийните клетки в централната част на ретината са малки, а в периферията са големи. Като се има предвид, че в периферията се намират предимно пръчици, които са чувствителни към осветеността, тази структурна организация с големи рецептивни полета създава предпоставка в периферната част на ретината да се извършва сумация и чувствителността към слабо осветени предмети да е по-голяма, отколкото на централните части. И действително, ако внимателно се самонаблюдаваме в тъмна безлунна нощ, с коя част от зрителното поле забелязваме някоя светеща звезда, ще видим, че това става именно с периферното зрение, от което образите попадат в областта на големите рецептивни полета.



Фиг. 8. 15. Схема за предаване на зрителната информация.

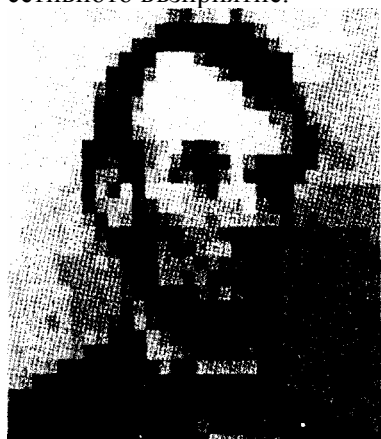
Първична зрителна кора

Кортикална обработка на зрителна информация. От аксоните на ганглийните клетки на ретината зрителната информация постъпва в подкоровите зрителни центрове - страничното коленчато тяло и таламуса, а оттам в първичната зрителна кора в тилната част на крайния мозък (17 поле по Бродман, вж *фиг. 8. 15*). Тя има ретинотопична организация, като отделните части на ретината не са представени равномерно, а относително голямо е представителството на централната част. Повечето корови неврони са бинокулярни, но отговарят по-силно на едното око.

Зрителната информация от 17-то поле се прехвърля към други тилни полета - вторичните зрителни полета и тези които се намират в задния теменен и горния слепоочен дял. Тази допълнителна преработка на зрителните стимули дава информация *къде е образът, какъв е обектът и какъв е неговият цвят*. Информацията, свързана с *движение* и вероятно с възприемане на *пространствената дълбочина*, както и с разположението на обекта в зрителното поле отива към горния слепоочен дял и съседната теменна кора. Зрителната перцепция изисква преработката на информацията за всички тези отделни признаци. В действителност тя протича паралелно за всеки един от тях и трябва да признаем, че едно от съвършенствата на човешкия мозък се демонстрира в това как тези различни паралелни обработки на образа (форма, цвят, дълбочина, движение и разположение) се обединяват при крайното разпознаване на образите. Зрителна перцепция се извършва и в интегративните асоциативни корови полета, в които се разпознават образите на писмената реч (зоната на Вернике, вж. гл. 10). Счита се, че коровите полета ангажирани с преработка на зрителната информация, представляват една трета от цялата крайномозъчна кора.

Перцепцията на зрителните стимули на корово ниво може да компенсира недостатъците на зрителните стимули за някои образи. На *фиг. 8. 16* е представен един портрет, изграден от квадратчета. Когато наблюдаваме този образ от обичайното за четене разстояние, ние виждаме отделните квадратчета различно нюансирани от бяло до черно и трудно ги свързваме с образ на човешко лице. Ако обаче отдалечим този образ на един до два метра от очите си, образът се изяснява и бихме разпознали човека, ако това е портрет на познато лице.

Коровата обработка на зрителната информация ни осигурява възможността да възприемаме околния свят стабилен. Когато човек се придвижва (ходи или тича), предметите около него също променят своя размер и своето положение в зрителното поле. Обектът, към който се приближаваме, нараства по размер, а предметите край нас се извъртат по една вертикална ос. Ако наклоним глава, ориентацията на предметите видимо се променя. Въпреки всичко това ние възприемаме околния свят стабилен и неподвижен. В хода на индивидуалното развитие и натрупване на собствен сетивен опит се развиват компенсаторни механизми на перцептивно ниво, които правят възможно игнорирането на собствените движения и коригиране на чисто сетивното възприятие.



Фиг. 8. 16. Разпознаване от разстояние.

Портрет, изграден от различно нюансирани от бяло до черно квадратчета. Ако отдалечим този образ на един до два метра от очите си, образът се изяснява и бихме разпознали човека, ако това е портрет на познато лице.

ВКУСОВА И ОБОНЯТЕЛНА СЕТИВНИ СИСТЕМИ

Вкусовата и обонятелната сетивни системи са контактни и възприемат химични стимули, когато те попаднат върху вкусовите или обонятелните рецептори. И вкусовите и обонятелните рецептори са *химиорецептори* и възприемат веществата, разтворени в слоя течност, покриващ устната и носната кухини. Тези две сетивни системи взаимно се допълват и обикновено функционират съвместно.

Вкусова система. Състои се от вкусови рецептори намиращи се върху езика, и върху лигавицата на небцето и гълтача, аферентни влакна, които се намират в три от черепномозъчните нерви (VII, IX и X, вж гл. 2), вкусово ядро в мозъчния ствол, ядра в таламуса и корово представителство в долната част на задната централна извивка - вкусов център, намиращ се в близост с коровото представителство на езика в границите на соматосетивната система. Рецепторите върху езика се намират във вкусови луковици, които периодично се излющват и отново се възстановяват.

Вкусовата система има четири основни субмодалности - усещанията за сладко, солено, кисело и горчиво. Комбинациите от тези усещания в различни пропорции създават вкусовото разнообразие, на което се наслаждаваме. Вкусовите усещания са налице още при раждането с предпочитание към сладкия и много леко солен вкус.

Вкусовите дразнения играят роля на "качествен контрол" на храните. Горчивият вкус, особено когато е по-интензивен, сигнализира за опасност от токсични вещества, сладкото се свързва с приятното усещане за възстановяване на енергийните запаси, а соленият вкус се възприема като необходимост за запазване хомеостазата на обема телесни течности (вж. гл. 12).

Обонятелна система. Рецепторите на обонянето се намират в специализирана лигавица в носната кухина. На повърхността си те имат реснички потопени в слузния секрет на носната лигавица. Обонятелните рецептори непрекъснато се обновяват. Това ги отличава от всички други нервни клетки, които не се регенерират. От основата на обонятелните рецептори изхождат тънки безмиелинови аксони, които изграждат обонятелните нерви (I черепномозъчен нерв). Те достигат до обонятелната луковица, от където започва третия неврон на обонятелния път, който завършва в структури на лимбичната система - парахипокампалната гънка и амигдалоидните ядра (*фиг. 8. 17*). Тези структури принадлежат на най-древната във филогенетично отношение част на кората на крайния мозък, наречена още палеокортекс. Неврони от обонятелната луковица завършват и в хипоталамуса. Обонятелната система у човека има връзки и с кората на челните дялове за разлика от другите бозайници, при които няма такава връзка с новата кора на крайния мозък (неокортекса). В замяна на това обаче обонятелната кора у нисшите организми, за които обонянето е основно сетиво, заема относително много голяма площ от кората на крайния мозък.

Обонятелната система на човека може да разпознава между 5000 и 10000 различни одоранти. Одоранти се

наричат веществата, които предизвикват мирисови усещания. Опитите да се класифицират одорантите са неуспешни. Обонятелните рецептори са с различна чувствителност към отделните одоранти, но всеки рецептор може да се възбужда от множество одоранти. Хората имат различна индивидуална чувствителност на обонятелните си системи. Дегустаторите на вина са пример за висока чувствителност и дискриминативна способност на мирисовите усещания - *хиперосмия*. Има други хора, у които съществува вродена *хипосмия* - няма усещане за някоя миризма, или усещането се получава при значително високи концентрации на одоранта.

Значение на обонятелната система за половото поведение. Някои животински видове имат видо-специфична чувствителност към вещества, наречени *феромони* - вещества, които се произвеждат от едно животно, действат на разстояние и предизвикват полово привличане. При много от животните сексуалното влечение на мъжките е много по-силно, когато женските са в период на овулация. Роля на феромон в случая имат някои мастни киселини, които се намират във вагиналният секрет на женските. При мишки е доказано, че миризмата на женските индивиди предизвиква ускорено полово развитие у подрастващи мъжки и увеличена секреция на тестостерон у израсналите мъжки. При хората обонятелната система също играе

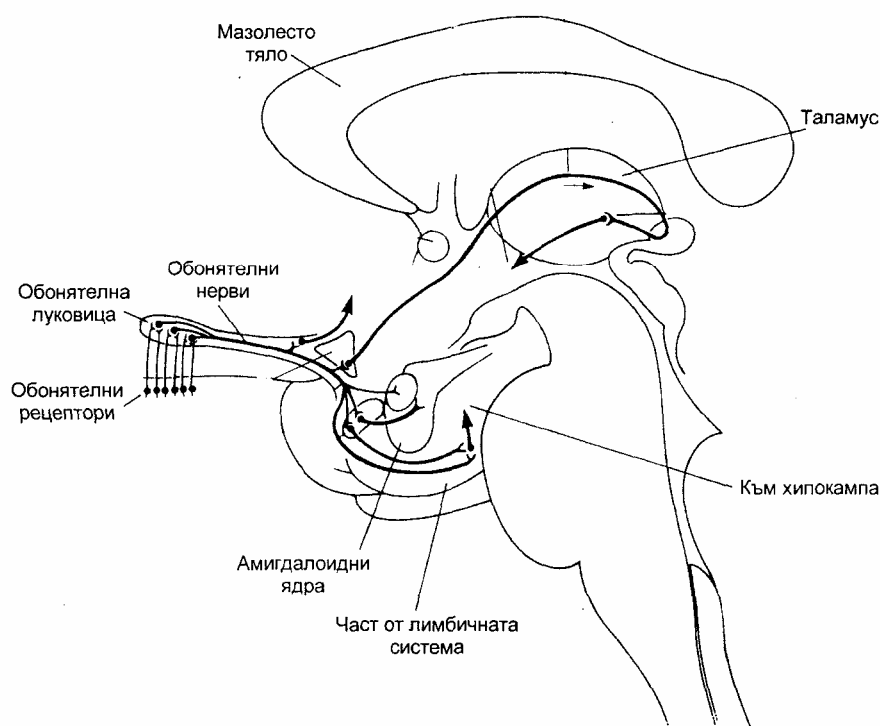
съществена роля в проявите на полова активност, въпреки че на по-предно място е значението на зрителните и тактилните стимули.

Фиг. 8. 17. Обонятелната сетивна система.

В амигдалоидните ядра и частите от лимбичната система до които достига информацията от обонянието се създава емоционалната оценка за мирисовите усещания.

Резултат от едновременната информация, постъпваща чрез вкусовите и обонятелните рецептори, са следните регулаторни и поведенчески прояви:

1. **Определянето на "вкуса"** на дадена храна е комбинация от вкусовите и мирисовите усещания. За различния вкус на прасковата, пъпеша и печената тиква голямо значение има техният аромат;
2. **Подготвят храносмилателната система** за процесите на храносмилане преди храненето да е започнало, или от неговото начало. Множество безусловни и условни рефлексни регулират секрецията на храносмилателните жлези и двигателната активност на храносмилателния тракт. Мирисът на храната и първите вкусови усещания от нея увели-



чават секрецията на стомашния сок, секрецията на жлъчката и храносмилателния сок от задстомашната жлеза и усилят моториката на стомаха;

3. **Имат защитно значение.** Неприятните вкусове и миризми са предпазващи срещу приемане на вредна

или развалена храна. Подобни дразнения, ако веднъж са предизвикали неприятните усещания на отравяне, създават от едно единствено въздействие много устойчиви условни рефлексии, които предпазват организма от ново отравяне чрез чувство за гадене и отвращение. Вкусовите рецептори са включени и във възникването на вродения защитен рефлекс повръщане;

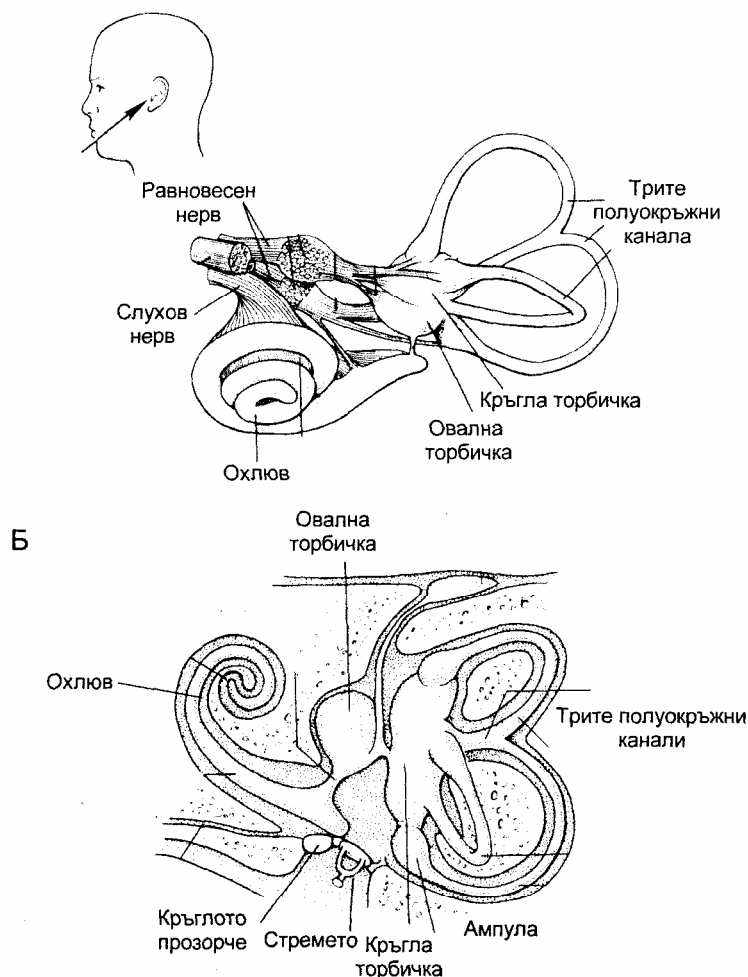
4. *Свързани са с емоциите.* Както вкусовите, така и мирисовите усещания обикновено се преживяват като приятни или неприятни. Тясната връзка на обонянето с емоциите е предопределена и от близката, в известна степен еднаква, локализация на центровете на обонянето и на емоциите в структурите на лимбичната система.

ВЕСТИБУЛАРНА СЕТИВНА СИСТЕМА

Вестибуларната сетивна система се състои от органа на равновесието, подкоровите вестибуларни ядра, разположени в моста и множеството нервни влакна, които се насочват към кората на малкия мозък, задната централна извивка на мозъчната кора, двигателните неврони в гръбначния мозък и ядрата на очедвигателните нерви.

Анатомични и функционални особености на вестибуларната сетивна система. Вестибуларният апарат, или органът на равновесието е разположен във вътрешното ухо в слепоочната кост на черепа. Костта образува сложна система от взаимносвързани кухини и канали, в които се намира ципесто образувание, повтарящо формата му, ципест лабиринт (*фиг. 8. 18*). Ципестият лабиринт е изпълнен с течност, ендолимфа. Част от лабиринта (охлюва) е свързана със слуха, а рецепторите на равновесието са разположени в три полуокръжни канала и в две малки кухини - *кръгла торбичка* (утрикулус) и *овална торбичка* (сакулус). Те се намират в преддверието (на латински *vestibulum*, откъдето идва и названието вестибуларна система). Полуокръжните канали са разположени в три взаимноперпендикулярни равнини. Всички канали започват от общата кухина на преддверието и близко до началото си имат разширение, известно като ампула. Там част от стената на канала е надигната и образува гребен, върху който са разположени специализирани рецепторни клетки с власинки. Те са включени в желатинозна материя, в която се намират малки (около 5 mm) кристали. При движение на течността те оказват-деформиращи влияния върху власинките на рецепторните клетки и ги огъват в посока, зависеща от действащите върху тях сили. Следователно рецепторите на вестибуларната система са механорецептори. Всяка рецепторна клетка има два вида власинки - една дълга и по-дебела и многобройни по-къси власинки. Когато движението е в едната посока рецепторните клетки се възбуждат, а при движение в противоположната посока - настъпва задържане (*фиг. 8. 19*). В кръглата и в овалната торбички има също струпване на рецепторни клетки. Всички рецепторни клетки образуват контакти с крайните разклонения на вестибуларния клон на VIII черепно-мозъчен нерв (слухово-равносесен нерв).

А



Фиг. 8. 18. Вестибуларна сетивна система.

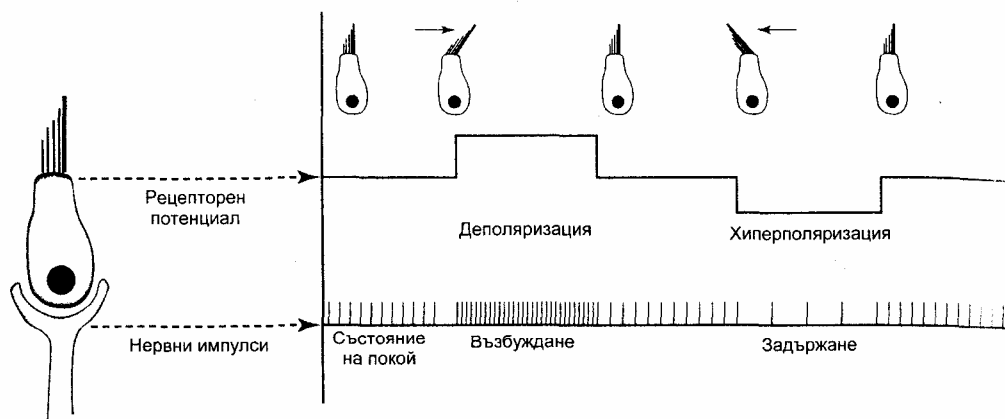
А - общ вид на ципестия лабиринт на вътрешното ухо. Б - пререз на ципестия лабиринт. Част от лабиринта (охлюва) е свързана със слуха, а рецепторите на равновесието са разположени в трите полуокръжни канала и в две малки кухини – кръгла торбичка (утрикулус) и овална торбичка (сакулус).

Рецепторите на полуокръжните канали предават информация главно за движението на тялото - линейните ускорения. Съобразно посоката на движение, процесите в полуокръжните канали на двата вестибуларни аппарата, могат да бъдат както възбуждане, така и задържане. При това тяхната интензивност ще бъде съобразно с това доколко посоката на движение съвпада с равнината в която се намира всеки полуокръжен канал. Ефектът ще бъде най-отчетлив когато равнината на завъртане съвпада с плоскостта на разположение на съответния полуокръжен канал. Ако си представим, че се намираме на въртележка, каквато има за децата в градините, при движението около една вертикална ос, хоризонталният полуокръжен канал в единия вестибуларен апарат ще се възбужда, а в другия ще се задържа. Рецепторите в кръглата и в овалната торбички се възбуждат както от статично действащи сили (гравитацията), така и при инерционни сили вследствие на някакво движение. По този начин произтичащата от тях информация е както във връзка с положението на главата в пространството, така също и от наличието на линейни ускорения за цялото тяло.

Фиг. 8. 19. Вестибуларни рецептори.

Всяка рецепторна клетка има два вида власинки - една дълга и по-дебела и многобройни по-къси власинки. Когато движението е в едната посока рецепторните клетки се възбуждат, а при движение в противоположната посока - настъпва задържане. Съответно на това нервните импулси се учестват или забавят.

В заключение може да се каже, че анатомичното разположение на рецепторите във вестибуларния апарат и тяхната функционална характеристика осигуряват възможност за много пълна и точна информация за положението на главата и за движението на тялото в пространството. Динамичната ин-



Принципи за приемане и преработка на сетивната информация 195

формация, която полуокръжните канали предават при ускорения на тялото, е от особено значение за регулиране на очните движения при завъртане на главата в една или друга посока.

Централна обработка на информацията от вестибуларната сетивна система. Крайните нервни окончания, които влизат в контакт с рецепторите на вестибуларния апарат са периферните израстъци на двуполусни неврони, отрупани в нервен възел (*ganglion vestibulare*). Техните централни израстъци се отпряват в състава на слухово-равновесния нерв към мозъчния ствол. Там влакната завършват във вестибуларните ядра и в малкия мозък. Вестибуларната система е единствената сетивна система, чиито първични сетивни неврони дават окончания пряко към малкия мозък. Освен това вестибуларните ядра имат връзки с някои ядра в мозъчния ствол свързани с очните движения и с гръбначния мозък. Чрез таламуса те изпращат и информация към задната централна извивка на мозъчната кора. Там информацията, свързана с равновесието се преработва и се осъзнава. За разлика от другите сетивни системи коровото представителство на вестибуларната система има сравнително малко значение за нейните важни функции във връзка със запазване на позата и равновесието.

ГЛАВА 9. НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА СЪСТОЯНИЕТО НА БОДЪРСТВАНЕ И СЪН

Основна характеристика на състоянието на бодърстване (будното състояние) е целенасоченото взаимодействие с околната среда. В състояние на бодрост външните сигнали се осъзнават, реакциите са бързи и точни и могат да се извършват движения с голяма точност. Бодростта се поддържа от активиращото влияние на сетивната информация. По време на бодърстване сетивните прагове са ниски, т.е. сетивните системи са в състояние да възприемат много слаби дразнителни. При състояние на бодрост се чуват съвсем слаби звуци, долавят се далечни миризми, възприятията са улеснени и се извършва точен анализ на получените сигнали. Безусловните рефлексии протичат улеснено и лесно могат да се образуват нови условни рефлексии.

Състоянието на бодрост и противоположното му състояние - сън, се сменят периодично. Това е израз на един установен биологичен ритъм, който обаче се подлага на модулиране в зависимост от наличието на външни или вътрешни стимули. Сънят, от своя страна, е състояние, в което също има фа-зовост. По време на сън се редуват две напълно разнородни състояния, при които както състоянието на нервната система, така и работата на вътрешните органи основно се различават. При едно от тези състояния (фази на съня) се наблюдава сънуване. Поради наличието на тези две разновидности на съня понастоящем се разграничават три основни състояния на нервната система - бодрост, сън без сънуване и сън със сънуване.

Вниманието е особен вид на бодърстването, при което активността на нервната система се насочва към сигнали с голямо жизнено значение. Жизненото значение на сигналите може да бъде свързано със задоволяване на основни жизнени потребности или сигналите да са личностно значими в социален план. Увлечени в някаква дейност, не чувате редица звуци около вас, но произнасянето на собственото ви име в чужд разговор веднага пренасочва вниманието ви. Вниманието се появява на основата на вродената поведенческа реакция, която се появява при необичаен стимул и носи наименованието *ориентировъчен рефлекс*. Съществува и *активно волево внимание*, което се насочва към обекти, свързани с положителни емоции. Тренирането и възпитанието на активното внимание е дълъг процес, който започва от игрите на малкото

дете, осигурява успеха през ученическите години и се разгръща в пълен обем в творческата дейност на зрялата личност.

ФИЗИОЛОГИЧНИ ПРОМЕНИ ПО ВРЕМЕ НА СЪН

Сънят преминава през различни фази. Съвременните представи за фазите на съня са изградени главно въз основа на регистрации на електроенцефалография (ЕЕГ) и електромиография (ЕМГ), както и на някои физиологични показатели като сърдечна честота, артериално кръвно налягане, дишане, телесна температура, окулография (регистриране на очните движения) и др. Въз основа на тези изследвания е установено, че през първата фаза на съня, артериалното кръвно налягане се понижава, сърдечната дейност се забавя, честотата на дишането се намалява, телесната температура леко спада. Тази фаза на съня е наречена *бавновълнов или класически сън*.

По време на нощния сън има периоди, през които дишането и пулсът се учестват, артериалното налягане леко се покачва. През тези периоди сънят е във фазата на *парадоксален сън*. На таблица 9.1. са представени основните различия между тези две фази на съня.

Таблица 9.1. Особенности на класическия и парадоксален сън

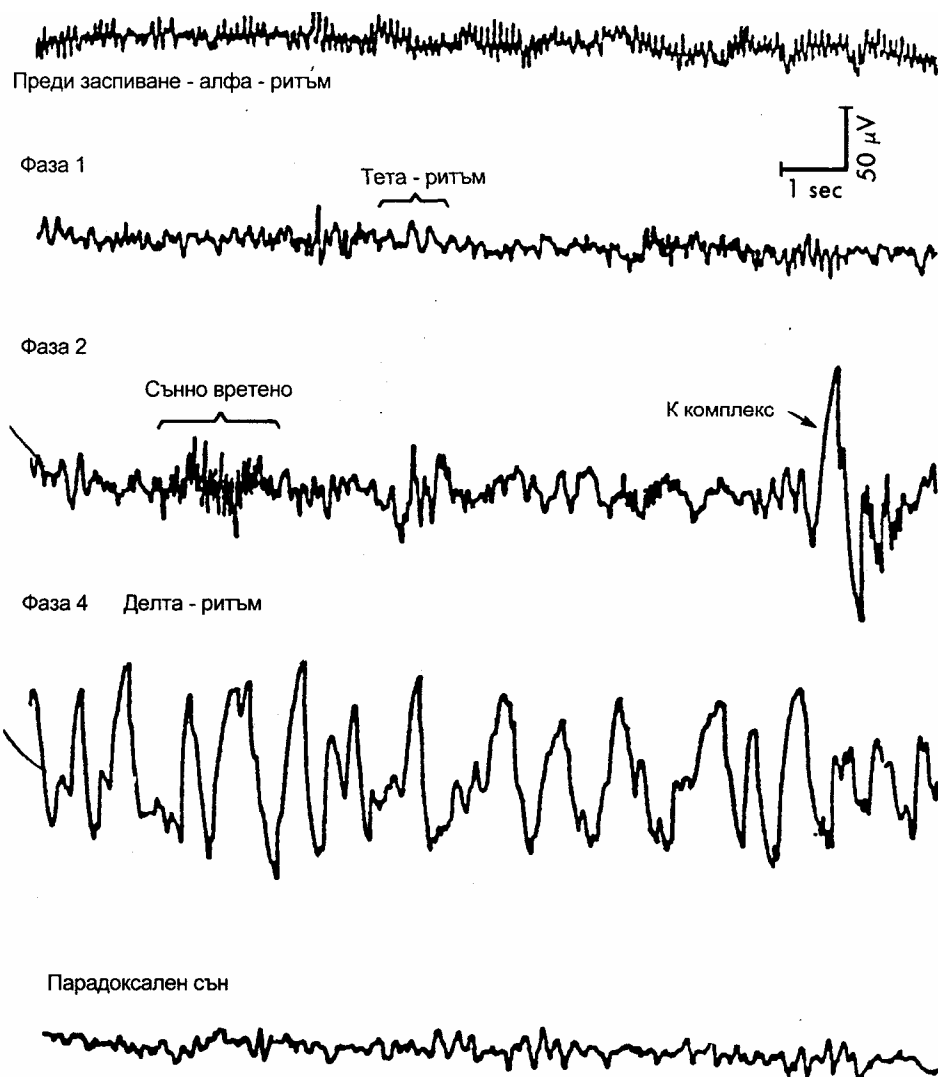
	Класически сън	Парадоксален сън
Вълни в ЕЕГ	бавни	бързи, подобни на будно състояние
Сърдечна честота	намалена	увеличена
Кръвно налягане	намалено	повишено
Дишане	ритмично, забавено	неритмично, ускорено
Терморегулация	запазена	неефективна
Мускулен тонус	намален	силно намален
Очни движения	бавни	бързи
Ендокринни жлези	пулсово увеличаване секрецията на растежния хормон	
Кортикален кръвоток	намален	увеличен
Състояние на половите органи		често ерекция
При събуждане	неориентираност	ориентираност

Класическият сън носи още наименованието от англоезичната литература NREM (Non-Rapid Eye Movement), което означава, че през тази фаза няма бързи очни движения. Парадоксалният сън се нарича още REM (Rapid Eye Movement), което означава, че през тази фаза има бързи очни движения.

Класическият сън допълнително се разделя на 4 фази, които според промените в ЕЕГ (*фиг. 9.1*) се характеризират със следното:

Фаза 1 - краткотрайна на лек сън. През тази фаза външно човек има вид на заспал, въпреки, че субективно това усещане не винаги е налице. Честотата на вълните в ЕЕГ постепенно намалява и се появяват периоди с тета-ритъм.

Фаза 2 и фаза 3 - постепенно задълбочаване на съня. В ЕЕГ се появяват сънни вретена и К-комплекси (*еж. фиг. 9. 1*).



Фиг. 9.1. ЕЕГ преди заспиване, по време на фазите на класическия и по време на парадоксалния сън.

Фиг. 9.2. Нормално разпределение на фазите на съня през 8-часов период на нощен сън.

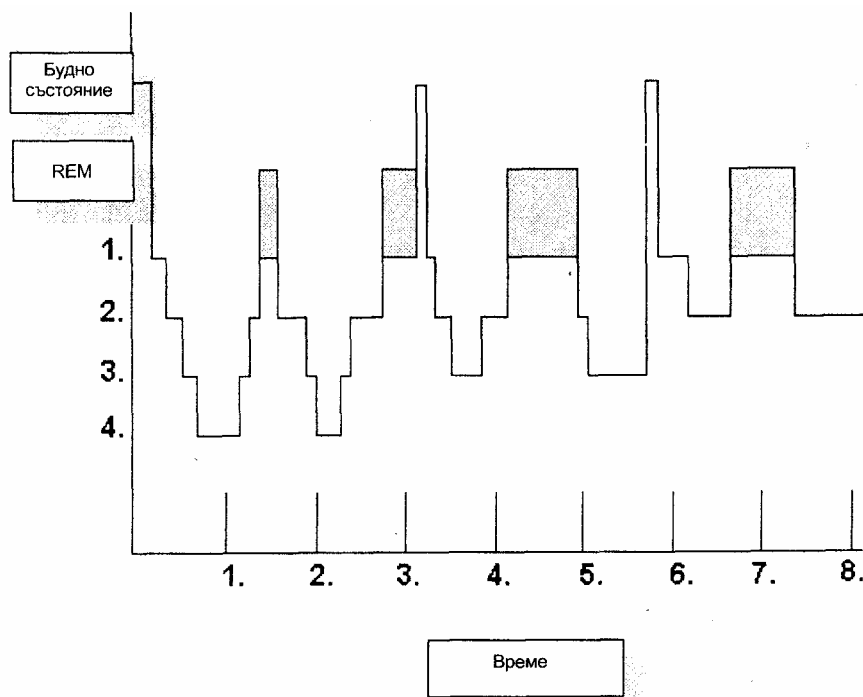
На абсцисата са часовете, на ординатата - фазите на класическия сън. Защрихованите полета са периодите на парадоксалния сън (REM). За подробности вж. текста.

Фаза 4 - дълбок сън, при който праговете за сетивни дразнения са най-високи и дифузно в ЕЕГ преобладават бавните делта-вълни.

На фиг. 9. 2. е представен профила на нормално протичащ сън за 8-часов период от време. В началото преобладава дълбокият сън, а в края - фазите 2 и 3. Показани са четири преминавания от класически към парадоксален и две краткотрайни събуждания. Парадоксалният сън продължава средно от 10 до 30 минути и се повтаря периодично 3-4 пъти през нощта.

РЕТИКУЛАРНА ФОРМАЦИЯ И АКТИВИРАЩИ ВЛИЯНИЯ ВЪРХУ КОРАТА НА КРАЙНИЯ МОЗЪК

Ретикуларната формация включва множество невронални кръгове, които се намират в мозъчния ствол. Изградени са предимно от междинни неврони, от където идва и наименованието на тази структура. Тези неврони не образуват ядра, но все пак някои от тях, разположени в срединната част, се обе-



диняват под наименованието ядра на шева (Nuclei Raphe). Ретикуларната формация не е свързана със специфичните сетивни пътища. В нея невроните са полимодални и получават колатерали (странични отклонения) от пътищата на всички сетивни модалности. Особеност на част от невроните в ретикуларната формация е силната разклоненост на аксоните им, с които те се свързват със структури над и под мозъчния ствол. По тези разклонени аксони се предават възходящи активиращи влияния към кората на крайния мозък и нисходящи влияния към гръбначния мозък. Възходящите пътища са сетивни, но не дават информация за вида на сетивните стимули, а за тяхната интензивност. Нисходящите пътища имат значение за болковата сетивност и за регулацията на мускулния тонус. Така например силното намаляване на мускулния тонус през фазата на REM-сън (вж. по-долу) се дължи на нисходящи потискащи влияния от страна на ретикуларната формация към двигателните ядра на гръбначния мозък.

Първоначалните изследвания на опитни животни са показали, че прекъсване на сетивната информация на нивото на мозъчния ствол, предизвиква състояние, сходно на сън. Има множество доказателства за значението на сетивната информация за поддържане състоянието на будност. Добре известно е, че един студен душ, или физически упражнения ободряват и премахват сънливостта, както и това, че възникнала болка ни събужда. И в трите случая в мозъка постъпва сетивна информация - в първите два от дразненията на кожата и рецепторите в ставите и мускулите, а в третия по болковите пътища. По-късни изследвания са показали, че не само прекъсването на сетивната информация, но и активността на определени части от мозъчния ствол имат решаващо значение за състоянията на бодрост и сън. Така например е било установено, че сънят е процес, при който нормално съществуващата активация се потиска от една "сън предизвикваща" зона, намираща се в ядрата на шева.

От гледна точка на медиаторите, които осъществяват предаването на невроналната информация, невроните на ретикуларната формация се разграничават като *допаминергични*, *норадренергични* (групирани предимно в Locus coeruleus), *ацетилхолинергични* и *серотонинергични* (групирани предимно в Nuclei Raphe). Активацията на норадренергичните неврони повишава състоянието на будност и потиска съня. Активацията на ацетилхолинергичните неврони засилват явленията на класическия сън. През същата фаза има повишаване нивото на серотонин. Следва да се отбележи обаче, че нито един медиатор не действа еднозначно по отношение на това дали предизвиква или отстранява съня. В експериментални условия досега не са намерени ядра, които точно да предизвикват, или да прекъсват съня.

ПОВЕДЕНЧЕСКИ И ПСИХОЛОГИЧЕСКИ АСПЕКТИ НА СЪНЯ

Сънят е жизнена необходимост за организма, подобно на храната и кислорода. Сънят е ритмично настъпваща

промяна в активността на мозъка, съпроводена от относителна безсъзнателност. Сънят при човека е синхронизиран главно с фазите тъмно/светло, а при животните значение имат и промените в околната температура. Сънят се съпровожда от рязко намаление на двигателната активност, позата при възможност е легнало положение, очите са затворени. По външни белези това състояние е подобно на състояние под наркоза или при хипотермия (преохлаждане на тялото и достигане на телесна температура под 35°C). Съществената разлика обаче, е че при съня състоянието е напълно обратимо в кратки интервали от време - само при появата на силен стимул.

Ритмична смяна на състояние на активност и относителен покой е позната и при нисши организми. Сънят като специфично състояние на нервната система се оформя при бозайниците и достига пълното си развитие при човека. Всеки от нас прекарва около една трета до една четвърт от денонощието в сън. Новородените деца спят много повече. Те прекарват в сън около 16 часа в денонощието и половината от това време е в парадоксален сън. По време на сън контактът с околната среда е силно намален. Приемането на информация от външната среда по време на сън е силно ограничена. При прехода от будност към сън постепенно се губи осъзнаването на сетивните стимули, могат да се появят илюзии, или халюциноподобни състояния.

Лишаване от сън (сънна депривация) при опитни животни плъхове води до нарушена терморегулация, тежки смущения в обмяната на веществата и смърт в срок от три до четири седмици. Още в края на първата седмица те губят значително телесно тегло въпреки повишеното количество приета храна. Предполага се, че сънната депривация причинява прогресивна загуба на норадренергични неврони поради тяхното непрекъснато свръхактивиране в условията на стресовото състояние, каквото се създава от сънната депривация.

Резултати от изследвания на доброволци ясно показват, че наличието на сън е необходимо условие за нормалното функциониране на нервните клетки. Лишаването на организма от сън води до умора, нервност, трудно съсредоточаване и отслабване на паметовите възможности. Едно от обясненията е, че по време на сън мозъкът се очиства от някои крайни продукти на обмяната на веществата и неговата работоспособност се възстановява. В опитите с доброволци е установено, че ако човек бива събуден в началото на всеки период от парадоксален сън, след време настъпват тежки нервно-психически разстройства, въпреки че общата продължителност на времето,

прекарано в сън, не се намалява. При същите обстоятелства у животните се загубват дресировъчните навици и се появява неоснователна агресивност. Лишаването от парадоксален сън нарушава паметовите функции. Паметовите-те следи от краткосрочната памет не могат да се прехвърлят към дългосрочната памет. Изглежда, че организъмът има нужда не само от сън въобще, но и специално от периодите на парадоксалния сън, защото след период в който сънят е бил прекъсван именно в тази фаза, оставен необезпокояван, човек спи с много по-дълги периоди парадоксален сън.

При събуждане на спящия по време на класическия сън състоянието е свързано с краткотрайна (до няколко секунди) обърканост за време и място, докато при събуждане от парадоксалния сън, съзнанието е напълно ясно и могат да се разкажат сънищата предшестващи събуждането.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА СЪНЯ

Една от първоначално създадените представи за съня е свързана с натрупване в мозъка на "фактори на умората" (наречени още "токсични", "отпадни"), т.е. сънят представлява "почивка" за нервната система, подобно на възстановяването за скелетните мускули след усилено физическо натоварване.

Съвременните теории за съня се изграждат въз основа на данните от изследвания на биоелектричните явления в различни структури на мозъка (включително и микроелектродни изследвания на опитни животни), които показват, че регулирането на състоянията на будърстване и сън зависят до голяма степен от взаимодействията между кората на крайния мозък и структури в мозъчния ствол.

Два медиатора имат ключова роля за настъпването на парадоксалния сън - по време на REM фазата се повишава активността на ацетилхолинергични неврони и се повишава нивото на серотонина. Норадренергични неврони в Locus Ceruleus изглежда играят ролята на изключващи REM фазата.

При клинични условия са наблюдавани пациенти с пълна загуба на REM-фаза при лезии в мозъчния ствол, или загуба само на сънуването при корти-кални лезии.

По време на класическия сън обмяната на веществата в мозъка е от тип възстановителна, със синтезиране на енергийни източници. По време на парадоксалния сън на синаптично ниво настъпва прехвърляне от краткосрочната към дългосрочната памет. Накратко казано *NREM фазата е възстановителна за обмяната на веществата, а REM-фазата е консолидираща си-наптичните връзки.*

СЪНУВАНЕ

Сънуването е особено състояние на мозъчната дейност, което се появява периодично по време на сън. Пресъздаването на сънищата показва следните особености:

- **Ориентираност** - прекъснатост и несъответност на събитията по време, място и участие на персонажи;
- **Памет** - накъсаност на спомените за съдържанието на сънуването, с елементи на амнезия (до 95%). Някои сънища са хипермнестични (при-помняния невъзможни за будно състояние);
- **Мислене** - нелогично, когнитивни изопачавания, липса на реалистични съждения;

- *Сетивност* - интензивни зрителни илюзии и илюзии за движение, преживявания близки до халюцинации, слаби или липсващи усещания за мирис, вкус и болка; Натрашгави повторения на мъчителни ситуации като нападение, взлом от крадци, пропуснат влак, задушаване;
- *Емоции* - засиленост на емоционалността, особено за страх и удоволствие. Слаби или липсващи емоции за вина и срам. Неусъществени силни желания често подхранват съдържателно сънищата;
- *Процеси на вътрешно активиране* - самоактивация на нивото на моста, таламуса и зрителната кора на крайния мозък едновременно с центровете на очните движения. Вътрешно активиране може да настъпи и от интерорецептивни сетивни дразнения, които се проецират в сънищата като външни.

Сънищата се отличават с твърде индивидуална психологична стилистика. Съдържанието на сънищата се използва от някои психоаналитични школи като източник на информация за подсъзнателни психични процеси, защото в сънищата често изплуват в символна форма минали преживявания.

БИОЛОГИЧНИ РИТМИ В ЧОВЕШКИЯ ОРГАНИЗЪМ

Биологични ритми имат циклично протичащите процеси в живите организми. Много природни явления протичат циклично. Такива са смяната на деня и нощта, годишните времена, новолуния и пълнолуния, приливите и отливите. В продължение на милиони години жизнените процеси в живите организми са се синхронизирали с периодичността на явленията в заобикалящата ги среда. В хода на еволюцията при всеки животински вид са се създали биологични ритми. Те определят миграцията на животните, търсенето на партньор, отглеждането на малките и приучаването им към самостоятелен живот.

В организма на човека има много процеси, които имат свой собствен би-олгичен ритъм. Смяната на състоянието на бодрост и сън в денонощието е една от проявите на биологичните ритми. Те имат различно разпределение във времето и се променят през различни периоди. Дишането е редуване на вдишване и издишване 12-14 пъти в минута. При сърцето сърцевият цикъл се повтаря ритмично около 70 пъти в минута. Секретцията на стомашните жлези настъпва периодично в обичайните за всеки човек часове на хранене. Телесната температура има най-високи стойности около 16 часа и най-ниски стойности между 4 и 5 часа през нощта. У жените овулацията и менстудаци-онният цикъл са с период около 28 дни. /

Денонощните ритми са устойчиви. В умерените географски ширини, където ние живеем, сънят обикновено съвпада с нощните часове, а състоянието на бодростване и активност са при светлината на деня. При преместване в нови условия, например в друг континент, се наблюдават смущения в съня, защото новият ритъм на светло и тъмно не съвпада с установения биологичен ритъм, наречен още биологичен часовник. След време ритъмът на съня се преобразува, но някои други периодично протичащи функции, като температурата на тялото, секретцията на някои хормони са много по-инертни при промяна на условията на живот.

Познаването на биологичните ритми има приложно значение. Трудовата дейност при нощни смени носи повече рискове. Много отговорна нощна дейност не следва да се възлага на лица, които трудно понасят смяната във времето на техния биологичен часовник. Познаването на колебанията през денонощието има значение за лечението на редица болести.

ГЛАВА 10. ИНТЕГРАТИВНИ И КОГНИТИВНИ ФУНКЦИИ НА НЕРВНАТА СИСТЕМА

Висшите функции на нервната система обхващат процеси, които протичат с едновременното участие на различни корови и подкорови структури. За човека те обхващат процеси, свойства и състояния, които са едновременен обект за изучаване от невробиологията, неврофизиологията, психологията, когнитивната наука и др. Резултатите от тези комплексни изучавания на процеси като обучение, памет, езикови функции, съзнание, са не само теоретични за описване на механизмите им, но и чисто практически, както за подобряване на протичането им, така и за евентуален медикаментозен контрол.

Висшите интегративни функции на кората включват процесите на възприемане и преработка на сетивната информация, формирането на възприятията и представите и тяхното съчетаване, за да се формулира планирано поведение или модел за бъдещо действие. Специално внимание заслужава въпросът как се създават паметовите следи, и как усещанията, представите и емоциите формират речта. Съвременните познания за интегративните функции на кората се основават на изучаванията на клетъчните функции, които са показали как различните отдели на мозъка получават и преработват информация. Така напр., известно е, че мозъкът не получава просто зрителния образ от външния свят, а по-точно го конструира въз основа на интегриране на информация от паралелни пътища за форма, движение и цвят. Тези процеси протичат в първичните и вторичните полета на коровото представителство на зрителната система. Неврофизиологичните процеси, които стоят в основата на психичните явления и състояния, изискват интегриране на дейността на неврони от различни полета.

ФУНКЦИИ НА АСОЦИАТИВНИТЕ ЗОНИ В МОЗЪЧНАТА КОРА

Асоциативните полета в кората на крайния мозък са свързани с:

- Едновременната преработка на сетивна информация с различна модалност;
- Свързване на сетивната информация с моторна активност;
- Планирането на волеви движения и поведенчески прояви;
- Езиковите функции;

- Емоциите и паметта.

Асоциативните полета не са симетрични за двете мозъчни хемисфери. Съществува латерализация на функциите и специализация на лява и дясна хемисфера по отношение на някои видове асоциативна дейност. Първичните сетивни зони осъществяват елементарен анализ на качествата на стимулите и препращат първично обработената информация обратно към подкорови структури и към асоциативните зони. Обща характеристика на асоциативните зони е, че те са "неврологично глухи" зони, защото както тяхното електрическо дразнене не предизвиква определени реакции, така и локализирано увреждане в тези зони не предизвиква явни отпадни явления. Понастоящем обаче, въз основа на данни от съвременни функционални методи за визуализиране на мозъчната дейност (позитрон емисионна томография - ПЕТ, магнитноенцефалография, определяне на мозъчния кръвоток чрез компютърно програмирани изотопнотомографни технологии и др.), се приема, че асоциативните полета са непосредствено свързани с интегративните и когнитивни процеси на нервната система (от англ. "cognition", познание), като възприятие, представност, мислене. Тяхната функция също така е характеризирана въз основа на множество психофизиологични наблюдения на клинични случаи с локализирани мозъчни увреди или наблюдения, извършени при мозъчни операции, проведени по повод на неврологични или поведенчески разстройства. Понастоящем е прието схващането, че асоциативните зони са ана-томическия субстрат на висшите мозъчни функции, дефинирани включително и с психологическите понятия перцепция, мислене, съзнание. Това се потвърждава и от факта, че разглеждането на асоциативните зони в еволюционен план ясно показва тяхното относително нарастване по площ при всяко следващо еволюционно стъпало (*еж. фиг. 2.11*). При човека асоциативните зони обхващат голяма част от крайномозъчната кора и трябва да се схващат като области, в които се извършва преработка на информация от висок порядък.

В асоциативните корови зони се извършва преработка на повече от една модалност и протичат процеси свързани с планиране на движенията. Асоциативните корови зони са следните:

- *Челни дялове* - когнитивно поведение и планиране на действия;
- *Теменно-слепоочни* - полимодални за сетивна информация и езикови функции;
- *Лимбична кора* - емоции и памет. Лимбичната кора обхваща функционално свързани части от слепоочния, теменния и челния дял разположени върху срединната повърхност на мозъчните хемисфери.

Функциите на челните и теменно-слепоочни дялове ще бъдат разгледани отделно, докато ролята на лимбичната система е представена при невроен-

Интегративни и когнитивни функции на нервната система 207

докринните взаимоотношения (гл. 7) и съответните интегративни функции емоции и памет.

ФУНКЦИОНАЛНА РОЛЯ НА ЧЕЛНИТЕ ДЯЛОВЕ

Кората на челните дялове, наричана още префронтална асоциативна област, има множество връзки с всички корови сетивни области, чрез които получава информация от всички сетивни модалности. Челните дялове имат също така двустранни връзки с дорзомедиалните ядра на таламуса, хипота-ламуса и части на лимбичната система, свързани с памет, емоции и мотивация. Те са свързани с *поведенчески прояви, основаващи се на познавателни процеси и планиране на волевите движения*. Кората на челните дялове получава информация от всички сетивни модалности. При човека развитието ѝ започва между 7 и 12 месеца след раждането и продължава практически през целия живот едновременно с непрекъснатостта на познавателните процеси. Нейната структурна и функционална интактност предпазва от разпокъсаност на мислите и осигурява възможност за съзнателно планиране на поведението с вероятностно предвиждане на последиците. Това са чисто човешки дейности, които създават достатъчен контрол на поведението, така че да се спазват възприети морални норми в социалната среда. При патологични процеси в тази зона настъпва загуба на инициатива на емоционалната мимика и на чувството за хумор.

Основните характеристики на челните дялове като асоциативни полета са свързани с една поредица чисто човешки психични дейности, като например:

1. *Формиране на когнитивното поведение*, т.е. поведение, основаващо се на познавателните процеси. Префронталната зона осъществява създаване на "вътрешна представа" за средата, включително и за минали стимули. Така напр., контролът на поведението основаващ се на общоприети морални норми, търпи деструкция при патологични процеси в челните дялове. Загубва се също така способността да се проследява сложна мисъл, да се разбира метафора, появява се безпричинна грубост и др.
2. *Планиране на действия и вероятностно предвиждане*. Планираното действие може да бъде отложено във времето, т.е. да се изгради не в отговор на непосредствен стимул, а като резултат отсъздадената "вътрешна представа" за минали стимули. Подобно поведение започва да се изгражда при децата след края на първата година във връзка с усиленото създаване на синапен в челните дялове през периода от 7 до 12 месеца от индивидуалното им развитие. По същото време се появяват и първите признаци за предвиждане и преценка на последиците от бъдещо действие.

Осигурява логична и последователна умствена дейност. За изграждане на логични конструкции от висш интелектуален порядък е необходима целостта на челните дялове с техните множествени връзки. Префронталната кора е богата на допаминергични неврони. При инжектиране на маймуни на 6-

хидроксидопамин, който селективно разрушава допаминергичните неврони, се нарушава възможността за отложено действие и се появяват признаци на разстройство в ориентацията за място и време, характерни за някои психически разстройства (шизофрения).

ФУНКЦИОНАЛНА РОЛЯ НА ТЕМЕННИТЕ ДЯЛОВЕ

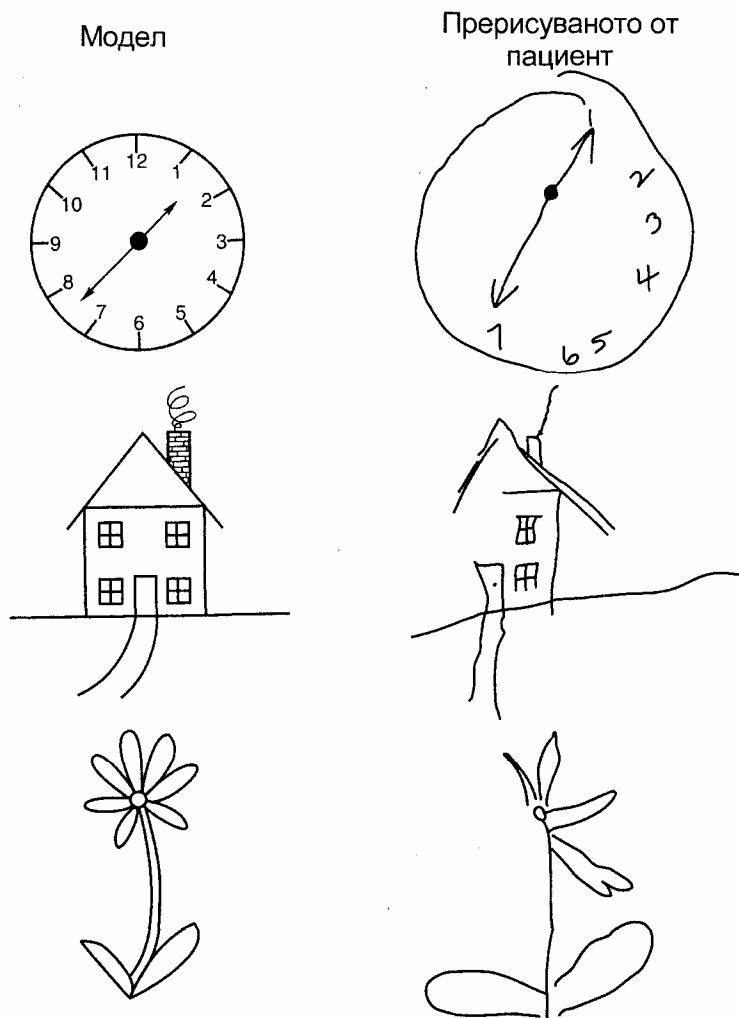
Теменните дялове са част от общата асоциативна кора теменно-слепоочна. Тук следва представяне ролята на тази асоциативна зона по отношение на интеграцията на сетивни стимули, докато за ролята ѝ за езиковите функции (вж. по-долу в раздела) "Невробиологични основи на речта и езиковите функции".

Кората на теменната асоциативна зона, подобно на челните дялове има множество връзки с всички корови сетивни области, чрез които получава информация от различните сетивни модалности. Възбуждането в тази зона пристига по преки корови връзки няколко милисекунди след възбуждането в първичните зони, или от асоциативните ядра на таламуса. Във функцията на теменните дялове има асиметричност между двете хемисфери, като всяка една има някои свои характерни особености. Основните характеристики на теменните дялове са следните:

1. *Осъществяване на стереогнозис.* Стереогнозисът, т.е. възприемане на триизмерността на предметите, се реализира, когато субмодалностите за допир и кинестезия конвергират към едно поле. Отпадните явления при увреждания в тази зона са свързани с нарушение в идентификацията на обекти чрез допир, при запазени функции на соматосетивната система. Това смущение носи наименованието *астереогнозия*. Слепите загубват способността за четене с Брайловото писмо. Една особена разновидност на смущение в перцепцията за пространствени съотношения е т.нар. *синдром на negliжиране*. Наблюдава се при лезии на недоминантната (най-често дясната) теменна кора и се състои в това, че пациентите пренебрегват (negлижират) обектите в лявото зрително поле. На *фиг. 10.1.* е показана рисунка на пациент с този синдром, в която се вижда, че липсва лявата страна на трите картинки.

Фиг. 10. 1. Рисунка направена от пациент със синдром на negliжиране. Трите фигури в дясно, на които липсват частите от лявото зрително поле са прерисувани от фигурите в ляво.

2. *Осъществяване на фини движения.* Стереогнозисът е нужен не само за перцепцията, но и за изпълнението на фини движения. Прекъсване в експериментални условия на връзката между соматосетивната и зрителната от една страна, и париеталната и двигателната зона, от друга страна, прави фините движения невъзможни. Появява се контралатерална несръчност. Невъзможността за извършване на фини движения носи наименованието *апраксия*.



3. *Осъществяване на пространствена перцепция.* За пространствената перцепция е необходимо свързване на зрителната информация с памет-тови следи натрупани в резултат на минало интегриране на соматосетивна със зрителна, слухова и др. информации. Израз на пълноценна пространствена перцепция е начертаване на карта, представа за това как изглежда предмет от различен ъгъл на зрение, или представа, че обектът е същият при промяна на положението на главата, напр. накланяне. Увреди в тази област водят до дефекти във възприемането на пространството и в зрително-моторната интеграция. Намалява се, или » се загубва способността за разпознаване на човешки лица. Загубва се способността да се разбира символното значение на движенията, поради което глухите загубват комуникативните си възможности. При повечето хора свързването на зрителната информация с пространствената се извършва по-съвършено в дясната хемисфера.

4. *Насочване на активното внимание.* Вниманието е фактор за интегриране на когнитивните процеси. Лезии в задния париеален асоциативен кортекс водят до дефекти във вниманието. С ПЕТ е установено, че активация в задния париеален кортекс има при насочване на вниманието за сетивна информация, независимо дали има двигателен отговор, а във фронталния лоб при насочване на вниманието и едновременно планирано движение.

ПЛАСТИЧНОСТ НА КОРАТА НА КРАЙНИЯ МОЗЪК

Интегративните функции на нервната система се основават преди всичко на многобройните синаптични връзки между невроните. Свойствата и качествата на отделните неврони не се различават еволюционно в различни организми. Качествените разлики във възможностите на висшите функции на нервната система в еволюционно по-висши организми се определят именно от многобройните и многостранни връзки между отделни корови полета и подкорови структури. В голяма степен междуневронните връзки са определени генетично и веднъж създадени те имат известна стабилност. Независимо от това обаче при различни обстоятелства веднъж установените синаптични връзки могат да се променят. *Пластичността на нервната система се състои в запазената способност в течение на индивидуалния живот да се изграждат нови синаптични връзки и с това да се обогатяват функционалните възможности на нервната система. Не*

трябва да се забравя също така, че броят на невроните в нервната система не може да се увеличава постнатално, защото тези високо диференцирани клетки не се делят. Следователно цялото натрупано познание и всички умения, които един индивид притежава и допълнително непрекъснато обогатява се създават не чрез уве-

личаване броя на невроните, а чрез умножаване на връзките между тях. Въздействията на околната среда и различните стимули, които достигат до нервната система след раждането на детето, са главните фактори за оформяне на синаптичните връзки и функционалните възможности на мозъка.

Пластичността в нервната система се демонстрира най-ясно при следните три обстоятелства: при постнаталното развитие, след мозъчни лезии и при учене и натрупване на личен опит.

Пластичност в нервната система при постнаталното развитие. Пост-наталният период се характеризира с усилено развитие на нервната система. В този период обаче, за някои функционални системи на нервната система съществуват критични периоди, или наречени още периоди на "отворен прозорец". Ако този период се пропусне, по-късно дадена функция не се развива - прозорецът се оказва затворен.

Критичен период в развитието на нервната система се нарича периодът през който образуването на синаптични връзки е особено чувствително на функционално стимулиране. Това означава например, че за оформянето на специфичен сетивен път е необходимо рецепторите на тази сетивна система да получават съответни стимули. Това е доказано експериментално при опити на новородени котета и маймуни, които за известен период от време израстват с превързване на едното око. Това едностранно лишаване (депривация) от зрителна стимулация е предизвиквала тежки смущения в зрението или пълна слепота, при напълно запазени структури на целия зрителен път от ретината до тилната корова зона. Електрическата активност на ретината и другите структури на зрителната система, с изключение на коро-вата, е нормална. Това дефектно развитие се наблюдава само ако зрителната депривация е за някакъв период от време през първите 3 до 4 месеца от живота. След това зрителната депривация няма такива последици. Следователно критичният период за развитието на зрителната сетивна система на коро-во ниво е през първите постнатални месеци. Това е периодът, през който се формират синаптичните връзки в зрителния път до кората и за неговото нормално развитие е необходима зрителна стимулация. По същия начин маймуни отгледани в условия на по-слаба зрителна стимулация, показват в последствие недостатъчност в различителната способност и не могат да се научат да различават кръг от правоъгълник.

Наблюдения при хора са показали също, че медицински неграмотно налагане на плътна превръзка на око през първите 5 до 10 години от детската възраст за период, например, от две седмици може да предизвика трайна загуба на зрението. Следователно създадените генетично програмирани сетивни пътища запазват своята пластичност само за определен период от постнаталното развитие. За по-нататъшното им изграждане е необходимо сти-

нулиране и нормално протичане на процесите на възбуждане в нервните структури.

За развитието на зрителната система при човека тези закономерности имат изключително голяма значе-ние. Кривогледството (страбизъм) представлява по същество едностранна зрителна депривация и ако не се коригира в ранна възраст, може да доведе до едностранна загуба на зрението. Рефрак-ционни аномалии (аномалии в пречупвателната способност на очните структури), особено астигматизъм, също следва да се коригират колкото се може по-рано след тяхното диагностициране.

Пластичността при развитие на нервната система се отнася не само за сетивните системи, но и за общата организация на нервната система, създаваща поведенческите прояви при израсналия организъм. Наблюдения върху деца, израснали в среда на сетивна и социална депривация, показват по-късно дефицит в двигателните умения, социалните взаимоотношения, словесния речник и са с по-висока склонност към заболявания. Във връзка с това се налага и изводът, че за деца, родени с ниско телесно тегло, които по-често имат когнитивни проблеми, са необходими специални програми с обогатяване на стимулите.

Пластичност в нервната система след мозъчни лезии. Невроните в централната нервна система загубват почти напълно способността си да се възстановяват след лезии, т.е. да регенерират. Въпреки това след мозъчни лезии (травми, кръвоизливи и др.) се наблюдава възможност за функционално възстановяване на нервните процеси и явления, като движения, езиковите функции, памет. Това се дължи в най-голяма степен на запазената способност за прорастване на аксоните и образуване на нови синаптични връзки. Не всички мозъчни структури имат еднакви регенеративни способности. Структури с добра пластичност са хипокампът, септумът, червеното ядро. Пластичността след лезии е много по-добра в ранна възраст и намалява с напредване на възрастта.

Пластичност в нервната система при обучение и натрупване на личен опит. За разлика от сетивните пътища, които имат пластичност само през определен период от развитието, мозъчните структури, осъществяващи обучението, запазват своята пластичност през целия индивидуален живот. Явно доказателство за това е запазването на възможността за придобиване на нови знания и умения практически през целия живот.

Коровите сетивни зони могат да се реорганизируют при настъпили промени в периферните сетивни полета. Така например, при опити на маймуни е доказано, че след хирургическо свързване на пръсти, така че

тактилните усещания да са задължително едновременни за два пръста, настъпва преустройство на коровите полета. Установено е също така, че опитът разширява коровите представителства. Както бе споменато по-рано в гл. 2, при майму-

Интегративни и когнитивни функции на нервната система 213

на тренирана да добива храна като върти с трите средни пръста диск се ус-тановява разширение на коровото поле на тези пръсти.

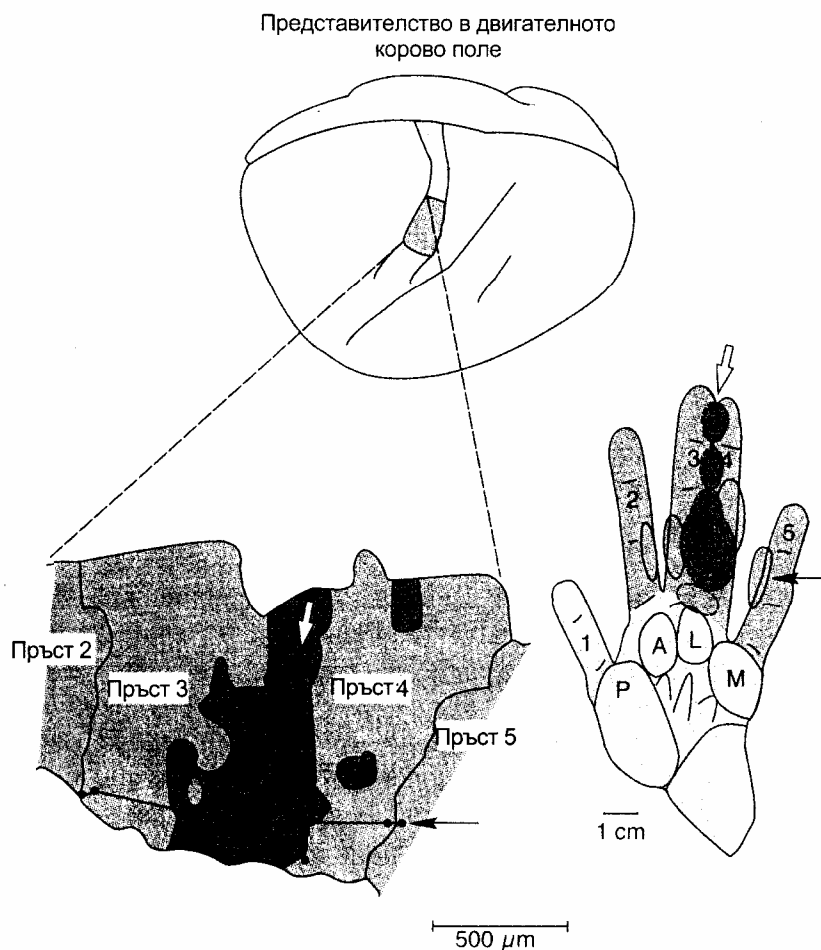
С приложението на магнето-ЕЕГ кортикалната карта на пръстите на ръката може да се локализира с милиметри. Изследвания при хора със синдакти-лия (вродено срастване на пръсти) са показали, че коровото представителство на ръката е малко и не е разграничено за отделните пръсти. При хирургично разделяне на синдактилията, картата се реорганизира и коровото представителство на пръстите се разширява. Това явление е възпроизведено и при експеримент върху маймуни (*фиг. 10. 2*). Всички тези наблюдения показват, че коровите представителства са генетично подготвени, но се преустройват от обучение и отразяват личния опит.

ФУНКЦИОНАЛНА АСИМЕТРИЯ НА МОЗЪЧНИТЕ ХЕМИСФЕРИ

Двете мозъчни хемисфери не са симетрично огледални образи една на друга. Тяхната асиметрия започва от ембрионалното развитие и при раждането в около 65% от индивидите повърхността на слепоочния коров дял на лявата хемисфера е по-голям. Тази вродена структурна асиметрия предопределя и по-благоприятното следродово развитие на лявата хемисфера - към нея постъпва по-богат поток от стимули, което, от своя страна, благоприятства последващото по-силно развитие на тази мозъчна област (вж. Пластич-ност на кората на крайния мозък). Във връзка с това в около 90% от индивидите се оформя и т.нар. десноръкост, т.е. по-голяма сръчност на дясната ръка. Още на няколко месечна възраст бебетата имат по-добре развит хватателен рефлекс на дясната ръка.

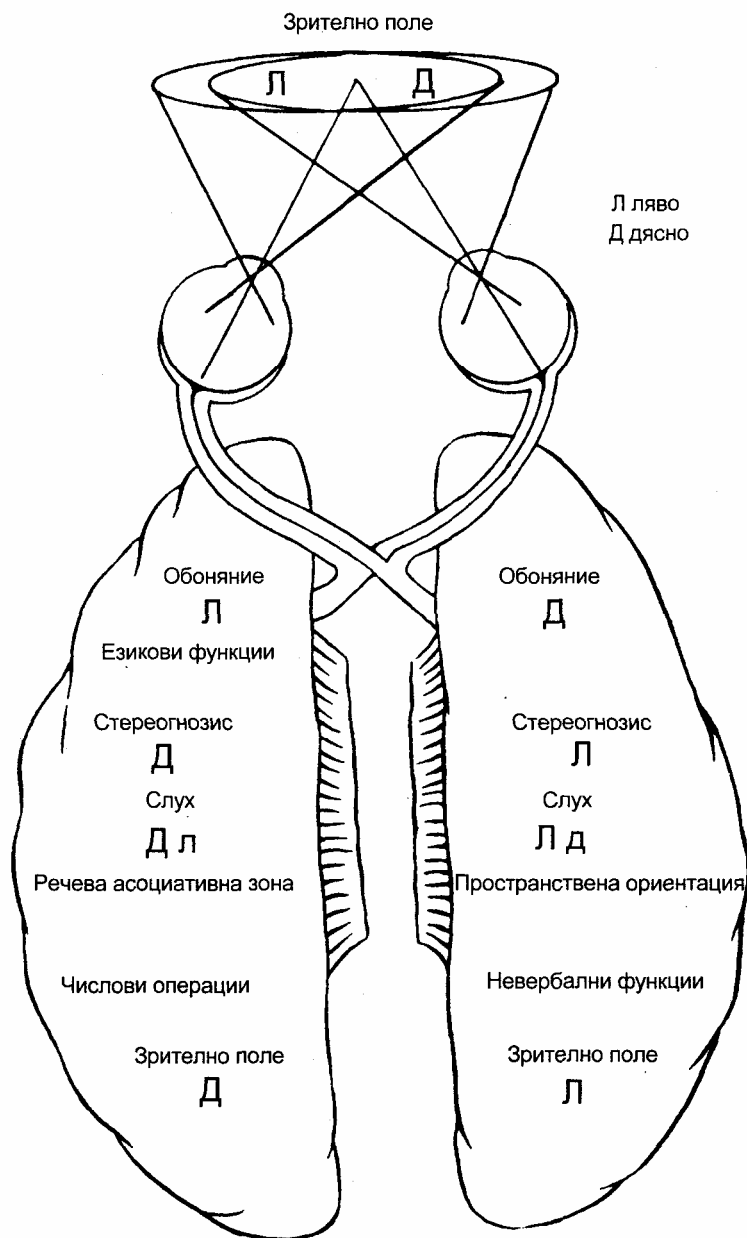
Най-подчертана е мозъчната асиметрия по отношение на езиковите функции. Езиковите зони в преобладаващия процент от хората са разположени само в лявата хемисфера и това я определя като доминантна или кате-горийна хемисфера. Десноръкост и съотв.-леворъкост не се припокрива с латерализацията на категорийната хемисфера. При 99% от десноръките лявата хемисфера е категорийна. При леворъките дясната хемисфера е катего-рийна само при 30-40%. При леворъките езиковите функции са ясно латера-лизирани, поради което смущения в говора се появяват при увреждане на която и да е страна на мозъка.

Мозъчните хемисфери са свързани помежду си с мазолестото тяло и нормално обработват сетивната информация двустранно. Независимо от това обаче системата за обработка на тази информация се различава. Данни в това отношение са събрани при многобройните изследвания на пациенти с *ка-лозотомия* - оперативно лечение на епилепсия с прерязване на мазолестото тяло при запазване на предната и хипокампалната комисури (междухемис-ферни връзки). Тези пациенти с "разцепен мозък" (*split brain*) показват, че двете мозъчни хемисфери имат самостоятелна обработка на информация и възможностите за интегративни процеси са различни във всяка една от тях (*фиг. 10. 3*).



Фиг. 10. 2. Реорганизиране на коровото представителство на пръстите на предния крайник на маймуна. Показани са коровите полета на трети и четвърти пръст 5,5 месеца след хирургичното им свързване.

Горе - коровото представителство на хирургически свързаните пръсти. Долу - същото в уголемен вид. Тъмната зона е слятото поле на двата пръста, докато коровите полета на втори и пети пръст остават ясно отделени от съседните.



Фиг. 10. 3. Схема за функциониране на "разцепен мозък".

Означена е специализацията на двете хемисфери. Предмети, видяни в лявото зрително поле, чийто образ попада в дясната хемисфера, не могат да бъдат назовани, защото езиковите функции са в лявата хемисфера.

Паметови следи, натрупани в едната, са неизползваеми от другата хемисфера. Така напр., предмети, видяни в лявото зрително поле, чийто образ попада в дясната хемисфера, не могат да бъдат назовани. Те се назовават само ако зрителната информация от тях се обработва в лявата хемисфера, където е локализирана и езиковата асоциативна зона. Тези пациенти не могат да изпълняват нареждания за движения на лявата половина на тялото, защото нормално смисловата обработка на словесната информация е в ляво то полукълбо, а за да си изпълни волево движение от лявата ръка, информацията трябва да премине към дясната двигателна зона.

Лявата хемисфера е специализирана по отношение на интегративни функции от вида на словесно-зависимата интелигентност: извършване на мисловни, логични и числови операции, аналитично и критично мислене, основаващо се на причинно-следствени връзки и т. н. Дясната хемисфера е свързана с възприемането на пространствени съотношения, с въображението, с музикалните способности и интуитивните дейности. Дясната хемисфера е по-добра за изпълнение на комплексни задачи между зрение и пространствен усет. Така напр. пациенти с "разцепен мозък" нареждат пъзел по-добре с лявата ръка.

Доказателство за латерализация на мозъчните функции при здрави индивиди може да се демонстрира със следния опит. Поставя се задача да се извършва дадено движение, напр., почукване с максимална скорост с молив върху хартия или поддържане баланс на предмет на върха на показалеца. Същото се извършва при едновременно говорене. При десноръките броят на почукванията намалява, балансът е по-лош, а при

леворъките - не. При говор резултатите с дясна ръка се влошават, защото и двете задачи се разрешават от лявата хемисфера. Съществуват някои тестове, с които може да се оцени латерализацията на функциите на двете хемисфери, като напр. възможностите за пространствено възприемане - да бъдат идентифицирани триизмерни фигури, проектирани в различни положения, или в огледален образ, между набор от подобни фигури. Резултатът е по-добър при лица с десностранна категорийна латерализация, където е по-съвършена зрително-пространствената обработка на информацията.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ЕЗИКА И РЕЧТА

Човешката реч е изключително сложна дейност, чрез която се изразяват мисли и се създава възможност за общуване между хората. Опити с маймуни - шимпанзета са показали, че след много системно и продължително обучение те успяват да научат до 30 - 40 знака за глухоними, или до 20 звука за изразяване на определени желания или демонстриране на отношение. Извее-

тни са опитите на семейство психолози, които са отгледали шимпанзето Гуа заедно със своите деца. Гуа успяло да научи много човешки навици, жестове и мимики, разбирало отделни думи, но никога не проговорило.

Речта е способност да се използват думи или техни символни знаци, както е например при глухонемите, за да могат да се възприемат, предават или записват мисли на други хора. Неврофизиологично речта се осъществява на следните нива:

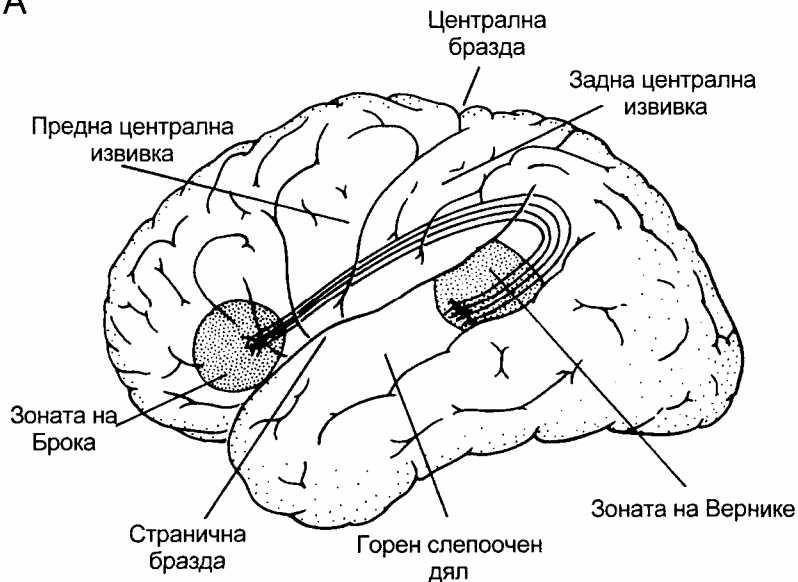
- Първо ниво - сетивните взаимоотношения с околния свят;
- Второ ниво - категоризиране на понятията. Лява хемисфера - фонемни, комбинации от фонемни, синтактични правила за комбиниране на думите;
- Трето ниво - лявохемисферно - обединява протеклите на първо и второ ниво процеси. Осъществява превръщане на мисъл в думи и обратно.

Двигателната говорна функция се осъществява от *полето на Брока (Вгоса)*, която се намира в долно-челната гънка на лявата хемисфера, в близост с моторната зона на лицевата мускулатура, а смисловото съдържание на речта, се оформя в резултат на интегративни процеси в областта на задно-горната слепоочна гънка - *зоната на Вернике (Wernicke)*. Тя представлява асоциативната зона на езиковите функции, в която се интегрират зрителни, слухови и други сигнали свързани с речта, и се оформя смисловата (семантичната) стойност на тези сигнали (*фиг. 10. 4*).

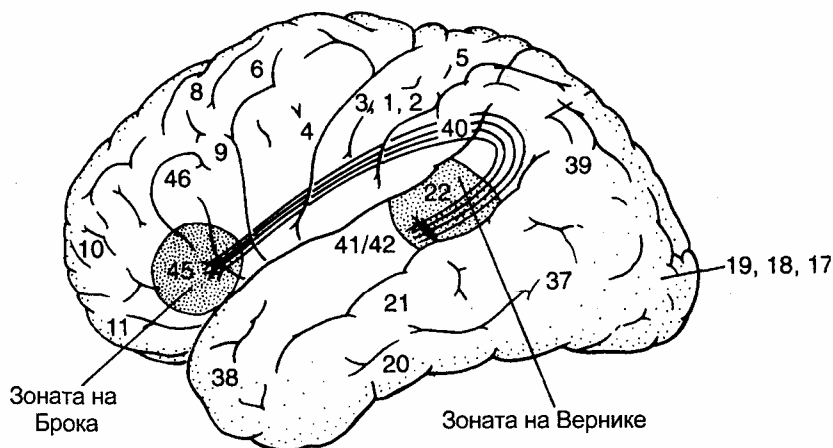
При около 95% от хората зоната на Вернике е локализирана в лявата хемисфера. Слепоочният дял в лявата хемисфера е по-голям още при раждането, преди да се развитие езикът. Често пъти лявата хемисфера се определя като доминантна, но дефинирането ѝ по този начин може да бъде отнесено само към езиковите ѝ функции, поради което понастоящем е утвърдено наименованието *категорийна хемисфера*, свързана с преработката на слухова и зрителна речева информация. Така преработената информация се прехвърля към полето на Брока, откъдето преминава към моторната кора за осъществяване на изговаряне на думите и вокализацията. Последните представляват сложни движения, в които са ангажирани координираните съкращения на мускулите на езика, бузите, устните, фаринкса, ларинкса и накрая дихателната мускулатура, която трябва да осигури равномерно движение на въздушната струя. Тембърът на гласа е характерен за всеки човек и се определя от всички говорни структури, вкл. и от гръдния кош и околоносните синуси, които имат ролята на резонатори.

Зоната на Вернике е наричана още третична асоциативна зона, защото в нея конвергира информация от вкусови, мирисови зони, от вторичните со-матосетивни, зрителни, слухови и др. полета. *Обработката на информация е зоната на Вернике създава възможностите за разбиране на слуховата и писмената реч и за изразяване на мисли в словесна форма*. В нея думите се преработват мисловно и се свързват с паметовите следи от миналия опит. Нейната функционална цялост е необходима, за да се разбира смисълът на чути или прочетени думи, да се създават понятия и представи, както и да се изразяват мисли в езикова форма.

А



Б



Фиг. 10. 4. Корови полета свързани с говора.

А - функционални наименования; Б - цитоархитектонични полета по Бродман.

Представите за обекти или хора не се съхраняват в мозъка "картинно", а по-скоро като запис за нервната активност, която е съпътствала взаимодействието между сетивна, мисловна, езикова дейност. Моделите за установените синаптични връзки се запазват и възстановяват заедно със свързаните с тях мисловни процеси. Думите "чаша кафе" не са свързани с определена чаша и даден вид кафе, а обобщават представите за множество изпити от нас кафета, вкл. и това, че питието е горещо и се изпива с удоволствие, особено в някои часове на денонощието.

Микроперцептивни и микромоторни действия, протичали едновременно в различни корови зони специализирани, за цвят, форма или движение, допринасят за създаване на обобщения смисъл на думите. Висшите асоциативни корови полета са мястото, в което тези процеси конвергират и в които настъпва реконструкция на мисловните процеси. Нека да си представим как едно дете заучава думата "зелено", как я изпълва със съдържание и я изговаря. Наред със зрителните корови полета за възприемане на цветовете в този процес участват още корови и подкорови зони регулиращи движението при говор, както и структури от системите за представност в коровите асоциативни полета. Не трябва да се забравя също така, че в изговарянето на която и да е дума участва и малкият мозък като контролираща движенията система, както и това, че тоналността на изговарянето е с емоционална модулираност, свързана с лимбичната система.

Предполага се, че между представно-понятийната система, която до голяма степен е сетивно организирана, и моторната говорна система лежи речевата, или наречена още езикова. Те се активират едновременно, независимо от това дали човек говори, или възприема устна или писмена реч. От съвременните неврофизиологични данни се знае, че "езиковата зона" се разширява извън границите на класическата зона на Вернике. Морфологичните и функционалните данни при индивиди с различни лингвистични дефекти показват участието на много корови участъци, разположени в зоните, свързващи тилния и слепоочния дял,

вкл. и по срединната повърхност на хемисферите, които са извън класическата зона на Вернике. Описва се участието и на челните дялове особено при извършването на действия или намирането на думи по аналогия. Изследвания с позитронна емисионна томография (ПЕТ) са показали кои части на мозъка допринасят за осъществяване на езиковите функции. Когато четем се активира първичната зрителна зона. У деца, които се учат да четат, се активира едновременно и слуховата зона, т.е. те превръщат в мислен звук прочетеното, докато у възрастни индивиди с голям опит, това не е необходимо. У тях настъпва активация на слуховата зона, ако, например, им се постави задача да търсят римуване в прочетените думи. Активиране на челните дялове настъпва когато се изисква прочетената дума да се свърже с функцията на предмета.

Развитие на езиковите функции. Малкото дете научава най-напред *устната реч*. Съществуваше теория, според която децата се научават да говорят чрез механизмите на класическите условни рефлексии и оперантното поведение (вж. по-долу). Детето започва да разбира думите, които неговите родители и близки изговарят. През втората си година то изговаря първите си думи, или срички, които имат определено значение, а през третата си година изговаря изречения - развиват се говорните способности. През ранната училищна възраст детето се научава да чете, включва се и моторната зона за движенията на ръката - усвоява се и *писмената реч*.

Предполага се, че първите прояви на езиковите функции имат чисто под-ражателен характер. След това следва свързване на звукосъчетания (думите) с определени зрителни, слухови, тактилни, или други усещания, идващи от околната среда. След многократни и разнообразни повторения на тези съчетания, думите придобиват смисъл, който носи вече елемент на абстрактност, и не е свързан само с определен обект, а обобщава признаци от много подобни обекта. Така напр., думата "топка" започва да се отнася към най-различни по големина, материя и цвят предмети, които обаче имат общото свойство сферична форма. *В хода на развитието и усвояването на езиковите функции думите започват да придобиват обобщен абстрактен смисъл.* През по-късните години на детството, когато детето се учи да чете, устната реч се свързва със зрителните зони, възприемащи буквените знаци.

Изследвания, проведени на здрави и глухи деца показват, че хората притежават вродена чувствителност към усвояването на комуникативни умения - вербални (езикови) и невербални. Последните се състоят в звуци, жестове, мимики и др. и са присъщи и на животните. Според Чомски (Chomsky, Noam) човек притежава уникални мозъчни структури, които създават възможност с помощта на краен брой думи да се изразят безкраен брой мисли във формата на изречения. Според него това са вродени, а не придобити качества. Човешкият мозък е подготвен за езиковите функции и зависи какъв език чува, за да проговори именно на него. Езикът не е проста реакция на стимул, а е израз на съзидателност (креативност), защото при него има превръщане на мисъл в думи, а не използване на готови заучени фрази.

Приема се, че усвояването на езика се осъществява в четири направления: • *Фонология* (фонемите). Приема се, че една от първите прояви на фоно-логичното ниво е различно нюансираният плач на кърмачето - при болка, глад, или желание за контакт. "Гукането" след тримесечна възраст и бръщолевенето, след първата година са следващите прояви;

- *Синтаксис* (основните езикови структури). Това ниво на развитието на речта се достига обикновено между 18 и 24 месеца, когато се образуват първите изречения от две думи;

- *Семантика* (значението на думите). Разбирането на смисъла на думите изпреварва умението за изговаряне. На 2 годишна възраст децата изговарят, макар и неточно, около 50 думи, но разбират много повече. Разбиране на смисъла на думите е част от цялостното развитие на индивида;

- *Приложение* (практическите комуникативни умения). Това е нивото на придобиване на езикова компетентност, в което фонологията, синтаксисът и семантиката се съчетават с жестовете и езика на тялото, ръцете, мимиката (невербалната комуникация). Първите прояви на тези умения, разбира се, са много по-ранни - още в края на първата година, когато детето с жест и звук изразява определено желание.

Разстройства в езиковите функции. Смушенията в езиковите функции носят наименованието *афазии*. При увреждане зоната на Брока настъпва *моторна афазия*, наречена още *неплавно-течаща (нефлуентна) афазия, изразяваща се в трудности при изговаряне на думите*. Болните загубват способността да изговарят думи, но могат да пресъздават мелодия, или точно звукоподражание, което показва че е загубена моторната координация само за говорните движения, без да е увредена говорната мускулатура. Запазена е възможността да се разбират чути и прочетени думи. При увреждания в областта на зоната на Вернике настъпва *сензорна афазия*, наречена още *плавно-течаща (флуентна) афазия, изразяваща се в трудности в разбирането на устна и писмена реч*. Съществува и *обща (глобална) афазия* със смушения, както в разбирането на смисъла на речевите сигнали, така и в тяхното изговаряне. В клиничната практика са описани случаи, при които има ограничени увреждания в някоя отделна категориинна система - например болен загубва способността да назовава животни, но знае отличителните им белези, или загубва способността да говори на някой от познатите му езици.

Афазии настъпват при мозъчен кръвоизлив (мозъчен удар), при увреждания от травма, мозъчен тумор и др., локализиращи в лявата хемисфера. Пораженията върху езиковите функции са по-силни, ако уврежданията са настъпили у възрастен индивид. Подобни по размер увреждания у деца до 5 годишна възраст не довеждат до

тежки езикови смущения, защото поради пластичността на нервната система, некатегорийната по отношение на езиковите функции хемисфера притежава потенциалните възможности да доразвие езиковите си центрове. След петата година тези възможности намаляват.

Невронните системи, които свързват създадените представи и думите, оперират и със създадените синтактични и семантични модели, така че мо-

гат да формулират символни и метафорични конструкции. Представата за тази функционална организация на езиковите зони идва от множеството наблюдения при органични мозъчни увреждания, при които е бил установяван частичен разпад на някои категориални структури и категоризиращи система, като например невъзможност да се назоват глаголи за някои видове дейности, местоимения и др. В същото време напълно незасегнати са когни-тивни процеси от друг характер.

Детайлното изучаване на структурата на мозъци на починали пациенти с различни форми на афазия са показали, че при 99% от десноръките и при 2/3 от леворъките в предната и средната част на слепоочния дял до Силвиевата бразда е концептуалната система за образуване на думи и изречения. Това се отнася и за глухи индивиди с огнищни увреждания - те загубват способността да разбират и да се изразяват чрез символи в процеса на езиковата комуникация. Това показва, че независимо от това дали се използва вербална или невербална форма, езиковото общуване се осъществява от една и съща речева зона.

При нормалното езиково общуване едновременно протичат процеси, които осигуряват изговарянето на думите, използването им съобразно техния смисъл, подреждането им в граматично правилни изречения, и съответно тоналното модулиране на гласа. При мозъчни увреждания може да има частично или пълно отпадане на някои от тези процеси. Така например, описват се пациенти, които при увреди в предната зона до Силвиевата бразда говорят монотонно, с дълги паузи между думите и аграматично, като изпускат съюзи и местоимения. Те намират много по-лесно думите за предмети, отколкото за действия (глаголите). Всичко това показва, че невронните структури в тази корова зона, имат значение за асемблирането на ниво изречение, така както базалните ганглии и малкият мозък са важни за гладкото изговаряне.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ОБУЧЕНИЕТО И ПАМЕТТА

Обучението е процес на придобиване на знания и на способности за осъществяване на различни дейности въз основа на собствен опит. Дейностите могат да бъдат двигателни или мисловни. Последните включват натрупване на знания или умения за асоциативно мислене. Обучението е дейност, която съпътства човека от ранно детство до късна възраст и неговите форми са твърде разнообразни, както са твърде различни и възможностите за обема на заученото. През първите години на живота си малкото дете усвоява огромен обем знания за свойствата и предназначението на всички предмети, които го заобикалят, характерните особености на всички личности, с които е в контакт, както и всичко за природните явления, за растенията и животните.

Обучението може лесно да бъде демонстрирано с повтарящо се изпълнение на предлагана задача, при което с всяко следващо изпълнение качеството се подобрява. Задачата може да бъде механично повторение на определени думи, цифри, знаци, описания на явления, движения на тялото и крайниците, последователност от определени манипулации и др. Всеки процес на научаване може да се характеризира с една крива, описваща качеството на изпълнението на задачата в зависимост от времето и броя на повторенията. В основата на обучението, както и в основата на развитието на нервната система, което е непосредствено свързано с процесите на обучение, лежат механизми на образуване на нови или повишаване ефективността на вече образувани синаптични връзки.

Паметта е закрепване (фиксация), съхраняване и възпроизвеждане на придобитите знания и умения. Паметта е елемент от интегративните функции на мозъка, поради което при припомняне на някакво събитие се извикват свързаните с него зрителни, слухови, обонятелни и др. усещания, както и съпътстващите го емоции. Когато някакви паметови следи оживяват, се възпроизвежда временната и пространствена характеристика на нервните процеси, протекли в миналото. Изразено чрез понятията на психологията, паметта извиква някаква представа, мисъл, заучено движение или цялостен поведенчески акт от миналия опит на индивида.

ВИДОВЕ ОБУЧЕНИЕ

Поради твърде комплексния характер на явлениято обучение, всяка класификация би била твърде условна. Според механизма на своето възникване двата основни вида обучение са неасоциативно и асоциативно.

Неасоциативно обучение. Най-елементарният вид неасоциативно обучение е *сетивното възприемане* на нови стимули, без да се заучава някаква връзка между тях. За малкото дете всеки нов предмет е носител на такива нови стимули, които то изучава чрез опипване, лапане, хвърляне, почукване върху масата и т.н. Сетивното обучение е улеснено, когато по-необичайни и нови стимули особено с по-висок интензитет предизвикват т.нар. *ориентировъчен рефлекс*, характеризиращ се с насочване на поглед, заслушване, активиране на вниманието. Неасоциативното обучение в експериментални условия може да се пресъздаде, ако се изисква заучаването на определен отговор при предявяване на един стимул. Една от проявите на обучение в този случай може да бъде скъсяване на времето между стимула и отговора. В основата на това явление стои улесняване на провеждането на възбудния процес по хода на веригата от неврони, по които

протича възбудния процес.

Хабитуацията е най-простата форма неасоциативно обучение. Тя се изразява в намаляване на отговора при многократно повторение на стимула. Най-лесно настъпва хабитуация при повтаряне на *стимул, който няма увреждащо въздействие*. Израз на хабитуация е също така угасване или отслабване на ориентировъчния рефлекс при повторно появяване на стимули, които не се следват от биологично значимо събитие (не се алармираме при повтаряне на фойерверк).

Сензитизацията е една широко разпространена форма на неасоциативно обучение, което се изразява в засилване на отговора при повтаряне на *стимул с увреждащо въздействие*. Сензитизацията създава засилени отговори на широк кръг от стимули, които са подобни на някакъв болезнен, или увреждащ стимул (напр. дразнения за допир след болезнено изгаряне на кожата). Тази бърза форма на обучение очевидно има общобиологично предпазно значение.

Въпреки привидната простота на неасоциативната форма, обемът и сложността на заучения материал могат да бъдат значителни, както е напр. през първите фази на заучаване на устната реч, когато чисто сетивно се извършва заучаване чрез имитиране на звуци и звукосъчетания.

Асоциативното обучение е присъщо и на най-елементарни животински видове, напр. червеи, които могат да се приучат при даден сигнал, напр. светлина, да се отдалечават от поле, в което има електрически ток. Асоциативно обучение се изгражда при едновременното или последователно въздействие на два стимула. Вариант на асоциативното обучение са различните видове *условни рефлекс*и, описани подробно от И.П.Павлов. Няколко месечното бебе се оживява и слюноотделянето му се увеличава при звуковите сигнали, съпътстващи приготвянето на храната. Условният рефлекс представлява по същество активиране на някаква функция, напр. слюноот-деляне, под действието на нормално индиферентен за това дразнител. Естественят стимул, наречен общо *безусловен дразнител*, за слюноотделянето е попадане на храна в устната кухина и дразнене на вкусовите рецептори. Това е един вроден рефлекс, наречен още *безусловен рефлекс*. Ако обаче безусловният рефлекс се предхожда от някакъв друг индиферентен стимул и това се повтаря многократно, след време се изработва *условен рефлекс*, при който подаването само на индиферентния стимул предизвиква слюноотделяне. Този индиферентен стимул се е превърнал в *условен дразнител*. Условни дразнители могат да бъдат зрителни, слухови, тактилни, пасивно движение на крайниците и др.

Условното заучаване има важно приспособително значение. Така например, създаване на условно избягване от електрическо дразнене на ръката, поставена с дланта надолу, остава и при ръка с дланта нагоре. Движението е

обратно, но е избягващо, т.е. придобива се информация, която мозъкът променя при нужда.

При човек един лесен начин за демонстриране на изработване на условен рефлекс може да бъде предизвикване на мигане чрез подаване на въздушна струя към окото. Мигането е вроден защитен рефлекс и въздушната струя е безусловният дразнител. Ако това се предхожда от някакъв звуков сигнал, след няколко съчетания се изработва условен рефлекс на мигане при подаване на този звуков сигнал. На клетъчно ниво механизмът на тази форма на обучение е улесняване, или ускоряване на синаптичното предаване в границите на невронните структури участващи в дадената конкретна реакция.

Споменатите дотук примери на условни рефлекс са елементарна форма на обучение, която допълнително може да бъде многостъпално усложнявана чрез включването на нови и нови индиферентни стимули. Създават се т.н. *условни рефлекс от по-висок ред*. При човек възможностите да се образуват условни рефлекс от по-висш ред са твърде големи и е даже трудно да се определи последователността в която са били създавани. В резултат на такива връзки от висш ред се създават познания, в които се включват и понятия с твърде абстрактно значение.

Необходимите условия, за да се образува условен рефлекс, са следните.

1. *Индиферентният стимул да предхожда във времето безусловния дразнител*. Най-лесно условни рефлекс се образуват, когато индиферентният стимул предхожда с кратък интервал от време безусловния дразнител, но са познати естествени, или лабораторно създадени условни рефлекс с интервал до няколко десетки минути между двата стимула.

2. *Съчетанието да се повтаря многократно*. Само при човек условни рефлекс могат да се създават "от място". Ако се даде словесно указание да се натиска бутон при светване на светлинен източник, тази двигателна реакция се появява веднага, т.е. рефлексът е изработен "от място". Условните рефлекс изчезват с течение на времето, ако не бъдат съотв. подкрепяни от безусловния стимул. Това показва тяхното приспособително значение за поведението. Изчезването им е израз на приспособяване към новите условия, при които условният сигнал губи значението си за подготовка на организма.

3. *Индиферентният стимул да няма по-голяма биологична стойност от безусловния дразнител*. Така напр. условен рефлекс не може да се изработи, ако се използва силен болков стимул, който сам по себе си предизвиква защитна реакция. Ако обаче опитното животно е твърде гладно, т.е. относителната биологична значимост на безусловния рефлекс е твърде висока, тогава изработването на условен рефлекс на умерено интензивен болков стимул става възможно. Биологичната стойност на безусловния рефлекс има значение за бързината на изработване на условния рефлекс и неговата

трайност. Установено е, че най-слаби сигнали, които предхождат гадене и повръщане, предизвикани чрез радиоактивно облъчване, или интоксикация, се превръщат в условни дразнителни от едно единствено съчетание.

Биологическата значимост на сигналите не е абсолютна, а се определя от моментното състояние на организма - състоянието на хомеостаза, т.е. постоянство на вътрешната течна среда, хормоналното ниво, както и от миналия опит на индивида.

Оперантните условни връзки са друга форма на асоциативното обучение, в основата на които стоят двигателни отговори. Родоначалникът на теорията за оперантното обуславяне и създател на една от най-основните теории за ученето е Скинер (Skinner, Burrhus Frederick). Според него в основата на ученето стои някакъв вид подкрепление - положително или отрицателно.

При оперантните рефлексни двигателният отговор непосредствено се следва от "възнаграждение" или "наказание". В най-елементарен вид това може да бъде наблюдавано при експериментални условия, ако се възпроизведе един класически опит на американския психолог Торндайк (Thorndike, Edward). Котка се поставя в клетка, пред която има храна. Храната е "възнаграждение". Клетката може да се отвори при определена манипулация (оперантно поведение), след което котката достига до храната намираща се извън клетката. При първия опит след доста дълго лутане, случайно се на-лучква необходимата манипулация за отваряне на клетката. При всеки следващ опит времето за отваряне на вратата се скъсява до степен на безпогрешно отваряне веднага след поставяне на котката в клетката. Желаният ефект, т.е. възнаграждението е достигането до храната и това улеснява обучението. Това е форма на заучено оперантно поведение.

Варианти на оперантно поведение са всички форми на дресировка на животни, при които положителното подкрепление, т.е. възнаграждението е главният стимул за заучаване на сложни двигателни или поведенчески актове.

При асоциативното обучение за разлика от неасоциативното, се зауча-ва вероятностната връзка между стимулите. Възнаграждението или наказанието са основни фактори при създаване на условни връзки, основаващи се на асоциативното обучение. Социалната среда, в която хората живеят създава възможности за възникване на най-различни положителни или отрицателни последствия, възникващи от тяхното поведение. Това са възнагражденията и наказанията, които регулират заучаването на различни поведенчески прояви. В тях трябва да се включат одобрението или неодобрението от страна на членове на семейството или други авторитетни лица, високите и ниските оценки в училище, увеличаването или намаляването на заплатата и др. Най-общо казано заучава се определено поведение, съгласно възможните удоволствени или неудоволствени последствия и задоволяването на основни биологични и социални потребности.

В съвременната невробиология и невропсихология се утвърждава становището, че същността на обучението под формата на класически условни рефлексни, или условни връзки при оперантното поведение, не отразяват сложността на познавателните процеси. Приема се, че при всичките форми на асоциативно обучение освен явленията стимул-отговор се извършват и мисловни процеси. Описват се също така нови форми на обучение, като *латентно обучение* и *обучение чрез наблюдение*, при които резултатите от обучението не се появяват веднага, а в отдалечени периоди от време при възникване на специални условия, за които човек се оказва неочаквано подготвен. При усвояване на езиковата компетентност може да се наблюдава и *имплицитно обучение* (несъзнавано). Така например, за човек не представлява трудност да определи дали едно изречение е граматически правилно, дори ако е напълно непознато, както и да се изграждат граматически правилни изречения, които не произлизат от минал обучителен опит.

Утвърждава се схващането, че между информацията за стимула и организирането на отговора протичат допълнителни познавателни процеси, в които се включва напр. създаването на представи, сравняването с вече заучени явления, предвиждането; очакването с известна вероятност, преценката за това дали едно явление е предвидимо или не, и др. под. Този подход при изучаване на процесите на обучение носи наименованието *когнитивен* и съотв. науката която изучава различните страни на познавателните процеси в този по-обобщен вид, се нарича когнитивна наука.

От функционална гледна точка обучителният опит може да се раздели на сетивен, двигателен, мотивационен, свързан с възнаграждение, или избягване. Тези видове обучение определят в известна степен и характеристиката на паметта, създадена в резултат на това.

ВИДОВЕ ПАМЕТ

Видовете памет се определят според своята времева характеристика и по информационната форма на своето съдържание. В зависимост от времевата характеристика, съществуват следните видове памет:

1. *Сетивна памет.* В началния период на запазването, който има съвсем кратка продължителност от порядъка на няколко стотин милисекунди, се запазват чисто сетивните белези на обектите. След по-малко от една секунда те се заместват от нови сигнали, но все пак за краткия интервал на сетивната памет могат да се извлекат някои характерни признаци, напр., отличителните индивидуални белези на човешкото лице.

228 Биологична психология

2. *Краткосрочна памет.* Краткосрочната памет е с ограничен обем. Тя включва запазването на факти, числа, думи, образи, цветове и др. за период от няколко секунди до една минута. Паметовите следи от

краткосрочната памет се извикват много лесно, но също така лесно се заместват от нова информация.

3. *Дългосрочна памет*. Дългосрочната памет има неограничен обем. Тя включва натрупаната информация, която може да бъде извикана след продължителен период от време, напр. години. За извикването ѝ могат да протекат няколко минути. Това продължително време е необходимо за последователна активация на различни мозъчни области, за да може да се възпроизведе времевият и пространствен образ на минали събития. За прехвърлянето на паметовите следи от краткосрочната към дългосрочната памет, процес, който е познат като консолидиране на паметовите следи, е много съществено периодичното им възпроизвеждане, свързването на нови със стари паметови следи, емоционалното състояние, възнаграждението или наказанието и др. За дългосрочната памет е в сила т.нар. закон на Рибо (Ribot, Theodule), според който паметови следи с най-голяма давност, показват най-голяма устойчивост при атеросклеротични или дегенеративни увреждания на нервната система. В тези случаи с лекота се възпроизвеждат много стари спомени при значително увредена краткосрочна памет за близки събития.

В зависимост от информационната форма на своето съдържание паметта се разделя на:

1. *Вербална (декларативна) памет* - памет за познания в словесна форма
2. *Невербална (процедурна) памет* - памет за двигателни умения. За утвърдени двигателни навици дългосрочната памет е твърде стабилна и те лесно се възпроизвеждат, даже ако през продължителен период от време не са практикувани.

Въз основа на това как информацията се натрупва и как се извиква, паметта се класифицира като:

1. *Имплицитна* - научаване как се прави нещо, без да е нужно осъзнаване. Имплицитната памет не изисква нарочно извикване, но включва множество перцептивни и рефлексии пътища. Натрупването е бавно, с много повтаряне и обикновено няма словесно изражение. Пример е запомнянето на правилна граматична употреба на думи и изрази, запомняне изрази на чужди езици, вероятно мелодии, стихове. Примери на имплицитна памет могат да бъдат наблюдавани и при амнестични пациенти с увреда в слепоочния дял, които могат да заучават моторни сръчности. Същите повтарят добре думи при подаване на първите три букви, или с попълване на липсващи части, т.е. операции, в които не

се изисква разбиране, сравняване и др. когнитивни процеси. При това пациентите показват запамятаване, без да имат съзнанието, че са изпълнявали задачите и са повтаряли думите.

2. *Експлицитна* - памет с нарочно и съзнателно натрупване на знания. Тази памет за минали събития е като креативен процес на реконструкция и синтез, подобно на сетивната перцепция, в която миналият опит има значение. Експлицитната памет има общи елементи с илюзиите. При припомнянето се използват различни стратегии: сравнение, разсъждение, интелигентни досещания и др. Карането на кола започва като експлицитна памет, но се автоматизира до имплицитно знание. *Видове паметови разстройства*. Разстройствата на паметта могат да бъдат количествени (засилване, отслабване, пълна загуба) или качествени, при които спомените се променят, или се появяват лъжливи спомени. *Амнезията* е количествено разстройство на паметта, което се изразява в невъзможност да бъдат извиквани паметови следи за минал опит. Амнезията може да бъде функционална, когато паметта е блокирана по психологични причини (пълно забравяне на тягостни събития) и органична - при мозъчни увреждания. Разграничават се следните видове амнезия: *ретроградна* - за събития, предхождащи определен момент, напр., мозъчна травма със загуба на съзнанието; *антероградна* - за събития, следващи след даден момент (напр. амнезия за период от няколко часа след изнасилване). Качествена промяна на паметта, при която настъпва напълно несъзнавано изопачаване на запамятеното носи наименованието *аломнезия*, наречена още илюзия на паметта. Познати са също така разстройства с появата на лъжливи спомени - *псевдомнезия*, наречени още "халюцинации на паметта". *Конфабулация* е разстройство, при което "празнините" на собствената памет своеволно се попълват с измислици.

МЕХАНИЗМИ НА ОБУЧЕНИЕ И ПАМЕТ

Процесите на обучението и паметта се характеризират с промени на невронно и субклетъчно ниво. Те се съпътстват от редица невроанатомични (образуване на нови синаптични връзки), неврофункционални (улеснено си-наптично предаване) и биохимични промени (синтеза на РНК и на различни белтъци и невромедиатори).

Във физиологичен смисъл *всички форми на обучение предизвикват повишаване на ефективността на синаптичното предаване*. Един от възможните механизми е пресинаптично улесняване, което се състои във включване на нови неврони, увеличаващи освобождаването на медиатори. За механизмите на временната памет има значение активацията на ревербериращи кръгове от неврони, в които възбудният процес се запазва за известно време

чрез циркулация в невронен кръг. Тези процеси протичат главно в областите на средномозъчната (мезенцефалната) и таламична ретикуларна формация.

Когато дадена стимулация се повтаря многократно настъпва дълготрайно улесняване, наречено още *дълготрайна потенцияция*. То се състои в продължително навлизане през клетъчната мембрана на Ca^{2+} , водещо до продължителна деполяризация. Роля в този процес имат клетъчните рецептори наречени НМДА (наименованието идва от това, че се свързват специфично с М-метил-В-аспартат). Те регулират

проницаемостта на калциевите канали и тяхното активиране води до дълготрайната потенциация, която стои в основата на краткосрочната памет. Медиаторът в синапсите, в които се намират НМДА рецепторите е аминокиселината глутамат.

МОЗЪЧНА ЛОКАЛИЗАЦИЯ НА ПАМЕТА

Паметта не може да бъде локализирана в определена мозъчна област. Независимо от това обаче хипокамът е област от кората на крайния мозък, която има критично значение за запазването и възпроизвеждането на паметови следи. Хипокамът е само временно място (седмици до месец) за паметта, след което информацията се прехвърля към кората за трайно пазене. Явленията на дълготрайна потенциация са силно застъпени в невроните на хипокампа. Освен това невроните в хипокампа се характеризират със своята мултимодалност, т.е. възможност да интегрират сетивната информация от полетата, които са мономодални и обработват отделни признаци на сетивните стимули. Мултимодалността на невроните в тази област се проявява и поради факта, че проекциите на различни области на кората конвергират към едни и същи неврони. Времеви и пространствен образ на тази конвергенция може мисловно да бъде пресъздаден в по-късен период от време - това е извикването на паметовите следи

Голяма част от системните ни познания за локализацията на паметта в мозъка са свързани с морфологичните изследвания на мозъците на починали пациенти с определени форми на паметови разстройства. Към тези данни се добавят и резултатите от изследвания върху експериментални животни, подложени на обучителни програми, на които са извършвани точно контролирани по размер и локализация мозъчни лезии.

Ако се вземе предвид, че паметта представлява съхранена информация, то никоя мозъчна област не може да бъде напълно изключена от този процес. Така, както различни части на мозъка допринасят за преработка на информация, така всяка от тях допринася и за натрупването на различни видове паметови следи. Би могло да се каже, че паметта е латентна функция за извличане на информация от същите неврони, които анализират сетивна информация. В това отношение по-съществено е значението на вторичните сетивни полета на същата модалност, или асоциативните полета, за които е известно, че притежават по-голяма пластичност. Така например за паметта за близки събития играе роля префронталната корова зона, за памет в резултата на обучение с възнаграждане - амигдалата, за памет за зрителни стимули - опашатото тяло и долно-слепоочната кора. Тези локализации отразяват и обучителния опит, който може да се раздели на сетивен, двигателен, мотивационен (кортико-лимбичен) и свързан с възнаграждане, или избягване (амигдала).

Неврофизиологичните особености на някои мозъчни области ги правят особено значими за паметта. Такива са срединната част на слепоочния дял, където се намира хипокамът и таламусът на междинния мозък. За последния е известно, че лезии в неговата задно-срединна част нарушават процесите на преработка на сетивна информация и по този начин натрупването на паметови следи е смутено в един начален период. При *синдрома на Кор-саков*, при който не могат да се запамятат никакви настоящи събития и факти, въпреки че паметта за минали събития е запазена, се установяват мозъчни увреждания именно в задно-срединните ядра на таламуса. Среща се най-често при хроничен алкохолизъм и се съчетава с обилни конфабулации.

Причини за органична амнезия са най-често увреждания в областта на хипокампа и мамиларните телца. За отбелязване е, че в тези случаи при запазена интелигентност е нарушена краткосрочната памет и болните са принудени да живеят с помощни средства като касетофони или бележници, в които да записват всичко необходимо за всекидневието си. Причина за паметови разстройства при увреждане на хипокампа е и фактът, че неговото кръвоснабдяване е от крайни артерии. По този начин липсата на колатерално кръвоснабдяване прави тази мозъчна структура особено чувствителна към увреждания от намалено кръвоснабдяване, или хипоксия.

Паметта за двигателни навици и умения има някои особености. На първо място тя не се засяга от амнезия и възпроизвеждането може да се извърши с лекота след дълги интервали от време, както е например умението да се плете, или да се кара колело. За тази памет значение имат структурите регулиращи движенията - системата кора, базални ганглии и малък мозък. Запазването на "образа на движенията" в тези структури е твърде трайно. За възпроизвеждане на заучени движения голямо значение има префронталният кортекс, от който започва активирането на другите зони по-непосредствено свързани с регулацията на движенията. Лезии на малкия мозък нарушават запомнянето на моторни навици.

НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ЕМОЦИИТЕ

Емоциите са състояние, което се характеризира с възбуда, промени във физиологичните функции, специфични мисли и поведенчески прояви. Емоциите отразяват субективното отношение на индивида към събития от околната среда, междучовешките отношения, или собствените физически усещания. Те настъпват внезапно и трудно могат да бъдат контролирани.

Няма общоприета научна дефиниция за емоционалните състояния. Независимо от това, психолозите са ги описали първоначално като двойки от полярни чувства. Още през миналия век големият психолог Вилхелм Вунд (Wilhelm Wundt) предлага следната схема от три двойки емоции: удоволствие/неудоволствие; възбуждане/отпускане (релаксация); напрегнатост/успокоение. С течение на времето принципът за полярност се заменя с една класификация основаваща се на врождения или придобит характер на емоциите. Към

вродените се причисляват следните шест основни емоции: радост, тъга, гняв (ярост), страх, очудване и отвращение. Потвърждение за вродения характер на тези емоции е техният общ лицев израз при индивиди от различни континенти на света и различни раси и културни общности, както и наличието им при родени слепи или глухи деца.

Най-ранните емоции, които се наблюдават ясно изразени при кърмачета в края на първия месец, са удоволствие и неудоволствие. При първото има усмивка и общо оживление. То произтича от задоволеност на основните биологични нужди и наличие на емоционален контакт с родителите. Неудоволствието се изразява с плач, и е израз на незадоволеност на биологичните потребности или болка. На три до шест месечна възраст се развиват изразните белези и на останалите основни емоции. По-късно в хода на индивидуалното развитие се оформят сложни емоции като срам, виновност, гордост, снисхождение, презрение, отегчение, надежда и др.

Емоциите се съпътстват от субективни изживявания (тук не се описват, защото се изучават в курсовете по психология), физиологични промени и емоционално предизвикано поведение.

ФИЗИОЛОГИЧНИ ПРОМЕНИ ПРИ ЕМОЦИИТЕ

Физиологичните промени при емоциите се състоят от соматични и нервно-вегетативни реакции. Към първите следва да причислим промените в мускулния тонус на скелетните мускули, неволеви съкращения които предизвикват тремор на ръцете и треперене на гласа. Част от тези двигателни отговори, като съответната промяна на лицевия израз, са вродени. Промяната в позата на тялото и в мимиката, които сигнализират готовност за нападение, имат предупредително значение за заобикалящите. Това е особено силно изразено при хищните животни, но те имат своите съответствия и при човека. Лицевият израз и жестовете на ръцете са основните невербални начини за комуникация. Има изследвания които показват, че мимиката, предизвикана от емоции, неволево се имитира от околните. Това съпреживяване от страна на човека (емпатията) стои в основата на много социални взаимоотношения.

Нервно-вегетативните реакции се изразяват в повишаване честотата на сърдечните съкращения и артериалното кръвно налягане, учестяване и задълбочаване на дишането, бледост на кожата (в някои случаи може да има рязко зачервяване на лицето), изпотяване, настръхване на кожата (пилоерекция), промяна в широчината на зеницата, промяна в секреторната активност на жлезите в храносмилателния тракт (пресъхването на устата при страх е израз на потискане функцията на слюнните жлези), промени в моториката на храносмилателния тракт и др. Повишава се кръвното ниво на хормоните адреналин и кортикостероиди от надбъбречната жлеза, тироидните хормони и растежния хормон. Намалва се секрецията на инсулина и половите хормони.

Физиологичните промени при емоциите имат силно изразен индивидуален характер. Така например, ако при даден страхов стимул (внезапна поява на лаещо куче), повишаването на сърдечната честота е средно с 8 удара в минута, при индивид, преживял ухапване от куче, или индивид с хиперпродукция на тироидни хормони, учестяването ще е значително по-голямо.

ЕМОЦИОНАЛНО ПРЕДИЗВИКАНО ПОВЕДЕНИЕ

Емоционално предизвиканото поведение се свежда обикновено до "борба" или "бягство". В общобиологичен аспект това са варианти на еволюционно утвърдените реакции на животни при вида на техните естествени врагове. По същество тези реакции са приспособителни и целят запазването на индивида. Разгледани по този начин, емоциите също се оценяват като фактор, организиращ едно защитно поведение, още повече че това е обикновено "по спешност" при рязко променящи се околни условия. Емоциите и предизвиканите от тях физиологични промени увеличават вероятността за преживяемост на организмите. Общото в описаните по-горе физиологични реакции е активацията на симпатиковия дял на вегетативната нервна система, която увеличава функционалните възможности на организма.

При емоционално предизвикано поведение удоволствените или неудоволствените изживявания дават ясен външен израз. Двигателните и физиологичните компоненти са особено силно изразени при поведение на подчиненост и агресия (вж. гл. 11).

МОЗЪЧНИ СТРУКТУРИ, УЧАСТВАЩИ В ОСЪЩЕСТВЯВАНЕ НА ЕМОЦИИТЕ

При сложния характер на емоциите и техните изяви е невъзможно да се определят конкретни централно-нервни структури за тяхната локализация. Фактът, че емоциите се осъзнават, показва че в тях има когнитивен елемент и следователно е въввлечена кората. При емоциите има разпознаване на значимо явление и оценяване на неговото положително или отрицателно значение. Наличието също така на вегетативен, ендокринен и скелетомоторен отговор, показва, че се въвличат и подкоркови структури - амигдала, хипоталамус и мозъчен ствол. Проявите от активацията на последните служи да подготви организма за действие, да промени съответно ВНС и ендокринните жлези и освен това да предаде емоционалното състояние на околните - комуникативните компоненти като мимиката, интонацията на гласа.

Изучаването на проблема за мозъчната локализация на емоциите е следвало две основни направления - изучаване промените в емоционалните реакции след лезии (в експериментални условия и наблюдения на болни) и изучаване промените след електрични стимулации.

Лезии и електрични дразнения на мозъчни структури. Най-съществените наблюдения в тези насоки са

следните:

- *Наблюдения при частично декортикирани опитни животни* кучета са показали поява на внезапни реакции на ярост, при най-безобидни стимули. Понастоящем се знае, че всички реакции на ярост се организират на подкорово ниво и интерпретацията за тези резултати е, че нормално кората има потискащо влияние;
- *При лезии в слепоочния дял на мозъчните хемисфери* се развива синдрома на Клувер-Бюси. Животните стават изключително кротки и подчинени, дори при обстоятелства, в които предоперативно са били подчертано агресивни. Развиват се някои орални тенденции - наляпва-не на различни предмети (поставят даже змии в устата си), проявява се хиперсексуалност. При патологични процеси в слепоочните дялове при хора също може да се наблюдават явленията на този синдром. Така е например при енцефалопатии от херпесни инфекции, които по неизвестни причини засягат предимно структури на лимбичната система включително хипокампа и амигдалата;
- *Лезии на амигдалата* (част от лимбичната система) унищожават утвърдени условни рефлексии при страхови стимули и при поведение на избягване. Това се демонстрира при следната опитната постановка: на плъх се подава слухов сигнал преди да се пусне електрически ток в пода на клетката. Условният рефлекс се регистрира чрез повишаване на кръвното налягане и поза на обездвижване при подаването на страх-предизвикващия условен стимул. След разрушаване на амигдалата условният рефлекс се разпада;
- *Електрична стимулация в структури на лимбичната система създава удоволствени емоционални реакции.* Вживени електроди в областта на септума дават възможност чрез натискане на педал да се сключи електрична верига и да се произведе електрично дразнене. Тенденцията това самовъзбуждане да се възпроизвежда многократно показва ясно удоволствената емоционална реакция.

В заключение от приведените експериментални и клинични наблюдения могат да се изведат следните обобщения за ролята на някои мозъчни структури.

РОЛЯ НА ЛИМБИЧНАТА СИСТЕМА.

Структурите на лимбичната система и нейните множествени връзки с хи-поталамуса и корови структури стои в основата на емоциите. През 1937 Джеймс Папез (James Papez) определя структурите на лимбичната кора като коровият субстрат на емоциите. Това е един пръстен от филогенетично стара кора около мозъчния ствол, част от който са амигдалата и хипокамът.

Роля на амигдалата. Амигдалата е структурата, която организира вегетативните и неволевите моторни реакции при емоционалното страхове поведение. Ядрата на амигдалата са свързани двустранно с хипоталамус, хипо-камп, неокортекс и таламус. Амигдалата получава сетивна информация от таламичните ядра и от кората. За някои вродени емоционални реакции като напр., страх, активирането на амигдалата става чрез таламуса, т. е. по-бързо, отколкото чрез осъзнаването на възприятията чрез кората. Тази връзка с малка латентност подготвя амигдалата за когнитивното представяне на емоциите както е напр., чрез информацията, идваща от префронталния кортекс. Връзката обратно с кората води до създаването на осъзнат емоционален опит. Бързото активиране от таламуса е биологично целесъобразно за организиране на поведението при застрашаващи обстоятелства.

Освен страхови или *негативни емоционални реакции* амигдалата опосредства и *удоволствени, свързани с апетита емоционални реакции*, произтичащи от вкусовите качества на храната. Чрез тази съпътстваща положителна емоция храната може да служи като възнаграждащо явление.

Амигдалата има ключова роля за създаване на условни връзки за среда, в която има възнаграждение. Амигдалата опосредства и приспособяването към средата - увеличаване на контакта с биологично сигурни условия и избягване от вредни - насочване към условия при които има позитивно подкрепяне (храна, пиене на вода, секс) и избягване на вредна среда. Предпочи-

236 Биологична психология

танието към дадена среда обаче може да стане и въз основа на стимуланти, или наркотични вещества.

Амигдалата има значение за процесите на обучение с избягване и с възнаграждение, т.е. за формиране на паметови следи при усилващото действие на отрицателни или положителни емоции. Лезии на амигдалата блокират запаметяването на емоционално значими сетивни стимули.

Изходящи влияния от амигдалата отиват към латералния хипоталамус и мозъчния свол, които регулират ВНС. При лезии на тези връзки изчезват вегетативните компоненти при страхови емоции.

В заключение за ролята на амигдалата може да се каже, че както удовол-ствени, така и застрашаващи стимули активират амигдалата и предизвикват чрез нея стереотипни и сравнително прости вегетативни и ендокринни отговори, като по този начин подготвят организма за атака, секс, или някакво приспособително поведение. На второ място протичат процесите на корово ниво, които имат значение за емоционалните поведенчески прояви, подобно на обратната връзка от рецепторите в двигателния апарат, която променя централната програма за локомоция, съобразно всеки необичаен терен.

РОЛЯ НА ХИПОТАЛАМУСА.

Класическите опити на Валтер Хес (Walter Hess) на неанестезирани животни показват, че характерни прояви на емоционални реакции като ярост могат да се предизвикат чрез дразнене на хипоталамични области. Хипота-ламусът има роля в емоционалните реакции чрез своите влияния върху хормоналната секреция и

ВНС - чрез повлияване активността на ядрата на па-расимпатикусовия дял в мозъчния ствол (сърдечна честота, артериално налягане, дишане) и чрез симпатикусовите центрове в гръбначния мозък. В неврони на хипоталамуса се синтезират неврохипофизните хормони оксито-цин и вазопресин, както и регулиращите предната хипофиза освобождаващи и задържащи хипоталамични фактори. Повечето от описаните по-горе физиологични промени при емоциите са дължат на този хипоталамичен контрол на хормоналната секреция (вж. гл.7).

НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА МОТИВАЦИЯТА

Мотивацията е определящата движеща сила която активно насочва поведението на индивида за запазване на хомеостатичното му състояние, разгледано в същия както при емоциите аспект, т.е. задоволяване на неговите биологични, психични и социални нужди. Съществуват първични наречени още биологични мотиватори и вторични (заучени). Към първите спадат глад, жажда, нуждата от кислород, секс. Те се характеризират като нуж-

да, нагон. Фактори на биологичната мотивация са определени показатели на хомеостазата (кръвна концентрация на глюкоза, плазмен осмоларитет, телесна температура), плазменото ниво на редица хормони или други биологично активни вещества.

При хората обаче се изработва много по-сложна система от мотиватори, които отразяват социализацията и за които значение има миналият опит. Заучени мотивации са например *мотивацията за спокойствие и сигурност, властовата мотивация и мотивацията за постижение* (при нея поведението се определя от разграничаване на желанието за успех и страха от неуспех ("по-добре сигурно, отколкото рисковано"). Мотивацията за постигане на умения и съвършенство е твърде индивидуална и може да има най-разнообразни форми - от каране на колело до съвършенството при свирене на музикални инструменти. Мотивацията за постижение зависи от степента на икономическо развитие на обществото - тя е подчертана при по-високо цивилизованите общества. При съвременния човек заучените мотивации могат да бъдат вече твърде отдалечени от първичните биологични мотиватори. Така например при колекционерството реалната стойност не съществува, заместена е от измислената стойност, определена от количеството на някакви предмети.

Мотивацията е много тясно свързана с емоционално-паметовите механизми и най-общо може да се каже, че *мотивация се създава при положителни емоции и за избягване на отрицателни*. В основата им стои механизма на положителното подкрепяне, подобно на самостимулацията в удоволствителните зони (вж. физиология на хипоталамуса в гл. 7). Пример за такова създаване на мотивирано поведение за "игра" с механични играчки при маймуни е, че то изчезва след като се прекрати хранителното подкрепление. Положително усилващите зони са значително по-обширни от отрицателно-усилващите (наказателните, зоните на отбягване).

Един опит за градиране на мотивациите у човек е със следната скала от основата нагоре: най-основни са споменатите по-горе биологични мотиватори, следват заучените - сигурност, спокойствие, липса на страх, привързаност, любов, самочувствие за компетентност. На следващото стъпало са мотиватори от рода на когнитивни нужди, стремеж към новост. На най-високото стъпало са естетични и духовни нужди и висши цели с общочовешко значение.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА МИСЛЕНЕТО И СЪЗНАНИЕТО

Мислене. *Интегративната мозъчна дейност, при която има едновременно активиране на различни мозъчни структури с извличане на информация едновременно от множество корови и подкорови структури, се означава като мисловна дейност.* Активацията обхваща различни асоциативни зони от кората на крайния мозък, таламуса и ретикуларната формация на мозъчния ствол. Словесното изразяване и смисловото значение на езиковите изрази са свързани с функцията на зоната на Вернике.

Съзнание. Понятието съзнание в повечето случаи се свързва с "мисловната" дейност, поради което най-често определянето му се прави с понятията на психологията. От физиологична гледна точка понятието "съзнание" е свързано с нивото на активация на коровите процеси, което се осигурява от възходящата активираща система на ретикуларната формация (вж. гл. 9). Тази активация осигурява процесите на перцепция във всички сетивни системи, процесите на интегрирането им с памет и емоции, и мозъчните процеси водещи до волеви движения, или поведенчески действия. В психологически план това означава извършване и на мисловни процеси (съждения, логични оценки, съпоставки, анализи и др.).

Съзнанието много често се асоциира със състоянията на активирано внимание. От неврофизиологична гледна точка вниманието е резултат от едновременната активация на таламични ядра, свързани с преработката на сетивна информация, съответните корови зони, и техните проекции в челните дялове. Този триъгълник от структури с вътрешни двупосочни връзки може да се активира както от външен източник на стимули, така и от вътрешен (емоции, мотивация). В последния случай прагът на възбудимост на таламичните ядра се понижава, така че аферентните импулси от сетивните системи придобиват по-големи шансове да създадат корова активация. Същата роля имат и кор-тикоталамичните връзки, които започват от 6-ия коров слой и повишават възбудимостта на клетките в таламичните ядра. По този начин двупосочните таламокорови връзки играят ролята на система, усилваща коровата активност.

Съзнанието от клинична гледна точка. От клинична гледна точка степените на съзнание могат да се разграничат като *ясно съзнание в състояние на будност, сомнолентност, летаргичност, сопор и пълна загуба на съзнанието - кома*. Тези степенни състояния на преход от ясно съзнание до кома могат да се дължат на мозъчна травма, смущения в мозъчното кръвоснабдяване (мозъчен кръвоизлив или запушване на мозъчна артерия), хипертермия, хипогликемия, високи дози наркотични вещества, сънотворни, алкохол и др. тежки отравяния, вкл. от чернодробна или бъбречна недостатъчност. Краткосрочна пълна загуба на съзнанието - *колапс* може да настъпи при всяко смущение в мозъчното кръвоснабдяване, като например ортостатичен колапс, колапс при силна емоционална реакция и др. По време на сън липсва съзнателна дейност, но за разлика от споменатите по-горе състояния на смущения в съзнанието, кръвоснабдяването на мозъка е нормално, функцията на нервните клетки не е увредена, и съзнателната дейност се възвръща в момента на събуждането.

ГЛАВА II. НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА СТРЕСА И АГРЕСИВНОТО ПОВЕДЕНИЕ

Стресът обхваща психологични и физиологични отговори, настъпващи в организма при рязко променяща се околна среда. Животът в цивилизованите страни създава многобройни и разнообразни условия, предизвикващи стрес. Изучаването на промените в организма при стрес и ролята на стреса за психичното и здравното състояние на човека е интердисциплинарен проблем. Решаването на този проблем е в границите на медицинската наука, психологията, поведенческите, когнитивни и др. науки. Уолтър Канън (Walter Cannon) определя реакцията на организма при стрес с общобиологичната алтернатива "борба или бягство" ("fight or flight").

Стресът е процес, при който ние оценяваме настъпващите в околната среда промени и отговаряме поведенчески и функционално на повишените изисквания към организма или на заплахи към неговата цялост. Класическото схващане за стреса е дефинирано от Ханс Селие (Hans Selye) през 1935 год. Според него стресът е общ адаптационен синдром, който възниква при всякакъв вид травматични стимули - изгаряне, оперативна интервенция, прегряване, изстудяване, физическо натоварване и др. Той протича в три фази: тревога, съпротива и изтощение.

СЪВРЕМЕННИ СХВАЩАНИЯ ЗА СТРЕСА

Стрес се появява не само при наличие на стресогенни фактори, но и при отсъствие на условия за задоволяване на биологични или психосоциални нужди. За възникването на стрес, в неговите най-различни форми и степен на изяви, основно значение има преработката на информация в организма. Човешкият организъм може да бъде разглеждан като хомеостатична система, в която редица показатели на вътрешното постоянство се регулират около едно средно генетично зададено регулируемо ниво (set point). Ако стресогенни фактори изведат организма от това състояние на равновесие, настъпва "тревогата", която следва да послужи за организиране на "съпротивата". Следователно стресът е алармената система в един хомеостатичен организъм. Стрес възниква освен при всякакъв вид травматични стимули, още и при различни стимули от вида на загуба на близък човек, фрустрация, социален конфликт и мн. др.

Стресогенен фактор е липсата на информация, която създава несигурност и непредвидимост за достигане на позитивен резултат, или невъзможност за избягване на негативен резултат. Това е съвременно схващане за стреса, което е в съгласие с общобиологичното определение, че стрес настъпва при извеждане на организма от хомеостатичното равновесие, но попълва това определение от гледна точка на социалната същност на човека.

Отговорът на стреса е полезен за хомеостазата на организма. Стресът има поведенчески и физиологични компоненти с приспособително значение и в този смисъл е полезен дори когато е свързан с отрицателни емоции. Отрицателните емоции, свързани със стрес, се превръщат в болестотворни само при хронично персистиране, когато разликата между регулируемото ниво и отчетената промяна е с голяма амплитуда и продължителност.

ФУНКЦИОНАЛНИ ПРОМЕНИ В ОРГАНИЗМА ПРИ СТРЕС

Функционалните промени в организма при стрес имат организиращ характер за повишаване функционалната дееспособност. Стресът представлява състояние на обща активация в организма, която обхваща:

- Дейността на нервната система - висшите интегративни функции и вегетативната нервна система;
- Дейността на ендокринната система;
- Дейността на имунната система.

Промените във висшите функции на нервната система се изразяват главно в следното:

- Обостря се съзнанието;
- Ускорява се преработката на сетивна информация, като се степенува по важност от степен "спешна" до такава с "незначителен приоритет";
- Намалява се болковата чувствителност.

Във функционалните промени водещо значение има *симпатиковата активация*, в резултат на която настъпват следните промени във функциите на вътрешните органи:

- Учестване на сърдечната дейност;
- Повишаване на артериалното налягане;

- Вазоконстрикция в областта на коремните органи, кожата и бъбречното кръвообращение;
- Вазодилатация в областта на скелетните мускули;
- Метаболитно предизвикана вазодилатация в коронарния кръвоток поради увеличена O₂ консумация, при увеличена съкратимост на сърдечния мускул;
- Намалена двигателна активност на храносмилателния тракт;
- Увеличена проходимост на дихателните пътища;

242 Биологична психология

- Увеличение на кръвната захарно ниво;

Промените в дейността на ендокринната система се характеризират със следното:

- Увеличена секреция на адреналин. Плазменото ниво на адреналин представлява един обективен показател за силата на стреса;
- Увеличена секреция на надбъбречните глюкокортикоиди (кортизол);
- Потискане на репродуктивната функция - кортизолът намалява чувствителността на семенниците и яйчниците към фоликулостимулиращия хормон на предната хипофиза;
- Намалена секреция на соматотропния хормон и забавяне на растежа. Специално внимание заслужават ефектите на кортизола, защото той е

главният организатор на състоянието на напрежение и едновременно с това обяснява някои от психосоматичните заболявания, настъпващи след продължителен стрес най-често от психосоциален характер. Функции на кортизола при стрес са следните:

- Метаболизмът се преустройва за условия "на гладно". Увеличава се разграждането на белтъчните структури, което дава възможност за бърза синтеза на нови регулаторни белтъци. Мобилизират се масите като богат енергиен източник. Поради голямата нужда от енергия глюкоза се образува и от невъглеродни източници (неоглюкогенеза);
- Увеличава се чувствителността на кръвоносните съдове към симпати-кусовите вазоконстрикторни въздействия - фактор в повишаването на артериалното налягане;
- Ускорява се синаптичното предаване;
- Предизвиква еуфория;
- Потиска имунните реакции.

Изследванията за установяване на промените в плазменото ниво на хормони се извършват само с имплантиран трайно поставен във вената катетър. Стресов отговор настъпва само при очакване на появата на биологични стимули, поради което нивото на хормонална секреция не може достоверно да се определи при инжекционно вземане на кръв.

Имунната защита отслабва. Известни са множество примери на тежки заболявания включително развитие на раково заболяване, в резултат на отслабване на защитните сили на организма след силни стресови изживявания.

*Стресовият отговор е каскада от събития, които имат различна времева характеристика. Някои от явленията на активация настъпват **в интервал от милисекунди** след появата на биологично значими стимули. Такава е например позитивната *вълна Р300* в ЕЕГ, явяваща се 300 msec след стимула. В същия интервал от време настъпват промени в *регионалния мозъчен кръвоток*, в участването на сърдечната дейност, повишаването на мускулния тонус, изпотяването. **В интервал от секунди** настъпва секреция на хипоталамични освобождаващи фактори, секрецията на адреналин и симпатикусовото активиране на структури в ЦНС. **В интервал от минути** се освобождават хипофизни хормони (АКТХ, ТТХ), кортикални надбъбречни и др. хормони и настъпва адаптиране на дишането и на функцията на сърдечносъдовата система към условията на повишени изисквания. Промените в имунния отговор са най-бавни и настъпват **в интервал от дни или седмици**.*

ВИДОВЕ СТРЕСОВИ РЕАКЦИИ

Видовете стресови реакции се осъществяват въз основа на това, че *не съществува линейност между силата на стимула и реакцията*. По-важна е оценката за стресовия стимул, отколкото самия стимул. Най-общо може да се каже, че стресовата реакция зависи от оценката за биологичната или пси-хосоциалната значимост на стресовия стимул и предвиждането на вероятния изход.

Психологичните класификации на видовете стресови реакции са твърде многобройни. Тук се представя една опростена схема, в която освен чисто психологични критерии са застъпени и някои невробιологични признаци.

Реакции на защита - отхвърляне, отказ от приемане на заплахата като реална, интернализиране на негативни емоции, вторична рационализация, изкривяване на реалността, бягство от реалността. Резултатът е страх, враждебност, слабост във възприемане на адаптивно поведение.

Реакция за справяне или преодоляване при стрес (копинг стратегии при стреса). Резултат е на когнитивни процеси и се развива при очакване на положителен резултат. При наличие на възнаграждение стресовите реакции намаляват.

Реакция на безпомощност и безнадежност. По същество тя представлява невъзможност за справяне. Тази

реакция предизвиква високостепенни стресови промени и е предпоставка за развитие на психосоматични заболявания.

ЗНАЧЕНИЕ НА СТРЕСА ЗА НЯКОИ БОЛЕСТНИ ПРОЦЕСИ

Болестотворната роля на стреса се свързва най-често с възникване на хипертонията и диабета (особено у индивиди с фамилна обремененост), с язвена болест, както и в резултат от променена имунна защита - злокачествени новообразувания и автоимунни заболявания.

Есенциалната хипертония, която е около 90% от всички болестни състояния свързани с повишение на артериалното налягане, е прието да се счита като полигенно наследствено заболяване, подобно на други също наследствени заболявания като диабет при възрастни или атеросклероза. Използването на генетични линии опитни животни е дало възможност да се картират някои гени свързани с регулацията на артериалното налягане. Създадената генетична линия спонтанно хипертензивни плъхове се приемат за модел на есенциална хипертония у човек. Също така съществуват редица модели за лабораторен стрес на опитни животни, които водят до развитие на хипертония, или язвена болест. Тези модели представляват особен интерес от гледна точка на това, че в тях могат да се търсят аналогии с биологичните и особено с психосоциалните фактори за стреса при хората. Такива са:

- Болезнени електрически удари;
- Имобилизация;
- Често повтарящи се силни звукови или светлинни сигнали;
- Изработване на условни рефлексии на избягване при много сложна обстановка, при която много трудно се постига избягването от вредния фактор;
- Непредвидимо променяща се околна среда;
- Териториален конфликт - струпване на много индивиди на малка територия;
- Наложена промяна в съотношенията доминантност/подчиненост. Обобщени изводи от изследвания на експерименталния стрес показват следното:
- Повишаването на артериалното налягане е по-изявено при пасивно поведение при справянето със стреса, отколкото при опитни животни, тренирани към парадигми на активно поведение;
- Създаване на възможност за избор е по-малко стресогенно, отколкото на условия без избор;
- При стрес от имобилизация може да се създаде генетична селекция за по-бързо развитие на хипертония;
- При пребиваване в продължение на около 9 месеца в условия на свръх-популация се развива необратима хипертония;
- При ниско натриев и високо калиев хранителен режим поведенческият стрес има по-слаб хипертензивен ефект.

За патогенезата на хипертонията в стресогенни условия имат значение централна активация на адренергични системи, които имат отношение към регулацията на артериалното налягане, периферната симпатикусова активация и бъбречни ефекти които водят до задръжка на сол и вода. Последното определя и една важна профилактична възможност - поддържането на хранителен режим с умерен или дори нисък прием на сол предпазва организма от развитие на хипертония в стресогенни условия. При фамилна обремененост за хипертония поведенческият стрес и солевото натоварване имат както поотделно, така и адитивно усилващо заболяването влияние.

НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА АГРЕСИВНОТО ПОВЕДЕНИЕ

В общ смисъл "агресията" се свързва с чувство на гняв и умраза и със силно желание да се причини вреда на обекта предизвикал агресията. Редица автори, включително и известни етолози като Конрад Лоренц, считат че агресията е вроден инстинкт за борба. Много от формите на агресивното поведение са видово специфични и са вродени. Домашните котки не загубват агресивното си хищническо поведение спрямо мишка, въпреки че храненето им е осигурено.

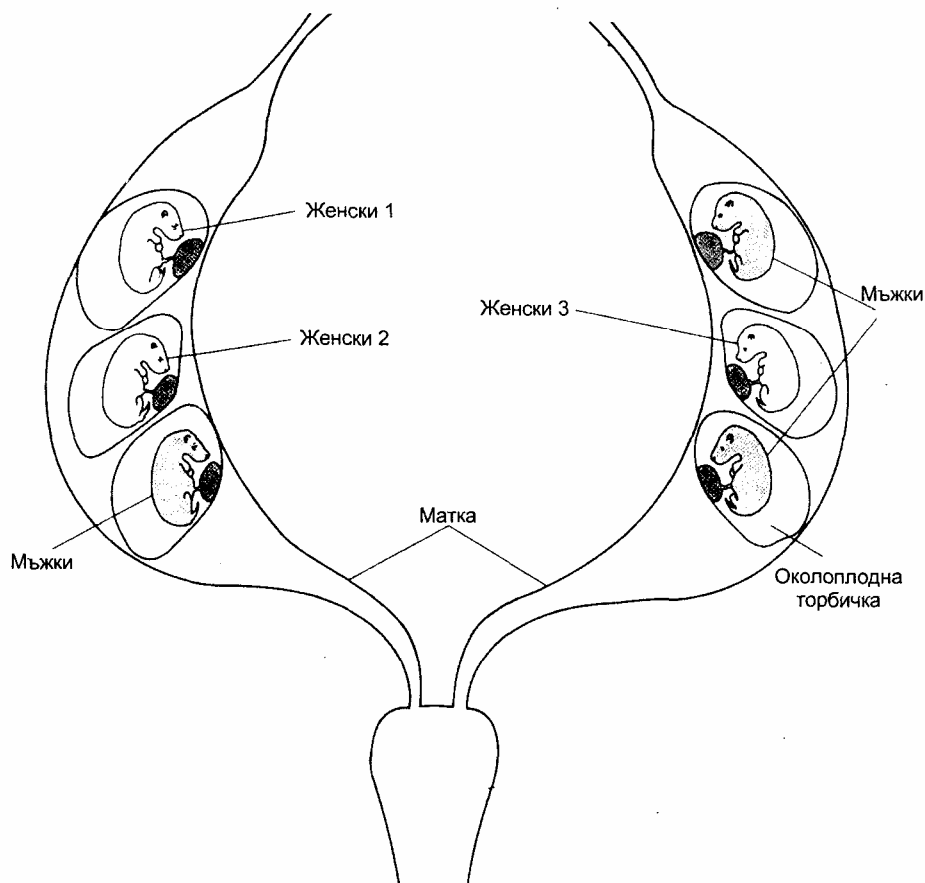
Агресивното поведение показва следните разновидности:

- Териториална агресия;
- Полово-обусловена агресия. Тя е вътревидова спрямо сексуален конкурент и има голямо биологично значение за естествения подбор;
- Агресия при майчинство;
- От раздразнение или болка. В експериментални условия болково дразнене на две кротки животни ги настройва агресивно;
- Самозащитно;
- Агресия обслужваща хранителното поведение.

При хората може да се наблюдава насочена агресия към неодушевен предмет - счупване на музикален инструмент, ракета за тенис, превозно средство, в случай на неудовлетвореност и безсилие. Следва да се отбележи, че рисковото поведение, особено при младежи, като например приемане на наркотици, развиване на високи скорости с мотоциклети, кражби и др. има характер на *автоагресия*. Множество наблюдения показват, че предпоставка за агресивно поведение може да се счита фрустрация, главно в детска възраст.

Агресивното поведение носи белезите на емоционално обусловено и може да се предизвика, или повлияе, при произвеждане на електрически дразнения в мозъчни структури свързани с емоциите. Така например електрос-тимулация в средния ХТ предизвиква афективна агресия. При опити върху котки това се изразява в извиване на гръбнака на дъга, настръхнала козина, разширени зеници, оголени зъби, хъскане. Електростимулация в амигдалата, увеличава прояви на агресивност. Описани са клинични случаи на мозъчен тумор близо до амигдалата у пациенти с множество прояви на агресивност, достигащи до убийства.

Агресивното поведение се влияе от половите хормони. Главно значение за това има тестостеронът. Ранното андрогенизиране има значение за организиране на половото поведение, но едновременно с това повишава и чувствителността към тестостерон. Инжектиране на тестостерон при животни увеличава агресивността, особено към индивидите от същия пол. То е неефективно при животни кастрирани в ранните периоди на развитие. Наблюдения от многоплодна бременност при гризачи са показали, че тези от женските плодове, които по време на бременността се намират в близост до ембриони от мъжки пол показват след достигане на половата си зрялост по-висока агресивност по време на майчинство (фиг. 11.1). Агресивността при майчинство се засилва от някои съпътстващи сетивни стимули, като например стимулите при сукане.



Фиг. 11. 1. Значение на ранното андрогенизиране за агресивното поведение.

Многоплодна бременност при гризачи.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Психологични механизми на защита при стрес по Peterson (1991)

Механизми на защита	Характеристика и примери
Компенсация	Влагане на усилия в нова дейност с желание за успех в друга извън стресогенната област.
Отричане	Поведение като че ли нищо не се е случило. Например, след като човек се пенсионира продължава да присъства на работното място.
Изместване	Насочване на импулс или емоции към заместващ обект или субект. Напр., скандал с децата след служебен неуспех.

Фантазии	Ангажиране в пожелателно мислене.
Интелектуализация	Дискутиране на травмиращи обстоятелства без влагане на емоции. Напр. обсъждане на шансове за преживяване при тежка болест.
Проекция	Пренос на нечия неприемлива характеристика към друг. Напр., враждебно настроен човек схваща всеки като злобен.
Рационализация	Преценка на събития с омаловажаване, след като са донесли разочарование. Пример: Езоповата басня за "Гроздето е кисело".
Регресия	Детско поведение в стресова ситуация.
Сублимация	Насочване на нежелани импулси към социално приемлива дейност. Напр., агресивна личност става полицай.

Таблица 2. Стресогенни фактори по Person (1991), оценени в условни единици

Стресогенни фактори в живота	Оценка в усл. ед.
1 . Смърт на любим човек	100
2. Развод	73
3. Раздяла в семейството	65
4. Осъждане на затвор	63
5. Смърт на близък член от семейството	63
6. Тежко заболяване	53
7. Сключване на брак	50
8. Оставане без работа	47
9. Пенсиониране	45
10. Болест на член от семейството	44
11 . Бременност	40
12. Сексуални затруднения	39
13. Промяна във финансовите възможности	38
14. Неразбирателство в семейството	35
15. Промяна в служебните отговорности	29
16. Син или дъщеря напуска дома	29
17. Основна промяна в условията за живот	25
18. Промяна в местоживееене	20
19. Основна промяна в жизнения стереотип	16
20. Празнуване на Коледа	12

ГЛАВА 12. НЕВРОБИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ПОВЕДЕНИЕ ЗА ЗАПАЗВАНЕ НА ТЕЛЕСНАТА ХОМЕОСТАЗА

За реалното преживяване на организма са необходими кислородът, който вдишваме, приемът на вода, приемът на храна и условия за поддържане на телесната температура. Като се изключи набавката на кислорода, който е част от регулацията на дишането, останалите три жизнено необходими фактора са зависими от нашето поведение. Приемът на храна, вода и голяма част от поддържането на телесната температура са форми на поведение за запазване на телесната хомеостаза.

Нервната система координира регулаторните процеси за поддържане постоянството на вътрешната среда на организма. Голяма част от механизмите на тези регулаторни процеси са подчинени на ВНС и са неволни. Те са подчинени на принципа на регулация с обратна отрицателна връзка (фиг. 12. 1). Това означава, че регулируемата величина има някаква средна стойност, която е генетично зададена. Например за телесната температура това е 37°C. Различни видове рецептори (вж. по-долу) изпращат до ЦНС информация за

моментната стойност на регулируемата величина. В съответния нервен център "се отчита" сигнала грешка, т.е. отклонението от генетично зададената стойност, след което следват ефекторни реакции, имащи за цел да възстановят хомеостатичното ниво. Освен тези регулаторни механизми нервната система организира и поведенчески прояви, които са насочени към поддържане на телесната хомеостаза.

РЕГУЛАЦИЯ НА ПОСТОЯНСТВОТО НА ТЕЛЕСНАТА ТЕМПЕРАТУРА

За нормалното протичане на обмяната на веществата в човешкия организъм е необходимо поддържане на относително постоянна телесна температура (топлинна хомеостаза). *Поддържане постоянството на телесната температура е резултат от непрекъснато балансиране на топлообмена на организма със средата, в която се намира.* В зависимост от прецизността, с която се поддържа телесната температура, гръбначните животни се делят на две групи:

250 Биологична психология

- 1) *Хомойотермни животни* (птици и бозайници) с добре развити механизми на терморегулация позволяващи телесната температура да се поддържа относително постоянна;
- 2) *Пойкилотермни животни* (риби, земноводни и влечуги), при които телесната температура се колебае в зависимост от температурата на средата.

Смущаващ фактор

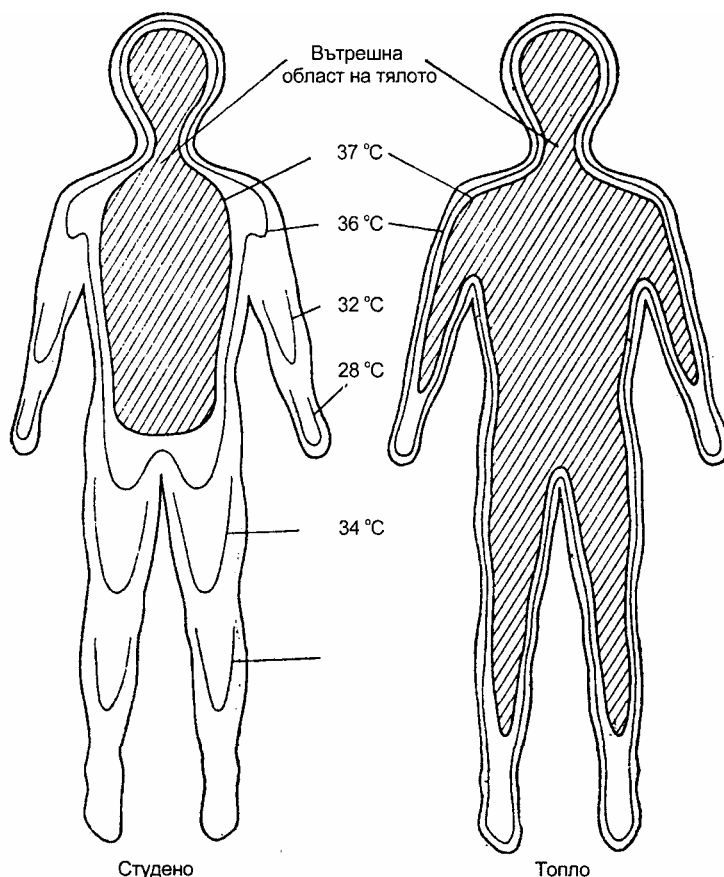
ТЕЛЕСНА ТЕМПЕРАТУРА

При определяне на телесната температура следва да разграничаваме температура на "сърцевината" на тялото, наречена още вътрешна температура, която е характерна за мозъка, органите в гръдния кош и коремната кухина и на "обвивката" на тялото, която обхваща кожа, подкожна тъкан, повърхностно разположени скелетни мускули на гръдния кош и коремната стена и крайниците (*фиг. 12. 2.*). Човешкият организъм е хомойотермен, т.е. организъм с постоянна телесна температура, по отношение на сърцевината на тялото, където телесната температура се поддържа близо до 37°C. Температурата на обвивката може да варира в доста широки граници, в зависимост от температурата на околната среда. За клинични цели се използва измерването на телесната температура ректално, която е най-близка по стойност до вътрешната температура или в устната кухина. Измерените по този начин стойности се приближават до вътрешната телесна температура.



Фиг. 12. 1. Схема за регулация на принципа на обратна отрицателна връзка.

Ако под действие на смущаващ фактор настъпи отклонение в стойността на някаква регулируема величина, в нервния център настъпва сравнение с генетично зададеното ниво (сигнал грешка) и следва корекция чрез съответен ефекторен орган.



Фиг. 12. 2. Температура по повърхността и във вътрешността на тялото.

При ниска околна температура обхватът на сърцевината на тялото се намалява.

Телесната температура има нормални денонощни колебания. Най-ниска е температурата в ранните сутринни часове - $36,3^{\circ}\text{C}$, а най-висока между 16 и 18 часа - $37,1^{\circ}\text{C}$ (при измерване в устната кухина). По време на физическа работа вътрешната температура може да се повиши до 40°C , а при плуване в студена вода да се понижи до 34°C .

Кожната температура се определя от големината на кожния кръвоток и от околната температура. Средната ѝ стойност е около 32°C , но по откритите части е по-ниска. Най-ниска е кожната температура на стъпалата - 25° и на дланите - 28° .

ТОПЛИНЕН БАЛАНС НА ОРГАНИЗМА

Топлинният баланс се създава от разликата между топлопродукцията и топлозагубата. Топлинният баланс е неутрален, ако тези стойности са равни. Той е положителен ако топлопродукцията надвишава топлозагубата и това води до повишаване на телесната температура. При отрицателен баланс телесната температура се понижава, защото топлозагубата надвишава топлопродукцията. Равновесието между продукцията на топлина и загубата на топлина определя телесната температура. Продукцията на топлина включва:

1. Освободената топлина при обмяната на веществата в организма (химическите съединения с голяма молекула при своето разграждане освобождават енергия);
2. Освободената топлина при мускулните съкращения;
3. Освободената топлина образувана при неволевото треперене;
4. Освободената топлина от кафявата мастна тъкан. Последната се намира в малко количество в подкожието и има тази особеност, че при разграждането на съдържащите се в нея мазнини се освобождава голямо количество топлина. Тя се съдържа в по-големи количества у новородените и в подкожието на животни прекарващи периоди на зимен сън. Тя има богата симпатикусова инервация и чрез нейната активация се предизвикват процеси на разграждане и образуване на голямо количество топлина.

Топлообмен. Топлообменът се осъществява между повърхността на тялото и околната среда - въздух и предмети, които са в контакт с кожата.

Механизмите на топлообмена са следните:

Излъчване. Човешкото тяло излъчва инфрачервени лъчи. Количеството на отделената чрез излъчване топлина зависи от температурната разлика между повърхността на тялото и околните предмети. Ако околните предмети са с по-висока от кожната температура, човек акумулира топлинна енергия от околната среда.

Конвенция. Въздухът, който се намира в контакт с кожата се затопля, плътността му намалява и той се издига нагоре, отстъпвайки място на нов пласт, който е по-хладен. Тя нараства при вятър, при течение на въздуха, или изкуствено се засилва с вентилатор. Топлозагубата чрез конвекция е обект на поведенческо регулиране. Подборът на дрехите може да увеличи дебелината на пласта въздух, който се затопля от тялото и ще се обменя бавно с по-хладния околнен слой. С избор на място, прикрито от вятър, конвекцията също се ограничава.

Провеждане. Това е отделяне или приемане на топлина при контакт на тялото с предмет с температура различна от кожната. Провеждането е по-

Невробиологични основи на поведение за запазване на телесната хомеостази 255

интензивно, ако контактът е с предмет с висока топлоемност - метал, вола. камък.

Изпарение. Изпарението на 1 g вода отнема значително количество топлота. От повърхността на кожата вода непрекъснато се изпарява - това е *неусетно изпаряване през кожата*, при което се губи около 20% от топлината получена при обмяната на веществата. Това количество е около 600 ml/ден, а при работа към него се прибавя активно изпотяване и така то може общо да се увеличи до няколко литра на ден. Когато околната температура се изравни или стане по-висока от кожната, възможностите на организма за топло-отдаване чрез радиация, провеждане или конвекция се изчерпват. Започва пренос на топлина от околните предмети към тялото. *При околна температура над 34-35°C единственият начин за топлоотдаване остава изпарението.* Ефективността на топлозагубата чрез изпарение се влияе съществено от наситеността на въздуха с водни пари. Поради тази причина много по-лесно се понася от организма горещ сух климат, отколкото горещ климат при висока влажност на въздуха. Ако тялото започне да се прегрява, тогава започва да се секретира и пот и изпарението значително се увеличава. Максималното количество пот, което може да се отдели за един час е 1.8 l. Такова количество може да продължи да се отделя за около три до четири часа, след което потоотделянето намалява. При висока околна температура топлозагубата чрез изпарение също може поведенчески да се повиши, като се избират леки, порьозни дрехи и място, където движението на въздуха е по-интензивно, или изкуствено се създава от вентилатор.

Изпарението на вода от дихателните пътища и устната кухина при човека има слабо значение за топлоотдаването, но това е единственият начин за топлозагуба чрез изпарение при животните, които нямат потни жлези. При последните, към които спадат и кучетата, при прегряване започва рефлексно обилно слюноотделяне и ускорено дишане, чрез което се увеличава изпарението от повърхността на езика и устната лигавица. При други животни, каквито са например белите лабораторни плъхове, топлозагубата чрез изпарение се засилва чрез облизване на козината.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ТЕРМОРЕГУЛАЦИЯТА

В осъществяване на терморегулацията се различават вегетативни механизми и механизми свързани с поведението. Като поведенческата, така и физиологичната терморегулация се основават на интеграцията на информацията от централните и периферните терморецептори. Физиологичната терморегулация се осъществява главно от хипоталамуса, а в осъществяване на поведенческата регулация се включват кората на крайния мозък, лимбичната система и структури от мозъчния ствол, регулиращи позата на тялото.

Поведенческата терморегулация е еволюционно много древна. Тя е твърде важна за всички топлокръвни животински видове. Домашните животни, например, котката или кучето, заемат предпочитана поза на тялото в зависимост от околната температура. Израсналият човешки индивид има също множество начини да улесни терморегулацията си чрез заемане на определена поза (напр., при топла околна среда отвеждане на ръцете в страни), подбор на подходящи дрехи, осигуряване на заслони, вид отопление и т.н.

Терморецептори. Терморецептори с различна характеристика има в кожата, в коремните органи и в хипоталамуса особено в неговата предна част. Термочувствителни неврони са установени и в гръбначния мозък, като при локалното им затопляне или охлаждане се получават терморегулаторни отговори, подобни на тези от хипоталамуса.

Централно-нервна и поведенческа регулация на телесната температура. Аферентна информация от терморецепторите в кожата, вътрешността на тялото и самия мозък достигат до предния хипоталамус. Ефектът от преработката на тази информация оформя интегриран коригиращ отговор, състоящ се в промени в периферното кръвообращение, нивото на топлопродукция от обмяната на веществата, треперене, настръхване на кожата (пилореакция), изпотяване, а при някои животни ускорено повърхностно дишане с изплезен език. В преработката на информацията участва главно задния хипоталамус, от който водят началото си някои от еферентните пътища за споменатите по-горе промени. Приема се, че в него се намират невроналните комплекси, свързани с отчитане на *"генетично зададеното ниво"* (set point) на телесната температура и информацията от терморецепторите. Тази стойност нормално определя посоката на процесите - към топлопродукция или към топлозагуба, така че да се поддържа телесна температура, съвпадаща с генетично зададеното ниво. Нивото, около което се поддържа телесната температура, не е абсолютно фиксирано, а се изменя в зависимост от интегриране на информацията на терморецепторите. Така например, ако кожната температура се увеличи над 34°C, изпотяване започва не както нормално при 37,1°C хипоталамична температура, а при по-ниска - при 36,7°C. При понижаване на средната кожна температура

под 29°C изпотяване започва при по-висока хипоталамична температура, което има значение за предпазване на организма от изстудяване. Зададеното ниво може да бъде изменено при сън, при физическа работа и при болестни състояния, свързани с треска.

Когато температурата в хипоталамуса се понижи под 37°C, се повишава тонусът на симпатикуса, настъпва периферна вазоконстрикция, която намалява топлоотдаването, увеличава се секрецията на хормоните на сърцевината на надбъбречните жлези - адреналин и норадреналин, и се стимулира топлообразуването чрез увеличаване секрецията на тироидните хормони. Чрез връзка с ретикуларната формация на мозъчния ствол хипоталамусът предизвиква увеличена топлопродукция чрез треперене. В терморегулацията на новородените при условия на ниска околна температура съществена роля има кафявата мастна тъкан, която може за кратко време да осигури до 200% увеличение на топлопродукцията. При повишаване на температурата в хипоталамуса над 37°C настъпва периферна вазодилатация, химичното образуване на топлина намалява поради намалена секреция на адреналин, норадреналин и тироидни хормони и настъпва рефлексно усилено потоотделяне (фиг. 12. 3).

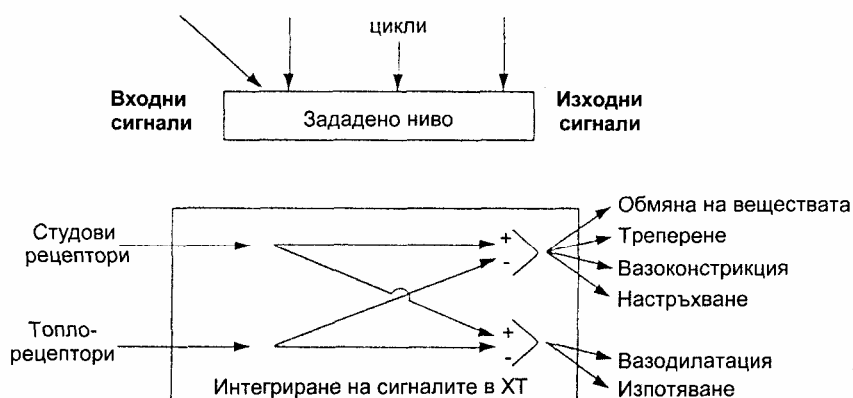
Сън Треска Хормонални Физическа работа

Фиг. 12. 3. Схема на терморегулацията в организма.

Интегрирането на различните сигнали се извършва в хипоталамуса (ХТ).

Кожните терморепцптори имат водещо значение за температурното усещане, което е свързано с коровите сетивни механизми и с оценката на "комфорт" или "дискомфорт". Последното обаче зависи и от информацията постъпваща от вътрешните терморепцптори. Така напр., при понижена телесна температура всяко локално затопляне се усеща като приятно, а при висока -затоплянето на ръката води до неприятно усещане.

Поведенческите реакции при терморегулацията в много случаи подчиняват и някои от вегетативните и рефлексни реакции, като изпотяване или отделяне на слюнка при животните. Така например вроденото поведение на "почистване" при белите лабораторни плъхове, което се състои в облизване на козината директно чрез езика или чрез лапичките за недостъпните за облизване части, силно се интензифицира при прегряване. Ако обаче на плъха се предостави възможността чрез натискане на педал да предизвика студен душ, облизването се заменя с тази по-ефективна за терморегулацията манипулация. По същия начин при преохладяване и възможност чрез натискане



на педал да се включва нагревателна лампа, не се заема поза "на кълбо" за намаляване на телесната повърхност, а се използва манипулацията за загряване.

Болестни отклонения от нормалната телесна температура. Треската (фебрилно състояние, фебрилитет) е болестно повишаване на телесната температура, свързано с изместване на хипоталамичното зададено ниво на телесната температура. Причина за треска най-често са отделени от някои микроорганизми вещества, които нарушават нормалната хипоталамична регулация на телесната температура. Треската следва да се разграничи от състояние на хипертермия, което е повишаване на телесната температура над нормалното ниво при физическа работа, както и поради намалено топлоотдаване.

РЕГУЛАЦИЯ НА ПОВЕДЕНИЕТО ЗА ПРИЕМ НА ВОДА. ЖАЖДА

Приемът на вода задоволява основна нужда на организма и представлява част от поддържане на неговата хомеостазата.

ОБЕМ И СЪСТАВ НА ТЕЛЕСНИТЕ ТЕЧНОСТИ

Човешкият организъм има високо водно съдържание. По време на ранното ембрионално развитие водното съдържание (общата телесна течност) е над 90% от телесната маса, при новородените е 75%. С напредване на възрастта водното съдържание непрекъснато намалява и при израсналия организъм то е около 60%, а при напреднала възраст спада до 50%.

Общата телесна течност се разпределя в две главни пространства:

1. *Извънклетъчна течност*, в която се включва водата в кръвната плазма и междуклетъчната течност. Тя е приблизително 20% от телесната маса;
2. *Вътреклетъчна течност* — течността, която е затворена от клетъчните мембрани на всички клетки в тялото, независимо в кой орган и коя система се намират. Тя е повече от извънклетъчната и достига при израсналите индивиди до 40% от телесната маса. Клетките на различните тъкани имат различно водно съдържание. Нервните клетки са с най-висок процент водно съдържание - от порядъка на 85%, докато клетките в мастната тъкан имат само 30% вода.

Постоянството на водното съдържимо на организма е важно условие за протичане на нормални жизнени функции. Количеството на водата в тялото зависи от баланса между количеството приета и количеството отделена от организма вода.

Нормалният воден баланс в ml за 24 часа е следният:

Воден прием		Водна загуба	
Приети течности	1400 ml	Отделена урина	1500ml
Вода в храната	800ml	Изпарение от кожата	600ml
Оксидационна вода	300ml	Издишани водни пари	250ml
		Изпращания	150ml
Общо	2500 ml/24h	Общо	2500 ml/24h

Оксидационната вода се получава в хода на нормалните окислителни процеси при обмяната на веществата. При някои гризачи, живеещи в пустиня, където вода за пиене на практика няма, оксидационната вода е единствената в графата "воден прием", от където се осигурява минималният необходим обем за екскреторната функция на бъбреците. Бъбреците на тези животни имат способността да отделят крайните продукти на обмяната в минимален обем високо концентрирана урина. От така представената таблица за водния баланс могат да се отбележат следните факти:

1. Количеството приети течности и количеството отделена урина могат да варират в много широки граници, като едновременно с това взаимно се балансират. Човек може да изпие за два часа няколко бири и да не изпита никакви смущения, ако едновременно с това уринира няколко пъти;
2. Изпарението от кожата (« 600 ml/24h) е непрекъснато и незабележимо и по количество почти се изравнява с количеството течност, което се намира в храната (извън напитките). Ако обаче се намираме в среда с висока температура или извършваме физическа работа, започва терморегулаторно активно изпотяване, което може да бъде до 1 l/h. В такъв случай водният баланс може да се поддържа само при допълнително изпиване на съответното количество вода, или по-добре леко солени течности, плодови или зелечукови сокове, защото в потта се съдържат и соли, които също трябва допълнително да се набавят.

ОТКЛОНЕНИЯ В ПОСТОЯНСТВОТО НА ОБЕМА И СЪСТАВА НА ТЕЛЕСНИТЕ ТЕЧНОСТИ

Най-съществени промени в обема и състава на телесните течности са дехидратацията и хиперхидратацията (от гр. хидро - вода) и хиповолемия и хиперволемия (от лат. волумен - обем)

Дехидратация наричаме състояние на намалено водно съдържимо в организма. То може да се появи при невъзможност да се приемат течности, при изобилно и продължително изпотяване, при профузни диарични изпращания и обилни повръщания (най-често при инфекциозни стомашно-чревни заболявания). Дехидратацията се съпътства от повишаване концентрацията на соли в телесните течности (повишаване на *осмоларитета* като общ показател за концентрацията на всички разтворени в един разтвор вещества).

Хиперхидратация наричаме състояние на повишено водно съдържимо в организма. То може да се създаде при прием на големи количества течност, което понякога е психогенно обусловено. В експерименталната психология е познато явлението "свръхпиене" (поглъщане на големи количества вода без очевидна физиологична нужда), което се създава при следната опитна постановка. На опитни животни плъхове, оставени да гладуват, им се предоставя възможност през неравни интервали от време да получават много малки порции храна. В периодите на очакване между последователно подаваните порции храна се появява тенденция за пиене "без нужда", така че за три часа животните изпиват около 100 ml вода, при положение, че нормалният денонощен прием е от порядъка на 27 ml.

Хиповолемия е състояние на намален обем циркулираща кръв, което настъпва при кръвоизлив. То представлява сериозна опасност за организма, защото се съпътства с намаление на артериалното кръвно налягане (съответно на размера на кръвозагубата) и намалена перфузия с кръв на важните за живота органи сърце, бял дроб, мозък. При предизвикана от кръвозагуба хипо-волемия, за разлика от дехидратацията, няма промяна в концентрацията на соли в кръвта.

Хиперволемия е състояние на увеличен обем циркулираща кръв, което може да настъпи след неправомерно големи по обем интравенозни инфузии. При нормално функциониращи бъбреци бързо настъпва висока диуреза и следва нормализиране на водното съдържание. За разлика от хиперхидратацията, при

хиперволемията концентрацията на соли в кръвната плазма остава непроменена.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ЖАЖДАТА

Поддържане постоянството на обема и състава на телесните течности нормално се осъществява от вариации в екскреторната функция на бъбреците. Техните възможности да компенсират всякакви отклонения във водно-солевата хомеостаза са твърде големи, така че животът е възможен както в условията на пустинен климат и лишаване от вода, така и при свърхнатовар-ване при прием на много течности, или големи количества пикантни силно солени храни. Докато бъбречната функция е регулация на изхода на систе-

Невробиологични основи на поведение за запазване на телесната хомеостаза 259

мата, приемът на вода е регулация на входа на системата. *Желанието за прием на течности, носи наименованието жажда.*

Стимули за жаждата. Центърът на жаждата се намира в хипоталамуса. Стимулите за жаждата са хиперосмоларитет на телесните течности (повишена солева концентрация) и/или намален обем. Рецепторите, които сигнализират за промените в осмоларитета, се наричат *осморецептори* и са разположени предимно в хипоталамуса - в ядрата, които секретират антидиуретичния хормон (вж гл. 6). Това са неврони, които при повишен осмоларитет на кръвта, по законите на осмозата, се свиват. Това представлява непосредствения стимул за засилване секрецията на антидиуретичния хормон и за предизвикване на жажда. Антидиуретичният хормон намалява количеството отделена урина, а жаждата увеличава водното съдържание. И двете "разреждат" телесните течности и кръвта, намаляват осмоларитета и по този начин се възстановява водно-солевото равновесие.

Рецепторите, които сигнализират за промените в обема на телесните течности, се наричат *волумрецептори* (обемни рецептори) и се намират в големите венозни съдове, които връщат кръвта към сърцето и в дясното пред-сърдие на сърцето, където те се вливат. Нормалното дразнене за тези рецептори е разтегляне на стената на вените, или предсърдията на сърцето. Когато настъпи хиперволемия, настъпва тяхна активация, а при хиповолемия - настъпва дезактивация (намалява се броят на аферентните импулси в неврони-те, които са свързани с обемните рецептори). Аферентните сигнали от обемните рецептори достигат до хипоталамуса и повлияват, подобно на осморе-цепторите, секрецията на антидиуретичния хормон и жаждата. При хиповолемия настъпва силна жажда и увеличена секреция на антидиуретичен хормон (намалена диуреза), а при хиперволемия - приемът на течности се потиска, а диурезата се увеличава.

В хипоталамуса се извършва интегрирана обработка на информацията от осморецепторите и обемните рецептори. Невронна мрежа, която се счита, че има централно значение за тази интеграция се намира в страничния хипота-ламус и носи наименованието *център на жаждата*. Електрическа стимулация или приложение на солев разтвор в тази област предизвикват пиене на вода. Влияние върху центъра на жаждата има и ангиотензин II - невропеп-тид, който се образува както в периферната кръв в състояние на хиповолемия (вж. невропептиди в гл. 3), така и в неврони на хипоталамуса. Ангиотензин II има силно дипсогенно (усилващо жаждата) действие.

Друг мощен стимул за жажда е сухост в устата. След коремни операции, когато приемът на вода се ограничава, жаждата се притъпява, ако устната кухина се овлажнява с напоено с вода памуче.

260 Биологична психология

От всичко изложено до тук става ясно, че жаждата, чието задоволяване е поведенческа проява, поддържа постоянството на водното съдържание в организма. Какви са обаче механизмите за прекратяване на пиенето, т.е. в задоволяване на жаждата? Когато човек е жаден изпива една или две чаши вода и с това задоволява жаждата си, преди в действителност да е възстановено водното съдържание в организма. То се възстановява не по-рано от 30 до 40 минути - време, за което изпитата вода се резорбира в стомашно-чревния тракт. Приема се, че дразненето на рецепторите в устната кухина имат решаващо значение, като интеграцията на сетивните стимули се осъществява на нивото на амигдалата, едновременно с удоволственото изживяване за задоволяване на жаждата. Дразненето на рецепторите в стомаха от разтягането му са стимули с второстепенно значение, защото и при наличие на фистула на хранопровода, през която изпитата вода изтича, приемат на вода се прекратява. Във всеки случай прекратяването на пиенето е регулация с изпреварващо значение - преди възстановяване на нарушеното равновесие в обема и състава на телесните течности, за което несъмнено значение има и натрупаният личен опит и съответно изградено приспособително поведение.

РЕГУЛАЦИЯ НА ПРИЕМА НА ХРАНА. ГЛАД И СИТОСТ

Приетата храна задоволява следните основни нужди на организма - *доставя необходимото количество енергия, задоволява пластичните нужди и доставя регулаторни вещества*. Основните хранителни вещества са белтъци, въглехидрати и мазнини. Освен това храната съдържа вода, соли и витамини. Следователно приемът на храна поддържа енергийната и структурна хомеостаза на организма.

ФИЗИОЛОГИЧНА РОЛЯ НА ХРАНАТА

Енергийна стойност на храните. Енергията, която трите вида хранителни вещества освобождават при своето окисление, е следната: 1 g въглехидрати освобождават 17,2 kJ, 1 g белтъчини - 17,2 kJ, 1 g мазнини - 39 kJ. При добре балансиран хранителен режим главният източник на енергия са въглехидратите. Те доставят

повече от половината необходима енергия. Количеството белтъци следва да доставят 10 до 15% и мазнините не повече от 30%. Приемането на по-големи количества мазнини увеличава риска от атеросклероза и сърдечно-съдови заболявания.

Здравият човешки организъм се намира нормално в енергиен баланс. Храната по енергийна стойност трябва да съответства на енергоразхода на организма и да не се допуска системно приемане на количество по-голямо от енергийните нужди. При бременност, кърмене, по време на възстановяване след боледуване енергийната стойност на храната трябва да надвишава с около 25% обикновената дажба. Новородените и малките деца имат много по-големи нужди от храна, защото освен усиления растеж, енергоразходът при тях е по-голям. Тримесечно бебе има денонощен енергоразход, което отнесено към неговата телесна маса, съответства на енергоразхода на израснал организъм при усилен спортни занимания или физически труд.

Енергоразход в организма. Енергоразходът в организма има една минимална стойност при състояние на пълен покой на организма и умерена околна температура (22°C). Този минимален енергоразход осигурява работата на вътрешните органи (дишането, отделителната функция на бъбреците, съкращенията на сърцето и др.), работата на нервната система и поддържането на телесната температура. *Нормалните стойности на минималния енергоразход са следните:* при мъжете те са средно в границите 6600-7000 kJ/24h, а при жените - 6000-6400 kJ/24h. Реалният енергоразход, който човек има, зависи в най-висока степен от физическата активност на индивида. Той надвишава стойностите на минималния енергоразход приблизително със следните корекционни коефициенти:

- При заседнал начин на живот -1,3
- При средна активност с умерено физическо натоварване -1,5
- При висока активност с физически натоварвания - 1,7

Колкото активността на организма е по-голяма и колкото повече скелетни мускули се съкращават, толкова енергоразходът за денонощие нараства. Спортните занимания са свързани с голямо изразходване на енергия. При всички състояния на стрес енергоразходът се увеличава. Увеличената секреция на адреналин и тироксин в тези случаи имат подчертан термогенен ефект. Действието на адреналина се свързва с неговия гликогенолитичен и липолитичен ефект, а тироксинът увеличава кислородната консумация и производството на топлина във всички тъкани с изключение на нервната.

Пластична стойност на храната. Съществуват физиологични норми за хранене, които предвиждат храната да съдържа всички необходими за изграждането на структурите на организма вещества. Изграждане на структури се осъществява не само през периода на растеж на организма, но и през целия жизнен цикъл, защото нормално всички структурни съставки на организма са подложени на непрекъснато подменяне и обновяване.

Белтъци. Чрез белтъците на храната в организма постъпват аминокиселини. Те са основни структурни елементи за синтез на собствените за всеки организъм структурни и функционални белтъци. Според генетичната си програма всяка клетка синтезира специфичните за нея белтъци, като например клетките в костната тъкан синтезират основното вещество, в което се отлагат калциевите соли, в мускулите - съкратителните белтъци, в кръвот-ворните органи - хемоглобина и др. Ензимите са функционални белтъци, които регулират обмяната на веществата във всички клетки. Медиаторите неuropeптиди са също белтъци, които непрекъснато се синтезират в различни неврони.

Белтъци се съдържат в месото, млякото и млечните продукти, яйцата, различни ядки, соята, фасула, лещата и др. От изброените хранителни продукти, тези които са от животински произход, съдържат т.нар. незаменими аминокиселини, които не могат да се синтезират в организма. Поради тази причина пълноценното хранене изисква част от белтъците в храната да са именно от животински произход. В противен случай синтеза на белтъците не протича правилно. Непълноценното белтъчно хранене в кърмаческата и ранна детска възраст води до изоставане в развитието.

Въглехидрати. Основните въглехидрати в храната са скорбялата (хляба, тестените произведения), захарозата (рафинираната захар, която се произвежда от захарна тръстика и цвекло) и се добавя към кафе, чай, различни напитки и сладкиши, плодовата захар в плодовете и млечната захар в млякото. Месната храна съдържа малко количество въглехидрати. Приетите с храната въглехидрати се използват непосредствено като източник на енергия, а излишъкът се напрупва в резервен вид (гликоген) в черния дроб и мускулите, или се превръща в подкожна мастна тъкан. Добре известно е, че богатата на въглехидрати храна води до напълняване, още повече, че сладкият вкус доставя удоволствие и предразполага към приемане на по-големи количества храна.

Мазнини. Мазнините в храната са източник на градивни вещества за клетъчните мембрани, надбъбречните и половите хормони, някои тъканни хормони. Мастната тъкан в организма (в подкожието, около бъбреците) е място за натрупване на излишъка от мазнини. Мазнините са необходима съставка на храната и поради факта, че голяма част от витамините са маст-норазтворими. Така ние ги приемаме с храна, в които има мазнини. Мазнини се съдържат в храна от животински и растителен произход. Източник на мазнини обикновено са месото и месните произведения, риба, мляко и млечни продукти - предимно масло и сметана. Мазнини се приемат и с растителните мазнини олио и маргарин. Здравословният начин на хранене изисква

част от приетите мазнини да бъдат от растителен произход.

Регулаторни вещества, съдържащи се в храната. Това са *витамините и микроелементите*, които са жизнено необходими както при растежа и развитието, така и през всички останали периоди на живота. Макар и в минимални количества те трябва да постъпват с храната, защото човешкият организъм не може да ги синтезира.

Витамини. Наименованието им произлиза от съчетание, което означава "необходими за живота амини" (Vitamine). Това наименование идва от първоначалната представа, че те са по химическа структура амини. Понастоящем е известно, че те са твърде разнородна група, но наименованието е останало. Витамините са необходими регулатори за обмяната на веществата -както за освобождаването на енергия, така и за нормалните процеси за изграждане на структурите на организма.

Авитаминоза се наричат болестните прояви при продължителна и пълна липса на някой витамин, а *хиповитаминоза* - неговата недостатъчност. При нашите условия на живот и хранене авитаминози практически не се срещат. Различните храни са естествен източник, с който се доставят минималните необходими количества, така че да няма болестни прояви. Прояви на хипо-витаминози могат да се наблюдават при много еднообразно хранене, при продължително спазване на някаква диета, при гладуване, или при стомаш-но-чревни заболявания, при които резорбцията на витамини е смутена. Хи-повитаминози могат да се наблюдават в случаи, когато необходимостта от витамини нараства, като, например, при усилена физическа работа, при стрес, при бременност и лактация, по време на инфекциозни заболявания, при възстановяване от травми и оперативни интервенции и др.

Прояви на хиповитаминози за някои витамини са следните:

Витамин С - намаляване на съпротивителните сили срещу инфекции;

Витамини от групата В - увреждане на периферни нерви;

Витамин А - изоставане в растежа, смущения в зрението;

Витамин D - рахит при децата;

Витамин К - нарушения в кръвосъсирването;

Микроелементи. Това са соли, които се съдържат в организма в много малко количество, но са абсолютно необходими за някои процеси. Така например желязото е необходимо за синтеза на хемоглобин, а йодът е необходим за синтеза на хормона на щитовидната жлеза тироксин. При недоимък на йод, който се получава главно от питейната вода, се появява изоставане в растежа и развитието.

РЕГУЛАЦИЯ НА ПОСТОЯНСТВОТО НА ТЕЛЕСНАТА МАСА

Телесната маса на всеки вид животински организъм се е утвърдил в процеса на еволюционното развитие в размер, който му осигурява най-висока приспособимост и най-голяма вероятност за преживяване. *Границите на нормалната телесна маса при всеки вид са генетично определени.* При човека обаче индивидуалните колебания извън тези граници за средна телесна

маса са сравнително големи и се срещат често. Това важи особено за хора със свръхтегло в икономически напредналите страни.

Телесната маса се поддържа постоянна, когато енергийният внос с храната е изравнен с енергийния разход. Когато количеството на храната по своята енергийна стойност надхвърля енергоразхода, се натрупва подкожна мастна тъкан и телесната маса се увеличава. Обратно, ако има недостиг на енергиен внос, телесната маса намалява, човек слабее.

Въпросът за контрола на телесната маса е с важно профилактично и здравно значение. В редица статистически изследвания е установено, че средната продължителност на живота се намалява при наднормено тегло поради по-голямата склонност на пълните хора да страдат от атеросклероза, болести на сърцето, диабет и др. Поддържането на нормено телесно тегло обаче е не само здравен и биологичен проблем, но също така и психологичен и психосоциален проблем.

Нормената телесна маса зависи от възрастта, пола и височината на индивида. Една приблизителна представа за нормена телесна маса дават следните стойности: жена на 20-годишна възраст, висока 168 cm, трябва да тежи 61 kg; мъж на същата възраст, висок 178 cm - 66 kg. На всеки 10 години телесната маса се увеличава с 3 - 4 kg и на 50-годишно възраст е приблизително ръста в cm минус 100. *Приема се че отклонения от нормената телесна маса с + 20% са в границите на нормата.* За пълнота от болестен тип (затлъстяване) говорим, когато телесната маса е с повече от 20% над нормалната, а за измършавяване, или слабост, когато е с 20% под нея.

От световната здравна организация е прието телесната маса да се оценява чрез *телесна маса индекс (ТМИ)* по следната формула:

ТМИ = телесна маса (kg) / ръст (m^2).

Така например при мъж 85 kg и височина 175 cm, ТМИ = $85 / 1,75^2 = 27,7$

Приети са следните граници за стойността на ТМИ:

ТМИ < 15 е състояние на болестно намалена телесна маса, или кахексия;

ТМИ 15 -18,9 - поднормено тегло;

ТМИ 19 - 24,9 - норма;

ТМИ 25 - 29,9 - наднормено тегло;

ТМИ 30 - 39,9 - затлъстяване;

ТМИ стойности > 40 - болестно затлъстяване.

Причините за затлъстяване са следните:

- *Генетични фактори* - наследствено предразположение;
- *Поведенчески причини* - най-често комбинацията от прехранване и застоял начин на живот. Съществуват обаче и абнормни стереотипи на хранене - хранене като начин за справяне със стрес, нощно ядене. Тук следва да се причислят и лицата със затлъстяване в детството;
- *Ендокринни разстройства* - хиперпродукция на глюкокортикоиди, хиперпродукция на инсулин, хипотироидизъм, хипофункция на полови хормони;
- *Хипоталамична дисфункция* - дължи се на наличие на тумори, възпалителни процеси, травми; Към хипоталамичните разстройства се причислява и установената в последните години резистентност по отношение на лептина - хормон, който се секретира в мастната тъкан и потиска глада (вж. по-долу);
- *Лекарствено предизвикано* - от противотуберкулозни средства, при системно приложение на антидепресанти, при лечение с кортизон, ан-типсикотични лекарства (фенотиазини) и др.

Затлъстяването създава определени психологически проблеми на недоволство от себе си и от собствения външен вид. В някои случаи наднормената телесна маса е начин да се прикриват личностови или сексуални проблеми. Лекарствените средства за потискане на апетита не би трябвало да имат място в лечението на затлъстяването, защото предизвикват зависимост и ефектът им върху телесното тегло е краткотраен.

Болестно намаление на телесната маса, при което подкожната мастна тъкан практически липсва, се нарича *кахексия*. Причините за екстремно отслабване са:

- *Соматични заболявания* - тежки стомашно-чревни или ракови заболявания, хронични интоксикации, или възпалителни заболявания;
- *Ендокринни разстройства* - хипопродукция на глюкокортикоиди, хипотироидизъм;
- *Хипоталамична дисфункция* - дължи се на намалена секреция на освобождаващите фактори, които нормално стимулират секрецията на хипофизните хормони;
- *Анорексия нервоза* (от гр. анорексия - липса на апетит);

Анорексия нервоза е болестно състояние, което засяга предимно млади момичета и се изразява в отказ от храна и самопредизвикано отслабване. Мотивът е силното желание за намаляване на телесната маса. За целта се използват лаксативи (лекарства предизвикващи диарии) и диуретици (лекарства предизвикващи висока диуреза), след хранене се предизвиква активно повръщане. Като последица от силното отслабване до степен на измършавяване настъпва аменорея (липса на менструация). Известно е, че има един биологично допустим минимум за количество мастна тъкан, след което менструацията спира. При силното ѝ редуциране се разстройва овулационния цикъл. За развитието на анорексия нервоза са установени някои предразполагащи личностиви качества като висока степен на зависимост, емоционална незрялост. Тя може да се яви като реакция на нежелана семейна ситуация

(развод на родителите), при което чрез създадените здравни проблеми, съпътстващи анорексията, се поема контрола в семейството.

НЕВРОФИЗИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ГЛАДА И СИТОСТТА

Преяждането и недохранването са двата полюса, в които може да се движи храненето на човека. При приема на храна се съчетават два фактора. Единият е силата на мотивацията за задоволяване на жизнени нужди от храна, което се предизвиква от усещане за глад, а вторият е удоволствието изживяване от вкусовите усещания - апетита.

Хипоталамична регулация. Процесът на хранене има две фази - гладът определя началото, ситостта (засищането) определя края. Съответно на тези две фази са били търсени и съответни нервни центрове. Основните факти за тази централно-нервна регулация на приема на храна датират от 1940 год., когато за първи път е описано явлението *хипоталамична хиперфагия* (свързана от гр. фагос - изядам) при лезии в предно-срединни ядра на хипо-таламуса. Тази зона е била характеризирана като център на ситостта или насищането, защото при нейното разрушаване животните не могат да спрат да ядат. По-късно е било установено, че хипоталамичната регулация на приема на храна включва две зони - едната е странично разположена, и се нарича център на храненето, на глада, а другата е срединната - център на ситостта. Ролята на тези две зони е доказана както при стимулация, така и при разрушаване на структурите, включени в тях. Електричната стимулация на първата предизвиква поведение на хранене, а лезията ѝ - остра анорексия. Стимулацията на предно-срединната зона предизвиква спиране на храненето, а лезията хиперфагия (*фиг. 12. 4*).

Запазването на нормената телесна маса чрез прием на храна, съответстваща на енергийните нужди, се определя от баланса в активностите на центъра на храненето и центъра на ситостта. При това центърът на храненето показва тонична активност и по всичко личи, че балансът между двата центъра се регулира от центъра на ситостта и по-специално от потискащите влияния, които той оказва на центъра на храненето. Така например, в резултат на лезия и на двете зони настъпва анорексия и загуба на телесна маса, т.е. остава

ефектът от увредата на центъра на храненето.

Тези класически изследвания днес не се отричат като факти, но тяхната интерпретация е вече значително обогатена както от гледна точка на изясняване на невронните връзки на хипоталамичните центрове с други структури, така и от гледна точка на медиаторните системи, които участват в тази регулация. *Хипоталамичният контрол на храненето понастоящем се разглежда като част от една по-обща вегетативна и хуморална регулация.* Хипоталамусът не се счита вече само като генератор на сигнали за започване или спиране на храненето, а място на взаимодействие на множество сигнали -интегративен център. Той интегрира различни сигнали от вътрешната среда и хипоталамичната регулация на хранителната хомеостаза и е само част от много по-обширната регулация на цялостната хомеостаза в организма. Още повече, че за осъществяване на хранителното поведение е необходимо включването на мотивационни системи и двигателни области от кората на крайния мозък.

Хуморална регулация. За хипоталамичния контрол на поведението на прием на храна имат значение глюкорецептори разположени в него, различни медиаторни системи - моноамини и неuropeптиди и наличие на рецептори, чувствителни към периферни хормони.

В хипоталамуса има неврони чувствителни към концентрацията на глю-коза в кръвта — *глюкорецептори*. Намалването на кръвната концентрация на глюкоза няколко часа след последния прием на храна е стимул за глюкорецепторите и за усещането на глад.

Адренергична медиаторна система. Голяма част от нервните влакна, които започват от център на насищането и образуват синапен в центъра на храненето, са адренергични. Класически изследвания в това отношение са показали, че приложението на норадреналин в тази област предизвиква спиране на яденето, дори на твърде вкусна и предпочитана храна, като например подсладено мляко при плъховете. *Норадреналинът е един от медиаторите, които провеждат инхибиращия ефект на центъра на насищането към центъра на храненето.* Допълнително доказателство за физиологичното значение на тази адренергична регулация е фактът, че амфетаминът (лекарствено средство което засилва адренергичната медиация, вж. гл. 4) се използва като средство за отслабване.

Неuropeптиди. Неuropeптидната регулация на храненето се осъществява както от хипоталамични, така и от периферни неuropeптиди. *Опиоидите стимулират храненето.* Доказателство за ролята на опиоидите за храненето, освен някои експериментални доказателства, е удоволствието изживяване, на което е подчинено цялостното поведение на хранене. Приложение на антагонисти на опиоидите (налуксон) потискат апетита.

При напрежение са описани както анорексия, така и хиперфагия. За причина на анорексията се счита както повишената адренергична активност в ЦНС, така и увеличената секреция на адреналин от сърцевината на надбъб-речната жлеза, докато хиперфагията се обяснява с преобладаване ефекта на опиоидите.

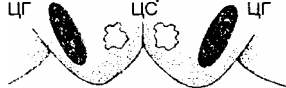
Напречен срез на хипоталамус Ц!~ ВЪ. ^ ЦС ^ Л ЦГ



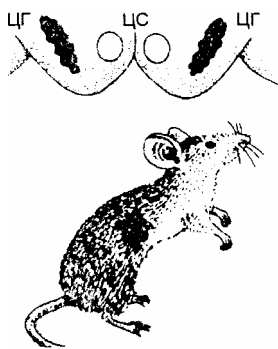
Неувредени ядра



Лезия на ЦС



Хиперфагия
Лезия на ЦГ



Афагия

Фиг. 12. 4. Промени в поведението на прием на храна при опитни животни плъхове при разрушване (лезия) на хипо-таламични ядра, които са центрове за ситост (ЦС) и центрове за глад (ЦГ).

При лезия на ЦС настъпва хиперфагия, а при лезия на ЦГ опитното животно престава да приема храна (настъпва афагия).

В хипоталамични неврони се секретира **невропептида Y**, който стимулира храненето. При инфузиране на невропептида Y в хи-поталамуса на заситени с храна плъхове те отново започват да се хранят. При гладуване неговото ниво се повишава. При животни, които изпадат в зимен сън и нормално имат сезонни промени в телесното си тегло дори в лабораторни условия, нивото на невропептид Y е повишен в периода на хиперфагия преди зимния сън, когато натрупват подкожна мастна тъкан.

Невропептиди от неврони в стената на стомашно-чревния тракт (ентералната нервна система) също имат отношение към поведението на хранене, като оказват въздействие върху хипоталамичния център на ситостта. Те се отделят под влияние на приетата храна и представляват част от регулацията на ситостта по един изпреварващ механизъм - да създават усещане за ситост преди храната да е резорбирана.

През последните години беше установено, че в клетките на мастната тъкан се синтезира веществото **лептин**. Приема се, че това е тъканен хормон с пряко регулаторно значение за регулацията на телесната маса. Вече има достатъчно основания да се счита, че в хипоталамуса съществуват лептинови рецептори, които са свързани с регулацията на хранителния прием. Свързването на тези рецептори с **лептина създава усещане за ситост и прекратява храненето**.

В изследвания на доброволци е установено, че след 24-часово гладуване плазменото ниво на лептина се намалява до 30% от контролната стойност, а при обилно свръхприемане на храна, нивото му се увеличава съответно с 50%. При това при слаби индивиди намаляването на лептина при гладуване е в по-висока степен, отколкото при пълните индивиди. По този начин нивото на лептин се очертава като показател за енергийния баланс. Той регулира телесната маса чрез въздействия върху поведението за прием на храна, а не подобно на други хормони (тироксин, адреналин) чрез промени в енергоразхода и продукцията на топлина.

Откритието на двата хуморални регулатора на поведението за прием на храна - невропептида Y и лептина, представиха синдрома на затлъстяването при хората в нова светлина, като допълнително дадоха основание хипотала-мусът да се счита за център на тази регулация. Лептинът, произведен в мастната тъкан, е силен аноректичен фактор на хипоталамично ниво. Поради това обаче, че ограничава продукцията на невропептида Y, може да се каже, че той представлява антагонист за хиперфагичния ефект на невропептида Y.

Аферентни механизми. Въпросът за аферентните механизми, които регулират приема на храна, е претърпял дълга еволюция, но и досега не може да се счита за разрешен. Ясно е, че промените във вътрешната среда на организма, които участват в създаване на усещането за глад, са многобройни. Това са сигнали от рецепторите в храносмилателния тракт, състава на кръвта, неврони в хипоталамуса. Изглежда обаче, че съществуват и други не добре характеризирани засега аферентни системи, за които ние съдим по закономерно настъпващия регулаторен отговор. Така например, гладът се задоволява с приемане на независимо каква храна, докато апетитът показва стремеж към приемане на определен вид вещества или храни с определени вкусови качества. Освен това трябва да се прави разлика между краткотрайната регулация на приема на храна, която чрез усещането за глад определя главно интервалите между храненията, и дълготрайната регулация, от която зависи поддържането на постоянна телесна маса. Резултат от дълготрайната регулация представляват, например, намаленият прием на храна след периоди на прехранване, както и хиперфагията след гладуване.

Обемът на мастните депа в организма определено влияе върху приема на храна. Всеки, който е практикувал диети за отслабване, знае колко краткотрайни са резултатите. В известен смисъл резултатите са краткотрайни и след липосукция (оперативно отстраняване на подкожна мастна тъкан), защото не след дълго първоначалното количество мастна тъкан се възстановява. Известно е, че индивиди със свръхтегло, носят този белег от ранна детска възраст. Създадо се е впечатлението, че клетките на мастната тъкан сякаш "са свикнали да бъдат прехранвани".

Психологически аспекти. В регулацията на приема на храна като пове-денческа проява значение имат емоционални нагласи и придобити оценъчни системи. Обикновено за всеки човек има изградена система от

условни връзки за място, време и обстановка, свързани с храненето. Много наблюдения показват, че насищането е заучен отговор, изграден на цяла система от изисквания за желана телесна маса, норми за добро поведение, икономически съображения и др. Храненето е придобило форма за осъществяване на социални контакти. Храненето има престижно значение за личността - статистиките показват, че в страните с нисък жизнен стандарт пълните хора са предимно от по-горните социални слоеве, докато в богатите страни от по-долните.

Задоволяването на организма с храна е свързано с един от най-мощните и биологично стари нагони. Независимо от това неговото осъществяване носи до голяма степен белезите на волеви акт. Доказателство за това са гладните стачки като крайна форма на протест, при които биологическите потребности се подчиняват на по-висши морални мотиви.

ГЛАВА 13. РЕГУЛАЦИЯ НА ПОЛОВОТО ПОВЕДЕНИЕ

Половото поведение се определя на първо място от *половата диференциация*. То се разделя на 4 фази - *привличане, ухажване, копулация, посткопулаторно, включително родителско*. Репродуктивното поведение в тесния смисъл на думата е само част от половото поведение, което осигурява процеса на оплождане. Половата диференциация дава отражение още в ранна детска възраст, когато се установява първата полово-ролева социализация. По времето на пубертета под влияние на усилената секреция на полови хормони настъпват резки промени в структурно и функционално отношение в целия организъм. Половите органи нарастват и се развиват до степен да могат да осъществят репродукция. Във функционално отношение се отключват вродените рефлексии, свързани с репродукцията (ерекцията и еякулацията при мъжа и съответните на това промени при жената). Това е времето, когато се усвояват половите роли на всеки индивид и се изграждат емоционално-еротични взаимоотношения, които оформят първите фази на половото поведение. Силно се повишава възбудимостта на рефлексите, свързани с репродукцията и става възможно осъществяването на копулацията (коитус, полов акт).

ПОЛОВА ДИФЕРЕНЦИАЦИЯ

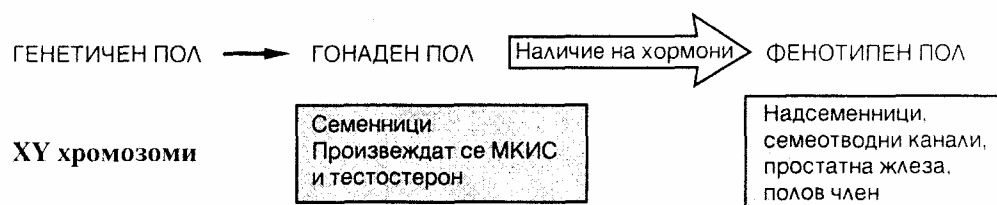
Половата диференциация е генетично определена. При човека тя се определя от наличието на XX при женските индивиди и XY хромозоми при мъжките. От яйцеклетката се получава задължително една X хромозома, а от сперматозоида или X, или Y. От това зависи генетичната полова определеност. Първият признак за това е развитието още през първия ембрионален месец на съответните гонади - яйчници при женските организми и семенници (тестиси) при мъжките. Функциите на гонадите са да продуцират полови клетки - яйцеклетки и сперматозоиди и да секретират половите хормони. Те се оформят през 8-та седмица от развитието на плода. В яйчниците се образуват 400 000 първични яйцеклетки. За периода на репродуктивната възраст на жената, която продължава средно 35 години, узряват 300 до 400 от тези яйцеклетки. Също през 8-та седмица от ембрионалното развитие семенниците започват да секретират мъжки полови хормони. Сперматогенезата започва през пубертета под действието на фоликулостимулиращия хормон от хипофизата. Тя е непрекъснат процес и в семенните каналчета се намират сперматозоиди с различна зрялост. Узряването на сперматозоидите продължава 72 дни. Зрелият сперматозоид се състои от главичка, в която са разположени хромозомите, и опашка, която осигурява свободната му подвижност. **Половите хормони определят половата диференциация на тялото.** Най-важният белег в това развитие е оформянето на външните полови органи и на структурите свързващи гонадите с повърхността на тялото и външните полови органи. Пътят, по който половите клетки (яйцеклетките и сперматозоидите) напускат тялото води началото си от два еднакви ембрионално съществуващи проводя (Волфов канал и Мюлеров канал). От Волфовия канал се развива половата система при мъжа, от Мюлеровия канал - при жената. При организъм с мъжки генетичен пол процесите на половата диференциация протичат по следния начин:

- Специфична зона от Y хромозомата определя развитието на мъжкия гонаден пол с наличие на семенници;
- В семенниците на ембриона се секретират мъжкия полов хормон *тестостерон* и *Мюлеров канал-инхибираща субстанция (МКИС)*. Те определят мъжкия фенотип. МКИС предизвиква резорбция на тъканта, от която се развиват матката и влагалището;
- Под влияние на тестостерона се оформят мъжките полови органи - надсеменници, семеотводни канали, простатна жлеза, полов член (пенис), тестикуларната торбичка (скротум).
- При организъм с женски генетичен пол последователността на тези процеси е следната:
- При липса на специфичната зона от Y хромозома се развиват яйчници като характеристика на женския гонаден пол;
- В яйчниците не се секретират тестостерон и Мюлеров канал-инхибираща субстанция (МКИС). Тяхната липса определя развитието на женския фенотип;
- При липсата на тестостерон и МКИС се оформят женските полови органи - матка с маточни тръби, влагалище, големи и малки срамни устни и клитор.

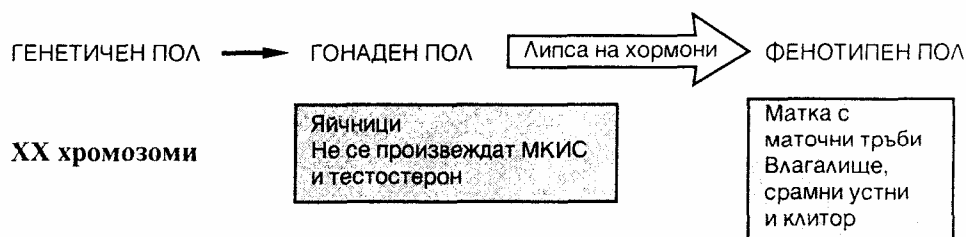
Схема на процесите на полова диференциация са показани на *фиг. 13. 1*. Половите органи носят още наименованието първични полови белези, за разлика от вторичните полови белези, които се развиват по време на пубертета (вж. Полови хормони).

Съществуват някои смущения в половата диференциация, а именно: 1. *Ембрионално андрогенизиране на женски индивиди*. Понякога женски индивиди по време на ембрионалното си развитие са изложени на въздействието на андрогени (общото наименование на мъжките полови хормони, секретирани в семенниците и кората на надбъбречната жлеза, вж. там). Причина за това може да бъде вродена надбъбречна хи-перплазия (разрастване на тъканта) у самия женски плод, или хиперп-родукция на андрогени у майката. В такъв случай се ражда дете, което има външни полови органи с голям клитор наподобяващ пенис, при наличие на яйчници и напълно развити структури които произхождат от Мюлеровия канал. Това състояние носи наименованието *псевдо-хермафродитизъм* и може по време на пубертета да бъде хирургически коригирано. Тази маскулинизация се отразява на половото поведение. Честотата на хомосексуално ориентирани жени сред тези които са били андрогенизирани по време на ембрионалното си развитие е значително по-голяма.

(а) МЪЖКИ



(а) ЖЕНСКИ



Фиг. 13. 1. Схема за ембрионално протичащата полова диференциация при мъжете и жените.

Половата хромозома определя пола на гонадите, а половите хормони - половата диференциация (фенотипния пол). МКИС - Мюлеров канал-инхибираща субстанция.

Ембрионално андрогенизиране при експериментални опитни животни (морски свинчета, плъхове) от женски пол, също е показало отклонения от нормалното полово поведение у израсли организми. Те не показват поведение на готовност за копулация, изразяващо се в лордоза.

Липса на рецептори за тестостерон у мъжки индивиди. Това е генетично заболяване, при което липсва ген за синтезата на белтъка, който представлява клетъчния рецептор за тестостерон. Настъпва *андрогенна нечувствителност*, при която при нормална продукция на тестостерон от семенниците на индивид с XY хромозома се развива индивид с напълно женски вид. При липсата на рецептори за тестостерон не се развиват напълно структури-та на Волфовия канал и се ражда дете с напълно женски тип външни полови органи, при наличие на семенници. По време на пубертета дори нарастват и млечните жлези, но менструален цикъл не настъпва.

Половата селекция засилва половата диференциация. Основава се на това, че женските индивиди са с твърде селективно поведение, докато мъжките са безразборно агресивни. С това се осигурява раждане на индивиди с по-големи възможности за намиране на храна, прогонване на врага-хищник, запазване на територия. Добре известно е голямото разнообразие на привличащи признаци при мъжките индивиди на животните (гребена и опашката на петела, опашката на пауна, рогата на елена, гривата на лъва и др.). Селекци-онират се индивиди с биологични предимства. Установено е, че лъвици изоставят малки, особено тези от мъжки пол, ако копулацията е била с лъв без грива.

ПОЛОВ ДИМОРФИЗЪМ И ПОЛОВА ДИФЕРЕНЦИАЦИЯ НА МОЗЪКА

Половият диморфизъм на мозъка е израз на организиращия ефект на половите хормони по време на ембрионалното развитие. Описани са редица морфологични разлики в мозъците на мъжките и женски индивиди, както при животни, така и при хора. Те се изразяват в различния брой, размер, форма и големина на невроните в някои мозъчни ядра, както и в броя на синапсите, които те образуват. Така например при някои пойни птици мозъчните ядра свързани с инервацията на специализирания мускулен орган, в който се създават звуците на пойните песни, са с по-големи размери при мъжките индивиди.

Половият диморфизъм на мозъците е доказан и по отношение на полово диморфното ядро в преоптичната зона на хипоталамуса при плъхове и гръб-начномозъчното ядро на булбокавернозния мускул (намира се в основата на пениса) у бозайниците. Гонадните полови хормони променят клетките, ден-дритното им нарастване и образуването на синапс.

При човека има множество области на мозъка, които са полово диморф-ни, без да е известно дали това се дължи на ембрионалното влияние на хормони, или на рано настъпващите различия в социалното общуване. Установено е например, че в преоптичната зона на хипоталамуса има ядро, което при мъжете е с по-големи размери, отколкото при жените. При хомосексуалните мъже то има размери подобни на тези при жените. Това е поставяло въпроса, дали хомосексуалността не е биологично предопределена. Като се има предвид обаче, че развитието на мозъка следва сетивното и функционалното стимулиране, по-малките размери на това ядро у хомосексуалните индивиди може да е резултат на променената нагласа и личен сексуален опит. Почти всички, както хетеросексуални, така и хомосексуални мъже съобщават, че най-ранните им романтични привързаности са показали тяхната по-нататъшна сексуална ориентация.

По отношение на коровата структурна и функционална организация, също има данни за наличие на полов диморфизъм. При мъжете има тенденция за по-големи размери на лявата хемисфера, докато при жените са по-големи мазолестото тяло и предната комисура. Функционалната латерализация на коровите функции е по-слабо изразена при жените, докато при мъжете говорната функция и зрительно-пространствената преработка на информация са силно латерализирани в лявата хемисфера.

Под действието на половите хормони настъпва полово диференциация на мозъка. Посочените по-горе примери за андрогенизиране по време на ембрионалното развитие показват *организиращия ефект на половите хормони* по отношение на мозъчните структури, свързани с половото поведение. То се проявява през т. нар. критични периоди, които за влиянието на половите хормони са през ембрионалното развитие и веднага след раждането. За разлика от това, инжектирането на полови хормони у полово зрели индивиди има *активиращ ефект*.

Активиращият ефект на половите хормони се изразява в това, че половата активност временно се повишава. При инжектиране на естрогени на женски животни лордозната готовност е засилена, както и при инжектиране на тестостерон поведението на качване с готовност за копулация е с повишена честота.

ПОЛОВ ДИМОРФИЗЪМ НА МОЗЪКА И КОГНИТИВНИ ПРОЦЕСИ

Половият диморфизъм на мозъка има отражение върху когнитив-ните процеси. Поведенчески, неврологични и ендокринологични изследвания са показали редица белези на полово различие в мозъка на мъжа и жената, които дават определено отражение върху характеристиката на когнитив-ните процеси при двата пола. Различията се отнасят не толкова до нивото на интелигентност, колкото до отделни способности за преработка и използване на информация или за осъществяване на движения. Тези различия са установени със задаване на специализирани тестове и, както всички резултати добити по този начин, носят всички ограничения на твърдения със статистически характер. Така например, при жени е установено по-скорошно протичащи перцептивни процеси (по-добри резултати при тестове с намиране на малки различия), по-добри лингвистични възможности (по-добри резултати при тестове за бързо намиране, или използване на думи с определен белег, например начална буква) и улесненост в словесния израз. Жените имат подобри резултати при извършване на аритметични действия и фина манипу-лативност с ръце. Мъжете показват по-добри резултати при тестове с пространствено ориентиране, или въображение, при целенасочени движения (улучване на цел при хвърляне), при математически разсъждения. Те имат високи постижения в електронни игри, като например имитиращи шофиране при трудни условия. Интерес представлява фактът, че хомосексуално ориентирани мъже показват при тези тестове резултати, по-близки до тези на жените.

РЕПРОДУКТИВНО ПОВЕДЕНИЕ

Репродуктивният процес има четири основни форми: *многомъжество, многоженство, моногамност* (единствен партньор) и *промискуитет* (приемане на множество различни партньори). Моногамността е най-разпространена при птиците - еволюционно се обуславя от факта, че поради високата обмяна на веществата новоизлюпените се нуждаят от много храна, която не може да бъде осигурена само от един родител и отглеждането им е семейно. При бозайниците най-разпространен е промискуитетът а при хората в зависимост от възприетите обществени норми и култура се срещат всички видове на репродуктивно поведение (проучвания върху различни популации показват средно 1% многомъжество и многоженство, 55% моногами и 44% промискуитет).

Може също така да се каже, че мъжките и женските индивиди при различните бозайници имат различно поведение - повечето от мъжките индивиди са промискуитетни, докато женските от повечето видове са

твърде дискриминативни при избора на партньор. С това те изглежда правят различни "инвестиции" в бъдещото поколение, което води до сексуална селекция и във времето осигурява усилен полов диморфизъм.

Нервно-хормонална регулация на репродуктивното поведение. Установено е съществуването на генетично програмиран биологичен часовник за началото на половото съзряване. Мозъкът решава кога започва процеса на

репродукция, но използва хормони, за да регулира функцията на гонадите. Те от своя страна обратно, произвеждат хормони, които активират мозъка, за да се увеличи вероятността за репродуктивно поведение.

Явленията, съпътстващи копулацията, са ерекция и еякулация. Ерекцията се дължи на силно кръвонапълване на пещеристите тела на пениса. Сумирано взаимодействие от психични и сетивни (тактилни, мирисови, зрителни) дразнения конвергират към генито-спиналния център в гръбначния мозък. Към него са насочени и редица улесняващи или потискащи влияния от страна на кората на крайния мозък. Копулацията се осъществява при въвеждане на пениса в състояние на ерекция във влагалището на жената. Ритмичните движения на половия член във влагалището предизвикват пространствена и временна сумация на тактилните дразнения. При достигане на определен праг от стимулация настъпва рефлексна на семеизпразване (еякулация) - изхвърляне на семенната течност. Удоволственото изживяване което го съпътства се нарича *оргазъм*. Ерекцията се осъществява от активиране на възводи-латативни влакна на парасимпатиковия дял на вегетативната нервна система, докато еякулацията е резултат от съкращенията на гладката мускулатура в семеотводните канали инервирана от симпатиковия дял. При жената има също ерекция на клитора и неволно съкращение на мускулатурата на влагалището при настъпване на оргазма.

Оплождането на яйцеклетката обикновено се извършва в маточните тръби. Сперматозоидите от семенната течност попадат във влагалището и с активни движения на опашките си започват движение нагоре в матката и маточните тръби. Ако това става около дните на овулацията (± 2 дни) и в маточните тръби има зряла яйцеклетка, може да настъпи оплождане. Овулацията при човек настъпва средно на 14-ия ден от първия ден на последната менструация и се предшества от остро повишаване на секрецията на гонадотропните хормони от предния дял на хипофизната жлеза. При животните началото на овулацията се определя от различни външни стимули - продължителността на светлата част в деңонощието, вида и поведението на мъжките индивиди, условия за гнездене и много други специфични за всеки животински вид стимули. При някои животни (зайци, лъвове) овулацията се предизвиква от стимулите по време на копулацията.

Половите хормони увеличават възбудимостта на гръбначно-мозъчните нервни центрове за рефлексите на репродуктивното поведение. Обикновено това са андрогените секретирани от кората на надбъбречните жлези. При хората много малко количество тестостерон е достатъчно както при мъже, така и при жени, за да се отключи възможността за активиране на репродуктивните рефлексии. Допълнително количество тестостерон не увеличава ефекта, следов. няма корелация между циркулиращото ниво на тестостерон и репродуктивното поведение, както няма корелация между копулативното поведение и менструалния цикъл у жената.

БИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА ЧОВЕШКАТА СЕКСУАЛНОСТ

Сексуалността се проявява в многофакторно обусловени различни форми на поведение, които са създават от взаимодействието на биологични фактори и фактори на средата по време на развитието (родителско поведение, обучение, културно-етични норми и др.). Половият акт и сексуалният отговор при него, са само част от сексуалността. Сексуалността обхваща прояви като полова идентичност в поведението (изучава се в курсове по психология), физиологичните явления по време на сексуалния отговор и сексуална ориентация (хетеросексуална, хомосексуална или бисексуална).

Сексуалният отговор може да бъде разделен на четири фази. Те са фаза на желание, фаза на възбуждане, оргазъм и заключителна фаза. Съществуват различия в тяхната характеристика при мъжа и при жената и са свързани както с анатомичните, така и с психологичните особености на двата пола. Тези фази следва да се познават и с оглед на сексуалните разстройства, които могат да обхванат предимно някоя от периодите на сексуалния отговор.

Фазата на желание е индивидуално различна и се определя от личностно-ви мотивации, културални фактори и възприетата полова роля. Често пъти в нея има фантазии изживявания със сексуално съдържание, които усилват желанието за полова активност

Фазата на възбуждане е свързана с наличието на сетивни стимули от страна на тактилни (особено в ерогенните зони - устни, език, слабините и половите органи, млечните жлези при жените), мирисови, зрителни и слухови дразнения. През тази фаза настъпват физиологични явления, за които е характерно наличието на вазомоторна и секреторна компонента. Първата се състои в обилно кръвонапълване в областта на половите органи и при двата пола. Освен ерекция на пениса и клитора, скротумите със семенниците при мъжете увеличават обема си. Млечните жлези също могат да увеличат обема си с около 25%. При жената има обилна секреция във влагалището. Кръвното налягане се увеличава, нарастват сърдечната честота и дихателния обем. Ритмичните движения на половия член във влагалището увеличават възбуждането и се подготвят явленията на следващата фаза. През фазата на възбуждане има субективно удоволствено

изживяване.

Фазата на оргазъм има средна продължителност от 3 до 25 секунди и може да доведе до краткотрайно замъгляване на съзнанието. При мъжа оргазмът е свързан с неволеви съкращения на простата и семеотводните канали, от което следва семеизпразването (еякулация). При жената по време на оргазма настъпват ритмични съкращения на матката, перинеалната мускулатура и на мускулатурата от долната част на влагалището. Усещанията при оргазма не са локализирани само в областта на половите органи, а се предизвиква удоволствено усещане за цялото тяло.

През заключителната фаза настъпва обратно развитие на всички физиологични процеси и се възстановява нормалното кръвоснабдяване в областта на половите органи. При мъжа може да последва един сравнително продължителен рефрактерен период (до няколко часа), през който не може да се възобнови фаза на възбуждане, докато при жената рефрактерен период няма и има потенциална възможност за възвръщане към множествени фази на оргазъм.

С напредване на възрастта сексуалността се запазва, но сексуалната активност намалява. Тя се съхранява по-дълго при общо добро здраве и при подходящ партньор. След настъпване на менопаузата при жените, при намалената секреция на естрогени отпадат част от физиологичните явления при фазата на възбуждане като, например, секрецията на вагиналната лигавица.

Сексуалната ориентация бива хетеросексуална, хомосексуална или би-сексуална. До сега хомосексуалната ориентация при хората не е възпроизведена в никакъв експериментален модел на опитни животни, както не е известен и модел на полова ориентация, съответстваща на това, което при човек се създава от неговия опит. Това е затруднило изучаването на тези явления. Все пак анализите на множеството наблюдения дават основание да се счита, че сексуалната ориентация се определя в периода на ранното детство и, особено при мъжете, не е въпрос на личен избор.

РОДИТЕЛСКО ПОВЕДЕНИЕ

Родителското поведение се състои в отглеждане, изхранване и обучение на потомството. При всички женски индивиди то е инстинктивно. В зависимост от биологичната зрялост на новородените и техните биологични нужди родителското поведение има различни форми. Определящ фактор при различните биологични видове е също така броят на новородените от една бременност или излюпени при едно мътене в съчетание със сезонния срок, в който малките трябва да поемат самостоятелен живот и да достигнат полова зрялост. По правило последното поставя край на родителското поведение. От мъжките индивиди най-определено родителско хранително поведение имат птиците, които гнездят по двойки. При тях, особено когато са прелетни птици, жизнено важно е малките да се научат да летят за един сезон. Установено е, че хормонът на неврохипофизата окситоцин има особено значение за хранителното поведение при птици. Под негово влияние, включително и при мъжките индивиди, се развива органа за регургитация на шията, който осигурява подаването на малките на полусмляна храна.

Родителското поведение има отключващи стимули. При повечето биологични видове, включително и при човек отключващо значение за родителското поведение имат *вида, мириса и звуците на новороденото*. При човек елементи на родителско поведение могат да се видят още при малките момиченца, които играят на кукли.

Факторите, които извикват родителско поведение, са изучени подробно при гризачи (плъхове и мишки). Четирите основни действия - подреждане на гнездо, закриване и топлене на малките с тяло, почистване и кърмене, родилата женска демонстрира веднага след раждането. Всеки друг плъх обаче, който може да бъде нераждала женска, или дори мъжки, поставен в гнездото, под действието на вида и звуците, издавани от малките, развива първите три форми на поведение. При родилата женска същите тези стимули имат значение за засилване проявите на родителското поведение.

Обонятелните стимули имат съществено значение като отключващи стимули. Известно е, че агне, което е отстранено от майката преди тя го помирише, не става по-късно обект на родителско поведение. При мишки е установено, че премахването на обонятелния мозък води до разпад на родителското поведение и дори може да се появи канибализъм. По-подробни невро-биологични проучвания са показали, че обонятелните стимули придобиват значение, когато е запазена връзката между обонятелния мозък и лимбична-та система.

ГЛАВА 14. ГЕНЕТИКА И ПОВЕДЕНИЕ

БИОЛОГИЧНИ ОСНОВИ НА НАСЛЕДСТВЕНОСТТА

Наследствеността е свойство на всеки жив организъм. Наследствената информация се съхранява в хромозомите, които се намират в ядрото на всички клетки на тялото. Всички клетки запазват състава и свойствата си относително постоянни. Броят на хромозомите е постоянен за всеки животински вид. Така в клетките на плодовата мушица те са 8, при кучето - 22, при човека - 46 (23 двойки). Постоянството на хромозомния брой се поддържа чрез редукционното деление по време на узряването на мъжките и женски полови клетки (сперматозоида и яйцеклетката) и последващото оплождане. Зрелите полови клетки съдържат два пъти по-малко хромозоми, но при тяхното сливане при оплождането броят на хромозомите отново се удвоява. Характерните за човека 46 хромозоми са подредени в 23 двойки, всяка от които се различава от останалите по форма, големина и някои други признаци. При мъжа едната двойка хромозоми се състои от

две различни хромозоми, наречени X и Y, а при жената същата двойка е изградена от две еднакви XX хромозоми. Те се наричат полови хромозоми, защото Y хромозомът определя развитието на тестисите, а нейната липса - развитието на яйчниците. Изследване на вида и структурата на хромозомите под микроскоп се нарича *кариограма* и служи за определяне на някои наследствени заболявания и на генетичния пол на индивида (дали се съдържат XY или XX хромозоми).

Полът на индивида е генетично зададен. При редукционното деление на сперматозоидите половината от тях съдържат X, половината Y хромозоми. Ако при оплождането яйцеклетката се слее със сперматозоид с Y хромозом, се получава мъжки индивид с хромозомна формула XY, ако се слее със сперматозоид с X хромозом, се получава женски индивид с хромозомна формула XX. Чисто теоретично вероятността да се получи XY или XX комбинация е 50%. На практика обаче броят на родените момчета е малко по-голям от броя на родените момичета, защото съдържащите Y хромозом сперматозоиди са по-леки и по-подвижни и достигат по-бързо до яйцеклетката.

Генетичната регулация се осъществява при участието на нуклеино-вите киселини. Те са дезоксирибонуклеинова киселина (ДНК) и рибонуклеинова киселина (РНК), които се намират в хромозомите на клетъчното

ядро. *Гените са ограничени части от молекулите на ДНК*, в които се съдържа кодът за синтеза на определени белтъци. Счита се, че общият брой гени в човешкия организъм е 100 000. Те се съдържат във всички клетки на човешкото тяло, но в отделните органи и тъкани са активни само някои от тях - тези, които са свързани със специфичната структура и функция на съответната клетка. Така например гените, които кодират синтеза на ензимите в слюнката са активни в клетките на слюнките жлези, а гените които кодират синтеза на миелина - в глиалните клетки на нервната система. Счита се, че в структурното развитие на нервната система са ангажирани до 70% от гените в човешкия организъм, въпреки че теглото ѝ е относително малка част от теглото на цялото тяло. Някои хормони регулират активността на гените и по този начин определят структурното развитие на организма. Така например половите хормони стимулират синтеза на съкратителните белтъци в скелетните мускули, поради което през пубертета силно нараства мускулната маса, особено при момчетата.

На осмата седмица от развитието на плода вече около 95% от структурата на човешкото тяло е оформена. Независимо от това обаче, в развитието след този момент е възможно настъпването на индивидуални промени.

Предаването на наследствените белези се осъществява по определени закони. Част от наследствените признаци се проявяват (от синеоки родители се ражда дете със сини очи), но част от тях остават скрити и могат да се появят в следващо поколение. Така от чернооки родители може да се роди и синеоко дете, когато по линия и на двамата родители има близки родственици със сини очи и наследственият белег за сините очи е бил "дискретен". Наборът от гени носи наименованието *генотип*, а наблюдаваните признаци, т.е. конкретната проява на наследствените белези, се нарича *фенотип*. При човека закономерностите на различните типове унаследяване се наблюдават както при развитието на нормалните признаци, така и при възникването на наследствените заболявания, или наследствено предразположение към някои от тях. По тази причина понякога се наблюдава раждане на болно дете от външно здрави родители, както и раждане на здрави деца от болни родители. Специализираната генетична диагностика и консултация в тези случаи е крайно необходима. Познати са около 4000 наследствени разстройства, много от които са несъвместими със живота, или силно намаляват продължителността му. Статистически изследвания показват, че 1% от новородените деца имат наследствени заболявания. Във всички случаи това създава огромни здравни и психологически проблеми за семейството и за самото дете. Пренаталната диагностика с изследване на клетки от амниотичната (околоп-лодна) течност и едновременно изследване на кариограмата на родителите може да окаже незаменима помощ при всеки проблемен случай и да предотврати раждане на болно дете.

НАСЛЕДСТВЕНИ ЗАБОЛЯВАНИЯ

Съществуват голям брой вродени и наследствени заболявания. Те се дължат на промени в хромозомите, или в някои гени. *Вродени заболявания* са тези, при които у нормални родители в процеса на узряване на половите клетки възникват смущения в клетъчното деление и се създава клетка, чийто генетичен материал не е нормален. Причините за тези смущения могат да бъдат най-различни: токсични въздействия, приемане на различни лекарствени средства, вирусни инфекции, като например на шарката вариола, излагане на йонизиращо лъчение и др. Така увредена полова клетка след оплождането обуславя развитие на увреден организъм. *Наследствени заболявания* са тези, при които родителите носят унаследени дефектни хромозоми или гени.

Болестта на Даун, наречена още монголоидизъм, е най-широко разпространената хромозомна болест. Дължи се на една добавъчна трета хромозома в 21-та хромозомна двойка и се проявява в тежко изоставане в растежа и развитието. *Синдромът на Търнър* се характеризира с 45 хромозоми - има само една X полова хромозома. Среща се само при жени и се проявява в недостатъчност в половото развитие, нисък ръст и смущения в зрително-пространствената перцепция. Има още много други описани хромозомни болести, които се дължат на добавъчни хромозоми в някоя от двойките, или на структурни отклонения в някои

отделни хромозоми. Приема се че около 40% от спонтанните аборти се дължат на хромозомно увреден плод. Като общо правило при хромозомните болести има редица вродени аномалии, като сърдечни пороци, увреждания на очите, изоставане в психичното и телесно развитие. При тях е от особена важност да се изясни дали е вродена или наследствена, за да се прецени доколко съществува риск следващото дете също да е засегнато.

Има множество наследствени заболявания дължащи се на генни увреждания. Те се наричат още молекулни заболявания, защото е нарушена синтеза на определена молекула белтък. Ако обаче този белтък е ензим, който определя цикъл в обмяната на веществата, последиците могат да бъдат много тежки. *Фенилкетонурията* е заболяване, при което генетичният дефект засяга синтеза на един ензим, който нормално превръща аминокиселината фенилаланин в тирозин. Натрупването на продуктите от неправилната обмяна предизвиква тежко слабоумие и неврологични увреждания. Подобно е заболяването *галактоземия*, при което е засегната обмяната на галактозата. Характеризира се с чернодробно увреждане, очни дефекти и слабоумие.

284 Биологична психология

Познати са също така различни хемоглобинопатии, при които структурата на хемоглобина е променена и в резултат на това се явяват тежки анемии като *таласемия*, или *сърповидноклетъчна анемия* и др.

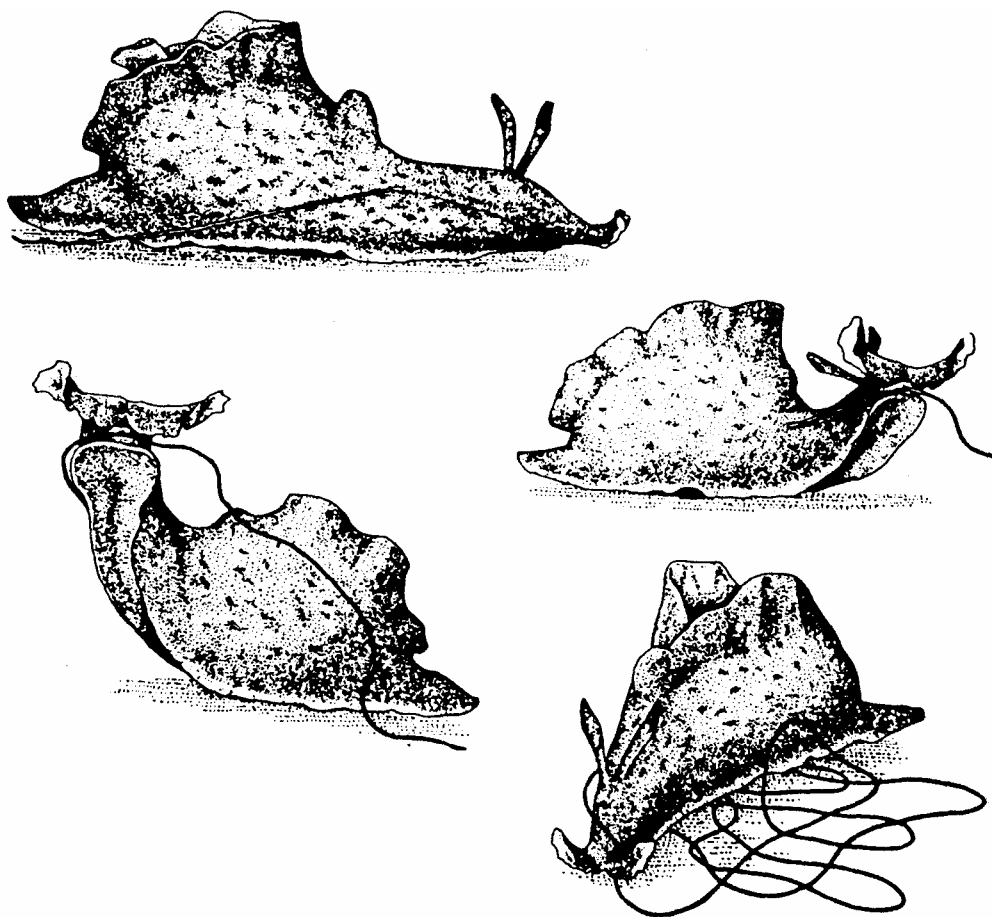
Чрез методите на съвременната молекулна биология се правят първите стъпки в генна терапия. По същество тя представлява въвеждане в организма на болен индивид на нормален ген, който да замести функцията на дефектния ген. Наред с трудностите на тези технологии, генната терапия носи със себе си и огромни етични проблеми - кой има право да се вмесва в наследствената програма на едно дете. Ако за отстраняване на една тежка болест това е възхитителна идея, как може да бъде оценена възможността да се измени личностовата характеристика?

ГЕНЕТИЧНИ ФАКТОРИ И ФАКТОРИ НА СРЕДАТА ОПРЕДЕЛЯЩИ ПОВЕДЕНИЕТО

Инстинктивното поведение при животните е вродено. Това са *комплекси от фиксирани действия*, които се извършват в строга последователност. Те се унаследяват и са характерни за всички индивиди от един вид и слабо се повлияват от опит или обучение. Гените могат да определят стереотипното поведение по два начина. От тях зависят структурните междуневронни връзки в нервната система и на второ място - гените определят синтеза на регулиращите вещества, които привеждат в действие тези връзки. Особеностите на поведението, за разлика от такива прости признаци като цвета на очите например, или наследствените дефекти на хемоглобина, не отразяват състоянието на съответните гени. Колкото нервната система е по-сложна, толкова по-неуловима става връзката между набора от гени (гено-типа) и наблюдаваните признаци (фенотипа), т.е конкретната проява на наследствените белези.

При просто устроени организми се установява връзка между поведението и определени гени. За изучаването на тези явления известният невробиолог Кандел (Eric Kandel) е избрал морският охлюв аплизия (*Aplysia*), който тежи 2-4 кг. Той се е оказал твърде подходящ за тези изследвания, защото е организъм с достатъчно сложно поведение и твърде проста нервна система. ЦНС на аплизията се състои от 20 000 неврона, разположени в ганглии - четири двойки в главата и един в коремната кухина. В мозъка на бозайниците невроните в мозъка са с милиони в повече. Невроните на аплизията са големи - диаметърът им е 1 mm, т.е те са 1000 пъти по-големи от тези в мозък на бозайник. Било е установено, че при аплизията съществува съответствие между функцията на отделни клетки, активността на някои гени и определено поведение. Размножението на тези безгръбначни обхваща следната последователност от фиксирани действия: ритуал на ухажване, ко-

пулация и снасяне на оплодените яйца. Последното се извършва като с уста се издърпва нишка, върху която са фиксирани яйцата, тя се замотава на кълбо и се залепва за камък на дъното на морето (*фиг. 14. 1*). Поведението при снасянето на яйцата се регулира от хормони, неuropeптиди, които се секретират в абдоминалния ганглий. Изрязването чрез техниката за рекомбиниране на ДНК на гените, кодиращи синтеза на тези неuropeптиди, води до изчезване на стереотипното поведение при снасяне на яйцата. Следователно при този сравнително елементарен животински вид може да се каже, че определен ген регулира определено поведение.



Фиг. 14. 1. Вродено поведение за снасяне на яйца при морския охлюв *Aplysia*.

С движения на главата на ляво и на дясно се извлича нишката на която са прикрепени яйцата и с помощта на секретирания мукус се залепва за твърд предмет.

Други примери за елементарна връзка между гени и поведение при нисши организми са дадени при плодовата муха (*Drosophila*), която е много удобен обект за изследване, поради това че има много бърза репродукция и сравнително прост генетичен набор, събран в 8 хромозоми. Например ако третата хромозома от генетичната линия А се пренесе в индивид от линия Б, при последната започват да се наблюдават промени в репродуктивното поведение, изразяващо се в намаляване броя на копулациите за единица време (при плодовата муха броят на копулациите е средно 30 в минута). Също така е наблюдавано след генно манипулиране, че нейното естествено привличане от светлината (положителен хелиотаксис) може да се промени в избягване от светлината (отрицателен хелиотаксис).

Анализ на генетичните фактори за поведението при висши организми. При разглеждане на проблемите за поведението на висшите организми следва да се има предвид, че всеки поведенчески акт включва в себе си освен интегративни процеси в мозъка, още мускулна активност на скелетната мускулатура, секреция на жлези, вегетативни реакции. Следователно сложността на поведението само по себе си предполага мултигенна зависимост. *Генетичните фактори определят структурите на нервната система и създават възможности за развитие.* Развитието от своя страна зависи от условията, при които то се осъществява. Поради това за изследване факторите на наследствеността при поведението на висши организми са използвани подходи, при които, при контролиране условията на средата, се следи развитието на даден процес. Условията, при които даден организъм се развива непрекъснато, взаимодействат с генетичната определеност и така се оформя индивидуалният фенотип. Остава проблемът до каква степен фено-типът е генетично заложен и до каква степен се повлиява от условията на средата. Проучванията в тази насока при животните и при човека коренно се различават.

При опитни животни в лабораторни условия се прилагат главно следните експериментални подходи:

- Чрез кръстосване се извършва генетичен подбор. Чрез кръстосване на опитни животни братя и сестри от едно котило, на 25-то поколение се получават генетично/идентични индивиди, наречени *имбредни линии*.
- Опитните животни се отглеждат в различна среда. При опити с бели плъхове се създава "обогатена" среда и "бедна" среда. При първата в широки клетки има различни катерачки, система от педали с възможности за създаване на условни рефлексии и възнаграждение, различни предмети подобни на детски играчки, лабиринтни системи и др. При тези с "бедна" среда - липсват подобни възможности. И в двата случая на опитните животни е осигурен свободен достъп до достатъчна по количество и качество храна и вода.

• Изследват се, при специален подбор на групите опитни животни, някакви количествени показатели за поведенски прояви като агресивност, полово поведение (брой на качванията при мъжките индивиди или поза за копулация при женските), скорост на обучение в лабиринт, скорост на придобиване на защитно поведение и др.

В обобщен вид резултатите от многобройни такива изследвания проведени в различни лаборатории показват следното:

- При висшите организми наследствените страни в поведението са мул-тигенно обусловени
- Имбредните линии животни (най-често мишки, или плъхове) показват специфични структурни и функционални особености, включително и наличие на наследствени болестни промени като затлъстяване, диабет, хипертония
- Имбредните линии животни отгледани в "обогатена" среда показват по-добри ориентировъчни реакции в нова обстановка. Израслите в такива условия опитни животни показват по-малко грешки и по-бързо заучаване на правилния път в лабиринт за намиране на храна.
- Имбредните линии животни показват сходни реакции на агресивност, социална свързаност, полово или родителско поведение. Като се има предвид, че те стоят в основата на различните породи домашни животни, този факт се потвърждава от многобройните наблюдения, които имаме за различния "характер" на домашните кучета от породите ко-кер-шпаньол, дакел, булдог и др.
- Способностите за обучение са до голяма степен наследствено обусловени като предразположение за бързо заучаване на специфични отговори. Такива специфични отговори са например поведението на отбягване на храна, която е вредна и предизвиква гадене или повръщане
- Способностите за обучение на специфични дейности са наследствено определени. Това се отнася например до песните на пойните птици като елемент от ухажването при тяхното репродуктивно поведение. Те се научават да пеят, само ако в ранните периоди на своето развитие чуят песни на възрастни мъжки индивиди. Когато се отглеждат в изолация, те само издават звуци, които нямат характера на известните пойни песни.

ГЕНЕТИЧЕН АНАЛИЗ НА ПОВЕДЕНИЕТО ПРИ ЧОВЕКА.

Генетичният анализ на поведението при човека е твърде затруднен поради следните обстоятелства:

- При човека репродуктивният процес е много бавен - най-много на две години се ражда едно дете и трябва да преминат средно още 20 години до поява на следващо поколение
- При човека са недопустими каквито и да било насочени промени в средата
- При човека е неприемливо допускането на близкородствени връзки при създаване на поколение. Главната причина за това е силното нарастване на вероятността от поява на наследствени заболявания.

При човека се прилагат главно следните изследователски подходи:

- Изследване на близнаци;
- Изследване на близки родственици - братя и сестри, родители и деца, братовчеди;
- Изследване след осиновяване;
- При така подбрани индивиди се изследват най-често интелигентността по показателя IQ (Intelligence quotient), двигателни умения, психични болести, здравно състояние, характерови особености и др.;
- При така подбрани индивиди се изследват сетивните, моторни, перцептивни и манипулативни способности, вниманието, мотивацията, емоциите, реакциите на стрес и др.

Близнаците биват еднояйчни и двуяйчни. Еднояйчните се развиват от една оплодена яйцеклетка, а двуяйчните при оплождане на две отделни яйцеклетки. Възможни са и многоплодни бременности с повече от две оплодени яйцеклетки. Масщабни изследвания на голям брой близнаци, проследени в развитие и при осиновяване от различни семейства, са дали твърде интересни данни по отношение значението на генетичните и факторите на средата за оформяне на поведението. При осиновяване децата се отглеждат от приемните родители, с които нямат общност в генотипа

Еднояйчните близнаци има-т еднакъв генотип. Те са задължително от един и същ пол с голяма физическа прилика. Условията, при които се е осъществявало тяхното фетално развитие са еднакви, както обикновено и средата, в която са се развивали, е твърде сходна предвид на това че ги отглеждат заедно и по един и същ начин. Поради всичко това те имат твърде подобни фенотипи. При осиновяване обаче от различни семейства, тяхното развитие се осъществява при различна среда и изследванията на такива индивиди представляват един естествено предоставен експериментален модел за разграничаване факторите на наследствеността от факторите на средата.

Двуяйчните близнаци могат да бъдат и разполово, обикновено нямат физическа прилика по-голяма от тази на братя и сестри родени от различни бременности. Те имат висока степен еднаквост в генотипа.

Родители и деца имат в 50% еднаквост в генотипа, както и *братя и сестри*, докато при първи братовчеди тя е 12,5%.

Оценката на интелигентността по показателя IQ се извършва чрез различни тестове адаптирани към възможностите на определени възрастови групи. Общите принципи, на които се изграждат тези тестове са изследване на възможностите за анализ, обобщение, намиране на аналогии, идентифициране на подобия и различия, абстрактно мислене, езикова компетентност и др.

В обобщен вид резултатите от многобройни и разнообразни наблюдения и изследвания при хора са показали следното:

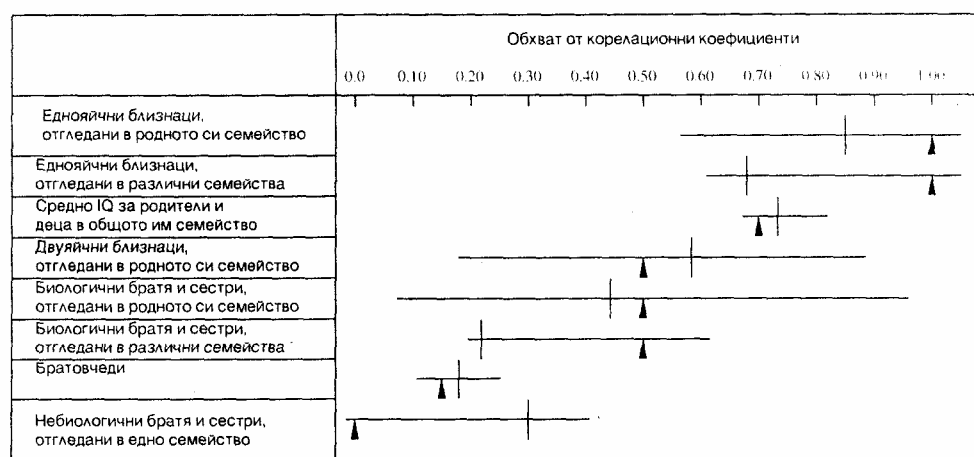
- Унаследяват се конституционални показатели като ръст, тегло, походка, маниери (жестове, лицева експресия, вокализация при смях), характеристика на гласа, здравни параметри като например здравина на зъби, вид алергии, кръвно налягане, мигрена и др.
- Поведението не е нито вродено, нито придобито, а се формира в резултат на взаимодействието между генетичната определеност и факторите на средата
- Вариациите в IQ ясно показват значителен генетичен компонент и едновременно с това определеност и от факторите на средата. Обобщени резултати от множество изследвания са показани на *фиг. 14. 2*. Най-голяма близост показват еднородните близнаци отгледани в родното си семейство - 0,85; При осиновявания в различни семейства коефициентът спада на 0,72. При двуйчните близнаци коефициентът е средно 0,60 - малко по-висок отколкото е при братя и сестри. Предполага се, че разликата се създава от твърде близките условия, при които се развиват еднаквите по възраст близнаци. За значителното влияние на средата са показателни и резултатите от неродствено свързани деца (неби-ологични братя и сестри), израсли в общо семейство на осиновители при които коефициентът е 0,30.
- Изследвания на IQ в хода на развитието на децата показва значителен генетичен компонент до около 6 годишна възраст, след което неговото значение, особено по време на пубертета намалява, за сметка на факторите на средата. Счита се в заключение на предхождащите и на тези изследвания, че за децата в ранна възраст около 2/3 от стойността на IQ се определя от наследствени фактори, след което тяхното значение намалява.
- Статистически изследвания за психични заболявания като шизофрения са показали, че честотата на това заболяване при деца на болни от шизофрения е 10 пъти по-висока, отколкото в общата популация. При монозиготни близнаци коефициентът на корелация достига 0,5. При фа-

290 Биологична психология

милна обремененост е висока също така и честотата на заболялите от маниакално-депресивна психоза, страхови и натрапливи неврози. > Наследствено предразположение показват и склонността към лекарствена зависимост, антисоциално поведение, хиперактивност, сексуално поведение, агресивност и др.

КРИТИЧНИ ПЕРИОДИ В РАЗВИТИЕТО. ЗНАЧЕНИЕ НА ДЕПРИВАЦИЯТА В РАННИ ФАЗИ ОТ РАЗВИТИЕТО

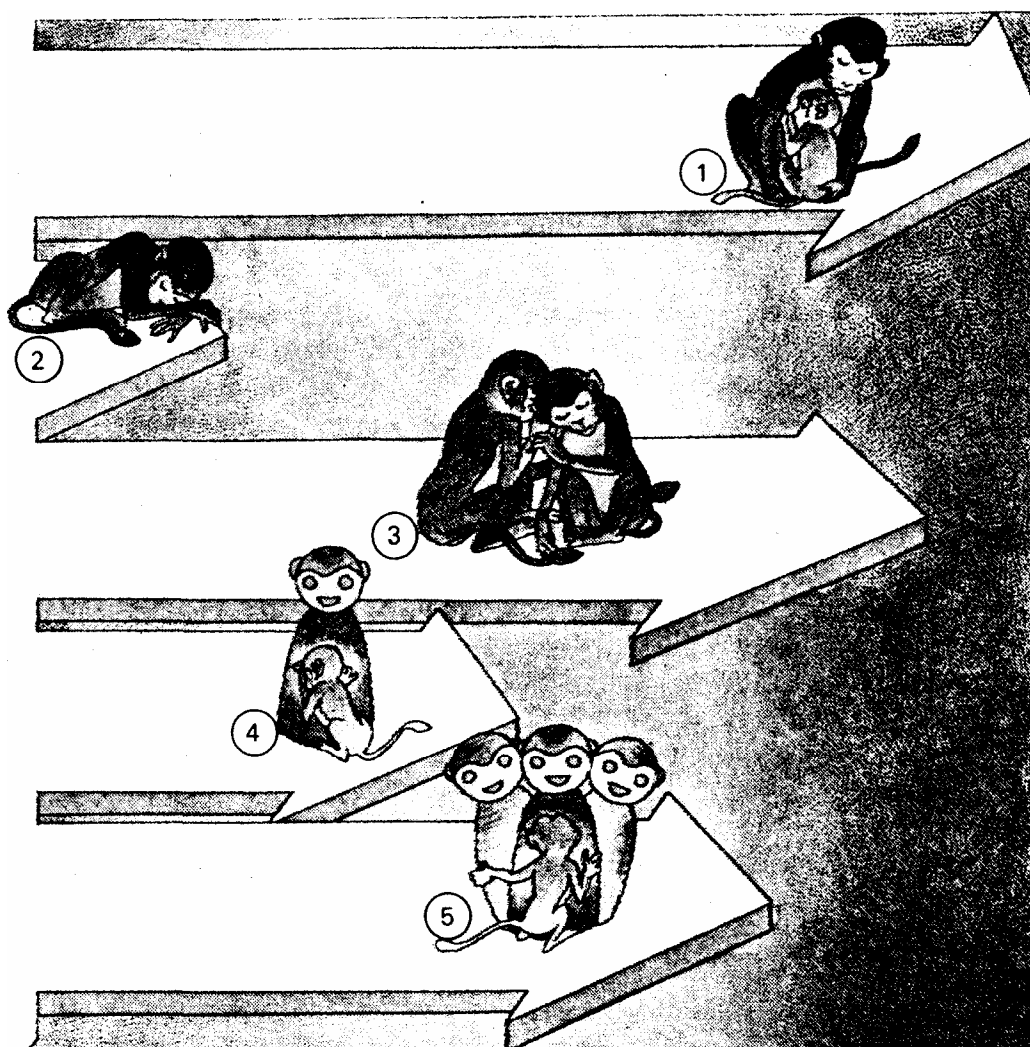
Генетичните фактори при формиране на поведението намират израз в наличието на критични периоди в развитието. От опити върху животни и от наблюдения върху хора е установено, че в периода на развитие има *критични периоди, през които са оформят способностите за някои дейности или поведенчески прояви*. По-горе бе отбелязано, че за развитие способността на пеене при пойните птици е необходимо те да се чули песни на възрастни индивиди. Това трябва да стане в определен възрастов период от развитието, наречен още "прозорец", след което настъпва неговото затваряне и те при никакви условия не усвояват пеенето. Така при някои птици прозорецът се



Фиг. 14. 2. Представяне на IQ корелационните коефициенти от изследвания на близнаци, семейства и осиновявания.

Вертикалните линии показват установения среден корелационен коефициент, а стрелките очаквания IQ коефициент въз основа само на генетичната близост, без значението на факторите на средата. За останалите обяснения вж. текста.

отваря за периода 25-и до 30-и ден и се затваря на 50-и за заучаване на песен.



Фиг. 14. 3, Значение на депривацията в ранните периоди на развитие за формиране на поведението (извлечение от опитите на Харлоу).

Дължината на стрелките показва символно степента на развитие на поведение на социална свързаност. В сравнение с маймунче израсло при нормален контакт с майка (1) е показано развитието при израстване в пълна изолация (2), при контакт с братчета и сестричета, но без майка (3), при наличие на "изкуствена майка" (4) и при движеща се "изкуствена майка" (5).

От невробиологична гледна точка значението на критичните периоди в развитието трябва да се разглежда като периоди, през които се формират определени невронални кръгове в мозъка. Те фиксират дълготрайни ефекти (life-long effects) за възможностите на организмите и за тяхното поведение. Насочването на растящите конуси на аксоните за образуване на синаптични-те връзки е с молекулни механизми подобни на сонар и радар. Има молекули белтъци от прицелните клетки, които "дърпат" конусите и други, които ги отблъскват. Тези процеси са подложени на текуща регулация от страна на сетивни стимули, хормони и влияния от други нервни регулаторни центрове.

Ето някои класически примери, които илюстрират критични периоди в развитието:

1. *Значение на половите хормони за формиране на полово поведение.* Кастрирани новородени плъхчета и последваща имплантация на полови жлези, с контролиране и поддържане на нормално хормонално ниво на половите хормони, показват невъзможност да формират като израсли индивиди нормално полово поведение. Критичният период е само около 15 дни веднага след раждането. Лишаване от полови хормони за същия период от време след това не се отразява на нормалното формиране на половото поведение. Следователно организиращ ефект по отношение поведението, половите хормони имат само по време на критичния период.
2. *Значение на депривация за формиране на полово и социално поведение.* Нормално новородените се развиват в тесен физически и емоционален контакт със своите майки. Това явно е абсолютно необходимо за нормалното развитие, защото лишаването им от тези условия (депривацията) има дълготрайни последици. Твърде показателни в това отношение са изследванията на Хари Харлоу (Harry Harlow), който проследява точно поведението на маймуни отглеждани в изолация. Неговите опити показват значението на критичния период след раждането за изграждане на поведение на социална свързаност и на полово поведение. Новородени маймунчета се изолират от техните майки и от контакт с други маймуни, като се задоволяват

напълно всички техни биологични нужди за получаване на храна, вода и топлина. При израслите индивиди се развиват затвореност и изолираност, склонност към стереотипни движения, лесна раздразнителност и пристъпи на безпричинна ярост. Наблюдавани са и промени в реактивността спрямо пси-хофармака - приложението на ниска доза амфетамин, която не влияе видимо на контролни животни, предизвиква у депривирани агресивно поведение достигащо до убийствено нападение.

3. *Изследва се различна степен на депривация* и се установява, че всяко добавяне на елемент от нормалната среда намалява поведенските отк-

лонения. В клетката се поставя "изкуствена майка", която представлява конструкция покрита с мека материя. Към нея маймунчето показва поведение подобно на това към родна майка. Следващото подобряване на условията е това, че "изкуствената майка" има механизъм за задвижване. При тези условия патологичните елементи в поведението намаляват, без да се достига нормалното ниво на развитие. Образно с дължината на стрелките това е показано на *фиг. 14. 3*. Нормално новородените се развиват в тесен физически контакт със своите майки. Това явно е абсолютно необходимо за нормалното им развитие, защото лишаването им от тези условия (депривация) има дълготрайни последици.

Деца отглеждани в условия на емоционална депривация (в изолация, или от родители алкохолици, наркомани, или с някакви комуникативни разстройства), са заплашени от развитието на т.нар. *синдром на емоционална недостатъчност*, който се проявява с поведенски прояви като необоснован плач за привличане на вниманието, некоординирани, или стереотипни движения (люлеене на тялото, удряне на главата), индиферентност, загуба на апетит, имунна недостатъчност и др.

4. *Значение на гликокортикоидите за реактивността при стрес*. Изследвания на гризачи (Michael Meaney и др.) показват, че хендлиране на новородени плъхчета определя начина, по който те реагират на стрес през своя възрастен период. Хендлирането се състои в това, че няколко пъти в денонощието те биват държани в ръце от експериментаторите. Нормално нивото на гликокортикоиди, което при състояние на стрес се повишава, е от приспособително значение. У хендлираните животни се продуцират повече гликокортикоидни рецептори в хипо-кампа и във фронталната кора и копирането на стреса у възрастните е по-ефективно, те имат по-продължителен живот и по-устойчива имунна система.

Деца физически тормозени или емоционално депривирани като малки развиват мозък чувствителен към опасност и стрес (при стресов стимул силно се повишава сърдечната честота и силно нараства нивото на някои хормони).

5. *Значението на пубертета*. За съжаление съществуват много малко системни проучвания за значението на пубертета като критичния период, през който настъпва физическо, когнитивно и емоционално израстване и се придобива сексуалната ориентация и личностна независимост.

6. *Развитие на говорната функция*. За говорната функция критичният период е до около 3 годишна възраст. Добре известно е, че способността за усвояване на нов език е най-висока от раждането до 6 годишно възраст. При хора прозорецът за синтаксис се затваря на 5-6 години, а за нови думи въобще не се затваря.

ИЗПОЛЗВАНИ СЪКРАЩЕНИЯ

АДХ	- антидиуретичен хормон
АКТХ	- аденокортикотропен хормон
ВНС	- вегетативна нервна система
ВПСП	- възбуден постсинаптичен потенциал
ГАМК	- гамааминомаслена киселина
ЕЕГ	- електроенцефалограма
ЕМГ	- електромиограма
ЗПСП	- задръжен постсинаптичен потенциал
НМДА	- рецептори (съкращение от синтетичния им агонист N-methyl-D-aspartat).
ЦНС	- централна нервна система

РЕЧНИК НА ИЗПОЛЗВАНИ ПОНЯТИЯ

а-мотоневрони вж. Алфа-мотоневрон.

у-мотоневрони Двигателни неврони на гръбначния мозък, които инервират мускулните вретена (вж. там).

2-Дезоксиглюкоза Молекула подобна на глюкозата, която навлиза в невроните по същия начин както обикновената глюкоза, без обаче да се подлага на разграждане в клетките. Въвеждането на радиоактивно белязана 2-дезоксиглюкоза дава възможност да се определят мозъчните области с най-голяма невронна активност.

Абсолютно рефрактерен период Период на пълна невъзбудимост.

Абстиненция Явленията които настъпват при отнемане на лекарствено средство предизвикващо зависимост. Проява е на създадена физическа зависимост.

Авитаминоза Болестните прояви при продължителна и пълна липса на някой витамин.

Автономна нервна система вж. Вегетативна нервна система.

Авторадиография Хистологичен метод за локализация в тъканите на организма, вкл. и мозъка, на радиоактивно белязано химично вещество.

Агнозия Невъзможност да се разпознават обекти, въпреки че могат да бъдат описани по форма, цвят и големина.

Агонист Молекула, най-често лекарствена, която специфично се свързва с някакъв медиаторен рецептор и може да имитира неговото действие.

Адаптация на рецепторите Приспособяването на рецепторите към постоянно действащо дразнене.

Адаптация Намаление възбудимостта на рецепторите вследствие на продължително въздействие на съответния стимул

Аденозинтрифосфат (АТФ) Органична молекула, която при разграждането си освобождава голямо количество енергия. Синтезира се в клетките и представлява енергиен резерв, който се използва за бързо доставяне на енергия (например за мускулно съкращение).

Аденокортикотропен хормон (АКТХ) Хормон, който се отделя от предната хипофиза и стимулира секрецията на хормоните на кората на над-бъбречните жлези.

Аденохипофиза вж. хипофизна жлеза

Адреналин Хормон на сърцевината на надбъбречната жлеза и медиатор в крайните окончания на симпатиковите нерви и в ЦНС

Адренокортикотропен хормон (АКТХ) Хормон на предния дял на хипо-физната жлеза. Стимулира производството на хормони от кората на надбъбречните жлези.

АДХ вж. Антидиуретичен хормон.

Акомодация Нагаждането на окото за ясно виждане на различни разстояния.

Акромегалия Болестно състояние при хиперсекция на растежния хормон в период след завършване на растежа. Изразява се в увеличение размера на дланите и стъпалата, долната челюст и костите на лицевия череп.

Аксон Дългият израстък от тялото на невроните по който протичат потенциали на действие и предават процесите на възбуждане, или задържане, в зависимост от вида отделен медиатор.

Аксонален транспорт Пренасяне по аксона на неврона вещества синтезирани в тялото, например медиаторите с белтъчна структура неuropeп-тиди.

Аксонално нарастване Нарастване на аксоните (растежни конуси) през фе-талното развитие и образуване на сетивните и двигателни пътища, както и междухемисферните и транскортикални връзки.

Актин Вид белтъчни молекули в мускулните клетки. От подредбата на мио-зиновите (вж. там) и актинови нишки се образуват светли и тъмни ивици, от където идва определението за напречна набразденост.

АКТХ вж. Аденокортикотропен хормон.

Акционен потенциал вж. Потенциал на действие

Алдостерон Хормон на кората на надбъбречната жлеза - минералкортико-ид, който увеличава обратната резорбция на натрий в бъбреците и поддържа обема на телесните течности

Алфа мотоневрон (а-мотоневрон) Двигателен неврон от предните рога на гръбначния мозък инервиращ скелетен мускул.

Алфа ритъм Вълни с честота 8 до 13 Hz регистрирани в ЕЕГ при затворени очи

Алцхаймерова болест Прогресираща тежка загуба на интелектуалните възможности свързано със загуба на част от невроните в областта на хи-покампа и в основата на челните дялове и натрупвания от амилоид под формата на плаки.

Амигдала Структура на лимбичната система свързана с емоциите и вегетативните и неволевите двигателни реакции при тях.

Амнезия Загуба на паметови способности

Амплитудно кодиране (за информация в нервната система) Информацията за силата на дразнителя се предава чрез амплитудите на биоелектричните явления (постсинаптичен потенциал и рецепторен потенциал).

298 *Биологична психология*

Амфетамин Лекарствено средство от групата на психостимулантите, което усилва действието на моноамините (норадреналин, допамин) като ме-диатори в ЦНС и предизвиква лекарствена зависимост.

Аналгезия Намалена болкова сетивност

Ангиотензин II Неuropeп-тид който повишава артериалното кръвно налягане и предизвиква жажда.

Андрогени Общо наименование на мъжките полови хормони секретирани в семенниците и кората на надбъбречната жлеза.

Андрогенизиране (на женски индивиди) Смушение в половата диференциация на женски индивиди, когато по време на ембрионалното си развитие са изложени на въздействието на андрогени.

Андрогенна нечувствителност Генетичен дефект на липса на рецептори за тестостерон. Индивиди с ХУ хромозома, се развиват с напълно женски вид.

Анксиолитик Вещество, най-често лекарствено, което намалява изживяванията на страхова напрегнатост. Ефект на анксиолитик има и невро-пептида окситоцин.

Анорексия Липса на апетит. Анорексия нервоза е болестно състояние на отказ от приемане на храна.

Антагонисти 1. Молекула, най-често лекарствена, която специфично се свързва с някакъв медиаторен рецептор и може да блокира неговото действие. 2. Скелетни мускули са еднакво действие в областта на една става - например стъгвачи или разгъвачи.

Антероградна амнезия Невъзможност да се натрупват и/или извличат па-метови следи за събития след даден инцидент.

Антиген Генетично чуждо вещество което предизвиква имунни реакции, образуване на антитела, или специализирани клетки на тъканна защита.

Антидиуретичен хормон (АДХ) Невропептид, образува се в ядра на хипо-таламуса и се отделя от задния дял на хипофизата

Апоптоза Програмирана клетъчна смърт.

Апраксия Трудност или невъзможност да се извърши движение изискващо елементарна сръчност, без да има мускулна пареза/парализа.

Асоциативно обучение Обучение което се изгражда при едновременното или последователно въздействие на два стимула. Примери: различните видове условни и оперантни рефлексии.

Аспартат Аминокиселина медиатор в ЦНС

Астереогнозис Смушения в разпознаване триизмерната форма на предметите.

Астигматизм Дефект на оптичния апарат на окото, при който пречупвател-ната сила на роговицата е различна в някои от отделните ѝ меридиани. Кorigира се с цилиндрични лещи.

Астроцит Звездовидна по форма клетка от мозъчната глия (невроглия). Аст-роцитите създават структурна опора за невроните. Те не са възбудими клетки, но имат роля при синаптичното предаване.

Атаксия Нарушения в координацията и точността на движенията, най-често при малкомозъчна увреда.

АТФ Аденозинтрифосфат.

Афазия Нарушения в говорната функция и/или езиковата компетентност.

Аферентни нерви Пренасят информация от периферно разположените рецептори на сетивните системи към ЦНС.

Аферентни пътища Последователно свързани нервни структури които провеждат възбуждането от сетивните органи в периферията на тялото към ЦНС.

Ацетилхолин Медиатор в нервномускулния синапс и в крайните окончания на парасимпатиковите нерви.

Ацетилхолинестераза Ензим, който разгражда в синаптичната цепнатина ацетилхолина и прекратява неговото действие.

Бавновълнов сън (класически сън) Първата фаза на съня, когато в ЕЕГ има бавни вълни, артериалното кръвно налягане се понижава, сърдечната дейност се забавя, честотата на дишането се намалява, телесната температура леко спада. Носи още наименованието NREM (Non-Rapid Eye Movement), което означава, че през тази фаза няма бързи очни движения.

Базални ганглии Група ядра от сиво вещество в средната част на мозъчните хемисфери. Функцията им е свързана главно с регулация на движенията.

Барбитурати Лекарствени средства с общо потискащо действие върху ЦНС и сънотворни ефекти.

Барорецептори Рецептори разположени в стените на кръвоносните съдове чувствителни към налягане. Най-важните са разположени в аортната дъга и в синуса на сънната артерия.

Безусловен рефлекс Вроден рефлекс, видово специфичен (например мигане, гълтане и др.).

Бензодиазепини Лекарствени средства от групата успокоителни (транкви-лизатори, анксиолитици). Засилват действието на инхибиторни невро-ни с медиатор ГАМК и имитират нормално функциониращите задръж-ни медиаторни системи.

Биогенни амини. Група медиатори, към които принадлежат норадреналин, допамин и серотони.

300 *Биологична психология*

Биологични мотиватори Към тях спадат глад, жажда, нуждата от кислород, секс и др. определители на поведението отнасящи се до запазване хомеостазата на организма.

Биполарни клетки Междинни неврони в ретината, които предават възбуждането от ретиналните рецептори, пръчици и колбички, на ганглийните клетки, чиито израстъци образуват зрителния нерв.

Болест на Даун (монголоидизъм) Хромозомна болест, която се дължи на една добавъчна трета хромозома и се проявява с тежко изоставане в растежа и развитието.

Брока (зона на Брока) Наименование на част от двигателната зона в мо-зъчната кора в предната централна извивка (на името на анатома Paul Brocka), която регулира движенията в мускулите на говорния апарат.

Булемия Състояние на повишен апетит.

Вегетативна нервна система Състои се от два дяла - симпатиков и пара-симпатиков, които са неволени и инервират вътрешните органи, кръвоносните съдове и жлези с външна и вътрешна секреция.

Вегетативни рефлексии Рефлексии при които ефекторни структури могат да бъдат гладки мускули, или жлези (с външна или вътрешна секреция).

Вербална (декларативна) памет Памет за познания в словесна форма.

Вернике (зона на Вернике) Асоциативна зона на говора, в задно-горната темпорална гънка (на името на анатома Wernicke), в която се интегрират зрителни, слухови и други сигнали свързани с езиковите функции.

Вирилизъм При хиперпродукция на надбъбречните полови хормони у момичета настъпва окосмяване по лицето и по тялото от мъжки тип.

Висцерална болкова сетивност Болкови дразнения от рецептори във вътрешните органи.

Волумрецептори (обемни рецептори) Рецепторите, които възприемат промените в обема на телесните течности. Намират се в големите венозни съдове, които връщат кръвта към сърцето.

Време на реакция Времето от подаване на даден стимул до получаване на определена реакция.

Вродени заболявания Тези, които са проява на смущения в процеса на узряване на половите клетки или на клетъчното им деление.

Вторична болка Предизвиква се от образуването при увредата на тъканите химични вещества.

Вторични (заучени) мотиватори Към тях спадат индивидуално придобити и социално детерминирани определители на поведението.

Възбудимост Основно свойство на нервните и мускулни клетки и на рецепторите в сетивните системи. Изразява се в промяна на мембранный потенциал - в нервните клетки потенциал на действие, в мускулите предизвиква съкращение, а в рецепторите рецепторен потенциал.

Вътреклетъчна течност Течността, която се намира в клетките. Съставът ѝ се различава от този на извънклетъчната течност главно по високото съдържание на белтъци, органични фосфати и K^+ . Тя е около 40% от телесната маса.

Галактоземия Генетично заболяване, при което е смутена обмяната на га-лактозата. Характеризира се с чернодробно увреждане, очни дефекти и слабоумие.

Гама-амино маслена киселина (ГАМК) Задръжен медиатор в главния мозък. Медиатор е на голяма част от междинните неврони, които предизвикват ЗПСП (вж. там).

Ген Ограничена част от молекулата на ДНК, в която се съдържа кодът за синтеза на определен белтък.

Генна терапия Представлява въвеждане в организма на болен индивид на нормален ген, който да замести функцията на дефектен ген.

Генотип Наборът от гени у даден индивид.

Гигантизъм Хиперпродукция на растежния хормон в периода преди израстването на височина да е завършено. Достига се до големи размери на височина.

Глицин Задръжен медиатор в гръбначния мозък. Веществото стрихнин, което предизвиква гърчове е антагонист на глицина.

Гонади Семенници (тестиси) при мъжете и яйчници при жените.

Графестезия Смущения при разпознаване на написани върху кожата цифри или букви.

Далекогледство (хиперметропия) Образът се фокусира зад ретината. Корекцията е с двойноизпъкнали (събирателни лещи).

Двигателна единица Мускулните влакна които се инервират от един двигателен неврон и се съкращават едновременно при един нервен импулс.

Двуочно зрение Нормално гледане с двете очи, при което образите попадат на съответстващи места и се възприемат сляти и пространствено триизмерни.

Двуяйчни близнаци Развиват се от две оплодени яйцеклетки и имат в 50% еднаквост в генотипа. Могат да бъдат и разнополови. Обикновено нямат физическа прилика по-голяма от тази на братя и сестри родени от различни бременности.

Декларативна памет Памет за познания в словесна форма.

Деменция Отпадане на когнитивни способности, вкл. памет и ориентация.

Дендрит Израстък от тялото на неврона, върху който има множество синап-си с крайни окончания на други неврони.

Дендритно дърво Множеството от разклонени дендрити принадлежащи към един неврон.

Деполяризация Намаление на мембранный потенциал на покой (вътрешната повърхност на мембраната става по-слабо негативна) като израз на възбуждане.

Депресия Психиатричен синдром на загуба на инициативност, интерес, апетит. Потиснато настроение и чувство за вина.

Десинхронизация в ЕЕГ (алфа- блок) Преминаването от алфа-ритъм към бета-ритъм, което се наблюдава в будно състояние при отваряне на очите, външен сетивен стимул, или при изпълнение на някаква умствена задача с концентриране на вниманието.

Дехидратация Състояние на намалено водно съдържание в организма.

Дехидрогенази Чернодробни ензими, които разграждат приетия алкохол. При намалена активност на тези ензими, малки дози алкохол дават признаци на алкохолна интоксикация.

Децибел (dB) Единица мярка за интензитет на звуково дразнене.

Джуджешки ръст При хипофункция на растежния хормон има изоставане в растежа, което не се съпътства от изоставане в развитието.

Дивергенция Раздалечаване на очните оси при далечно гледане.

Диетиламид на лизергиновата киселина. Лекарствено средство от групата на психозомиметиците. Познат е още като LSD (Lysergic acid diethylamid) и е силен халюциноген, т.е. вещество което променя пер-цепцията и съзнанието.

Дисулфирам Вещество което намалява активността на алкохолните де-хидрогенази (вж. там). При съчетание с алкохол настъпва остра реакция от интоксикационен тип поради намалено разграждане на алкохола.

Дифузия Транспорт без разход на енергия (пасивен), който се извършва по концентрационен, осмотичен или електрохимичен градиент.

ДНК Дезоксирибонуклеинова киселина.

Допамин Медиатор от групата на биогенните амини в структури на мозъка, регулиращи движенията на скелетните мускули и центрове на поведение свързани с възнаграждение и удоволствени изживявания.

Дрога Обобщаващо понятие за лекарствените средства предизвикващи зависимост. Вж. също Наркотик.

Дългосрочна памет Памет с неограничен обем, в която натрупаната информация може да бъде извиквана след продължителен период от време.

Дълготрайна потенция Състои се в продължително навлизане през клетъчната мембрана на Ca^{2+} , водещо до продължителна деполяризация.

Евокирани потенциали Потенциали в ЕЕГ предизвикани от сетивни стимули в областта на сетивните корови полета.

Еднояйчни близнци Развиват се от една оплодена яйцеклетка и имат еднакъв генотип. Те са задължително от един и същ пол с голяма физическа прилика.

Експлицитна памет Памет с нарочно и съзнателно натрупване на знания.

Електроенцефалограма (ЕЕГ) Запис на сумарната биоелектрична активност на мозъка, която се отвежда от повърхността на черепа.

Електровъзбудими мембрани Клетъчната мембрана в аксонното хълмче, аксона и неговите разклонения, които имат потенциал-зависими йонни канали. Възбуден процес в тях се създава, при промени в мембранный потенциал.

Електромиография Записване на биоелектричните явления които съпътстват възбуждането на мускулите.

Електроневъзбудими мембрани Клетъчната мембрана върху дендритите и тялото на неврона която има химично-зависими йонни канали. Възбуден, или задръжен процес в тях се създава при приемане на химична сигнализация, която променя пропускливостта на тези йонни канали.

Емоционално предизвикано поведение Еволюционно утвърдените реакции на "борба" или "бягство".

Ентерална нервна система Състои се от мрежа от множество неврони които са намират в стената на храносмилателния тракт.

Епендимни клетки Клетки които покриват стените на мозъчните стомахче-та.

Ерекция Изпълване с кръв на пещеристите тела на пениса и клитора при полова възбуда.

Етология Наука за изучаване поведението на животинските организми в естествената им среда.

Еуфория Психично състояние на безпричинна радост и повишено настроение.

Еферентни пътища Последователно свързани нервни структури които провеждат възбуждането от ЦНС към изпълнителните органи в периферията на тялото.

Еякулация (семеизпразване) Рефлексно семеизпразване - изхвърляне на семенната течност при достигане на определен праг от стимулация по време на копулация.

ЗПСП Задръжки постсинаптични потенциали.

Зрителна острота Мярка за пространствената различителна способност на зрителната система. Определя се от най-малкия зрителен ъгъл, под който лъчи от две съседни точки трябва да попаднат в окото, за да се възприемат като отделни.

Зрителни рецептори Пръчици и колбички разположени в ретината.

Идеомоторна апраксия Невъзможност да се осъществи движение след вербална команда - извършване на прости движения в определена последователност, които сами по себе си са възможни.

Извънклетъчна течност Водата в кръвната плазма и междуклетъчните пространства. Тя е приблизително 20% от телесната маса.

Имплицитна памет Неосъзнато запаметяване, което включва множество перцептивни и рефлексни пътища.

Импринтинг Форма на поведение (при животните) за следене на майката, което се установява в един кратък отрязък от време на онтогенетично-то развитие, наречен критичен период.

Имуноцитохимия Метод при който радиоактивно белязани моноклонални антитела се свързват специфично с дадени белтъчни вещества и по този начин се локализируют в мозъчни, или други структури.

Интерневрони Вж. Междинни неврони.

Йонни канали Структури в клетъчната мембрана през които преминават йони. Те биват потенциал-зависими и лиганд-зависими в зависимост от това как се регулира тяхната пропускливост.

Калозотомия Прерязване на софиз calosum при запазване на предната и хи-покампалната комисури при оперативно лечение на епилепсия.

Кариограма Микроскопско изследване на вида и структурата на хромозомите. Служи за определяне на някои наследствени заболявания и на генетичния пол на индивида (дали се съдържат ХУ или ХХ хромозоми).

Категорийна хемисфера Мозъчната хемисфера свързана с преработката на слухова и зрителна езикова информация.

Кинестезия Наименование за обединената информация от опорно-двигателната система - от всички рецептори в мускулите и ставите, едновременно с тази от рецепторите разположени по кожата (за допир, болка, натиск и температура).

Клетки на Пуркиние Клетки в малкия мозък (на името на анатома Purkinje) с изключително голям брой синаптични контакти, които участват в регулация на движенията.

Клетъчната диференциация Етап от развитието на организма, когато отделни клетки придобиват специфични структурни и функционални особености, като например, неврон, мускулна клетка, клетка секретиреща определен хормон и др.

Клитор Част от външните женски полови органи богато снабдена с тактил-ни рецептори. При полова възбуда има ерекция на клитора.

Когнитивно поведение Поведение основаващо се на познавателни процеси.

Кодеин Морфино-подобно лекарствено средство. Има болкоуспокояващ ефект и създава лекарствена зависимост.

Коитус вж. копулация.

Колапс Краткотрайна загуба на съзнание, което може да настъпи при всяко смущение в мозъчното кръвоснабдяване.

Кома Пълна загуба на съзнанието дължащо се на органични мозъчни увреждания или тежки интоксикации.

Компютърна томография Неинвазивен метод за визуализиране на структури на тялото с рентгенови лъчи. При изследване на мозъка се получават образи на мозъчните структури на различна дълбочина.

Копулация Полов акт (коитус). Въвеждане на мъжкия полов орган във влагалището на женския индивид и семеизпразване в резултат на сумиране възбуждането от копулаторните фрикции.

Корнеа Прозрачната част на външната очна обвивка в предния полюс на очната ябълка.

Кортекс Външно разположена структура (корова част). 1. Мозъчна, или малкомозъчна кора - сивото вещество което покрива хемисферите; 2. Надбъбречен - външната част на надбъбречната жлеза.

Кортизол Хормон на кората на надбъбречната жлеза. Главният представител на глюкокортикоидите.

Кортикостероиди Хормони секретирани от кората на надбъбречната жлеза, които имат химическата структура на стероиди.

Кохлеарни ядра Ядра в мозъчния ствол, до които достига информация по слуховия нерв.

Краен мозък Най-добре развитата част на главния мозък. Съставен е от две големи полукълба (хемисфери), свързани помежду си с мазолестото тяло.

Краткосрочна памет Памет с ограничен обем за период от няколко секунди до една минути.

Кретенизъм Изоставане в развитието в резултат на хипофункция на щитовидната жлеза.

Критичен период (отнася се за развитието) Период от развитието в който са формират нервни пътища, нервни центрове, или психични процеси и умения и образуването на синаптични връзки е особено чувствително на функционално стимулиране.

Критичен праг (на деполяризация) При достигане критичния праг на деполяризация възниква потенциал на действие.

Кръвно-мозъчна бариера Непропускливост на мозъчните кръвоносни съдове, поради което малко вещества от кръвта (само липидоразтворими-те) могат да преминават към невроните.

Късогледство (миопия) Образът се фокусира пред ретината. Корекцията е с двойновдълбнати (разсейващи) лещи.

Латентно обучение Форма на асоциативно поведение, резултатите от което не се появяват веднага, а в отдалечени периоди от време при възникване на специални условия, за които човек се оказва неочаквано подготвен.

Лептин Тъканен хормон, който се синтезира в клетките на мастната тъкан и има регулаторно значение за регулацията на телесната маса като създава усещане за ситост и прекратява храненето.

Леща Двойноизпъкнало прозрачно тяло разположено непосредствено зад ириса на окото, чрез което се осъществява акомодацията.

Лиганд-зависими йонни канали Структури в клетъчната мембрана които стават пропускливи за йони когато мембранни рецептори се свържат с химическо вещество, най-често медиатор.

Лимбична система Обхваща функционално свързани части от слепоочния, теменния и челния дялове разположени върху срединната повърхност на мозъчните хемисфери (асоциативни полета на кората), подкорови зони, вкл. от ретикуларната формация.

Локален отговор Намаляване на потенциалната разлика от двете страни на клетъчната мембрана под действие на стимул с подпорог интензитет.

Локомоция Начин за придвижване: ходене, пълзене, тичане, скачане, плуване, летене.

Мазолесто тяло Срединно разположена между двете мозъчни хемисфери структура, изградена от аксоните, които свързват двете хемисфери.

Малък мозък Част от главния мозък, който се разполага зад моста на мозъчния ствол под тилната част на крайния мозък и се състои от две полукълба свързани с междинна част - червей.

Марихуана Съдържа канабис, който е екстракт от растение. Предизвиква усещане за физическо и психическо благополучие и опиянение подобно на алкохолното. Психозомиметичното му действие се изразява в обострени сетивни възприятия.

Медиатор (невротрансмитер) Химично вещество което се синтезира в невроните и се отделя от пресинаптичната мембрана в синаптичната цепнатина на химичните синапси.

Междинен мозък Част от главния мозък, която се намира пред средния мозък, вмъкнат между полукълбата на крайния мозък. Негови структури са хълма (таламусът) и подхълмието (хипоталамусът).

Речник на използвани понятия 307

Междинни неврони (наречени още интерневрони) Образуват връзки между невроните в ЦНС. Част от интерневроните предават възбудни, а част - задръжки импулси.

Мезолимбична система Част от лимбичната система, към която принадлежат и ядрата на септума. Позната още като система създаваща ефект на възнаграждение.

Мембранен потенциал на покой Наличие на разлика между вътрешната (заредена отрицателно) и външната (заредена положително) повърхност на клетъчната мембрана на възбудимите клетки в състояние на покой.

Микроглия Вид клетки от невроглията. Имат защитна функция.

Миозин Вид белтъчни молекули в мускулните клетки. От подредбата на миозиновите и актинови нишки (вж. там) се образуват светли и тъмни ивици, от където идва определението за напречна набразденост.

Миофибрили Структурна част на мускулната клетка, която съдържа множество тънки влакна, наречени миофибрили. Изградени са от още по-тънки нишки, които са няколко вида белтъчни молекули, сред които основно място заемат миозинът и актинът.

Мислене Интегративна мозъчна дейност, при която има едновременно активиране на различни мозъчни структури, с извличане на информация едновременно от множество корови и подкорови структури.

МКИС Мюлеров канал-инхибираща субстанция.

Модалност Видът усещане което се предизвиква от рецепторите в дадена сетивна система.

Мозъчен ствол Част от главния мозък състояща се от следните три структури - продълговат мозък, мост и среден мозък.

Мозъчни стомахчета Представяват кухини в мозъка изпълнени с гръбнач-номозъчна течност. Те са четири на брой и са свързани помежду си - две странични, трето и четвърто мозъчни стомахчета.

Моносинаптични рефлекс Рефлекс, в които има само един синапс в рефлексната дъга (напр. коленният рефлекс).

Морфин Лекарствено средство със силен болкоуспокояващ ефект. Създава лекарствена зависимост.

Моторна афазия Смушение в говорната функция с трудности в изговаряне на думите.

Моторни (двигателни) неврони Предават импулси от ЦНС към периферията на тялото за съкращение на мускули.

Мускулните вретена Мускулни рецептори които са разположени между съкратителните мускулни влакна. Предават информация за дължината на мускула и за скоростта с която мускулът се съкращава.

308 Биологична психология

Мюлеров канал-инхибираща субстанция (МКИС) Образува се в семенниците на ембриона и определя мъжкия фенотип като предизвиква резорбция на тъканта, от която се развиват матката и влагалището.

Наркомания Създадена толерантност и много силна физическа и психическа зависимост към едно или повече лекарствени средства.

Наркотик Обобщаващо понятие за лекарствените средства предизвикващи зависимост. Вж. също Дрога.

Наследствени заболявания Тези, при които родителите носят онаследени дефектни хромозоми или гени.

Натриево-калиева помпа Осъществява активен транспорт (с разход на енергия) през клетъчната мембрана и поддържа разликата между йон-ните концентрации на Na^+ и K^+ вътре в клетката и в извънклетъчната течност.

Неасоциативно обучение Елементарна форма на обучение със сетивно възприемане на нови стимули, без да се заучава някаква връзка между тях.

Невербална (процедурна) памет Памет за двигателни умения.

Невроглия Състои от опорни клетки в ЦНС, които не притежават свойството възбудимост, но участват в предаването на нервните импулси.

Неврон Основната структурна и функционална единица на нервната система (нервната клетка).

Невропептид У Секретира се в хипоталамични неврони и стимулира храненето.

Нервнорастежен фактор Произвежда се от всички тъкани, които предстои да бъдат инервирани. Има роля на привличащ фактор за нарастване на растежните конуси на невроните.

НМДА рецептори Рецептори за медиатора глутамат (наименованието им произлиза от инициалите на синтетичния им агонист - N-methyl-D-aspartat). Свързването на глутамата с тях води до дълготрайна потенция, която стои в основата на паметта.

Норадреналин Медиатор в синапен на ЦНС и в крайните окончания на симпатиковите влакна на вегетативната нервна система.

Ноцицептивно дразнене Дразнене в системата за общата сетивност предизвикано от вредни за организма въздействия.. Ноцицептивно дразнене може да има, без субективното усещане за болка, (например при оперативна интервенция под наркоза).

Нуклеинови киселини. Те са дезоксирибонуклеинова киселина (ДНК) и рибонуклеинова киселина (РНК). Намират се в хромозомите на клетъчното ядро и осъществяват генетичната регулация в организма.

Обратното захващане (на медиаторите). Един от начините за прекратяване действието на медиаторите е тяхното обратно захващане от преси-напътичното окончание.

Оксидативен стрес Дължи се на продукция на високо реактивни молекули, наречени свободни радикали, които увреждат невроните.

Оксидационна вода Получава се в хода на окислителните процеси при обмяната на веществата.

Олигодендроцити Вид клетки от невроглията разположени около невроните. Те образуват миелиновите обвивки на аксоните в границите на ЦНС.

Оперантни условни връзки Форма на асоциативно обучение с двигателни отговори, които непосредствено се следват от "възнаграждение", или "наказание".

Оргазъм Удоволствено изживяване и усещане за цялото тяло по време на коитус. При мъжа съпътства семеизпразването (еякулацията). При жената настъпват ритмични съкращения на матката, перинеалната мускулатура и на мускулатурата от долната част на влагалището.

Ориентировъчен рефлекс Вроден рефлекс характеризиращ се с насочване на поглед, заслушване, активиране на вниманието при поява на нов и/или силен стимул.

Освобождаващи хипоталамични хормони (либерини) Невропептиди сек-ретиранни от хипоталамуса които стимулират секрецията на хормоните от предния дял на хипофизната жлеза.

Осморецептори Рецепторите, които възприемат промените в осмоларитета на кръвта. Разположени са предимно в хипоталамуса.

Относително рефрактерен период Период през който възбудимостта постепенно се възстановява и при наличие на силен дразнител може да възникне нов цикъл на възбуждане.

Парадоксален сън Фаза на съня когато в ЕЕГ има бързи вълни, артериалното кръвно налягане се повишава, сърдечната дейност се ускорява, честотата на дишането се увеличава, има бързи очни движения, поради което се нарича още REM (Rapid Eye Movement), което означава, че през тази фаза има бързи очни движения.

Парасимпатиков дял Част на ВНС. Състои се от неврони, които се намират в ядрата на III, VII, IX и X черепномозъчни нерви (околомоторен, лицев, езикогълтачен и блуждаещ) и в сивото вещество на най-долната кръстна част на гръбначния мозък.

Паркинсонова болест Дължи се на дегенеративните процеси в областта на базалните ганглии. Характеризира се с тремор, повишен мускулен тонус и скованост на движенията - акинезия.

Периферна нервна система Към периферната нервна система спадат гръб-начномозъчните нерви, черепномозъчните нерви и периферната част на вегетативната нервна система.

Перцепция Перцепцията е висша форма на преработка на аферентната информация, при която отделните усещания могат да се сравняват, различават, оценяват, да се променят в зависимост от съпътстващи дразнения и емоции.

ПЕТ Позитрон емисионна томография.

Пластичност на нервната система Запазената способност на нервната система в течение на индивидуалния живот да се изграждат нови синап-тични връзки и с това да се обогатяват функционалните възможности на нервната система.

Подпорог стимул Стимулът който предизвиква само локален отговор.

Позитрон емисионна томография (ПЕТ) Неинвазивен метод за визуализиране на структури на тялото с регистриране емисията от позитрони -атомни частички, които се отделят от въведени радиоактивни изотопи.

Пойкилотермни животни Риби, земноводни и влечуги, при които телесната температура се колебае в зависимост от температурата на средата.

Полисинаптични рефлекс Рефлекси, в които има множество синапен в рефлексната дъга.

Полов диморфизъм на мозъка Морфологични разлики в мозъците на мъжките и женски индивиди, както при животни, така и при хора. Израз е на организиращия ефект на половите хормони по време на ембрионалното развитие.

Полова диференциация на тялото. Определя се от наличието на полови хормони по време на ембрионалното развитие. Най-важният белег е оформянето на външните полови органи и на структурите свързващи гонадите с повърхността на тялото и самите полови органи.

Полова диференциация При човека тя се определя от наличието на XX хромозоми при женските индивиди

и ХУ при мъжките и е генетично определена.

Полови клетки Сперматозоидите при мъжете и яйцеклетките при жените.

Полови хромозоми Едната двойка хромозоми се състои от две различни хромозоми - при мъжа Х и Y, а при жената - XX. Y хромозомата определя развитието на тестисите, а нейната липса - развитието на яйчниците.

Постсинаптичен потенциал Биоелектрични явления в постсинаптичната мембрана на синапсите. При възбуждане е деполяризация, при задържане е хиперполяризация.

Потенциал на действие Разпространяваща се деполяризация на мембрана на неврона която предава възбуждането от един неврон на друг, или от неврон на мускул

Потенциал-зависими йонни канали Белтъчни структури в клетъчната мембрана които стават пропускливи за йони когато се промени мембранный потенциал.

Потискащи хипоталамични хормони (статици) Невропептиди секретирани от хипоталамуса които потискат секрецията на хормоните от предния дял на хипофизната жлеза.

Прагов стимул Стимулът който предизвиква деполяризация надминаваща критичния праг на деполяризация (вж. критичен праг).

Пренатална диагностика Изследване на клетки от амниотичната (околоплодна) течност по време на бременност.

Пресбиопия Намаляване еластичността на лещата с напредване на възрастта, което намалява яснотата на образите на близко разстояние.

Префронтална лобектомия Психирургическа интервенция с отстраняване на част от челните дялове, които са отчасти "глухи" в неврологично отношение.

Приплъзващи се филаменти При мускулното съкращение настъпва промяна (приплъзване) във взаимното разположение на актиновите и мио-зиновите нишки. Под това наименование е известен механизъмът на мускулното съкращение.

Прицелни клетки (в смисъл за хормони) Клетки които специфично се повлияват от хормони. Те притежават структури, наречени хормонални рецептори (вж. там), които се свързват специфично с даден хормон. **Хормонални рецептори** Белтъчни структури в клетъчната мембрана, в цитозола, или в клетъчното ядро на определени клетки, наречени прицелни, които специфично се свързват с даден хормон.

Преводна глухота Предизвиква се от наличие на препятствия в провеждане на звуковата вълна през външното ухо.

Прозопагнозия Невъзможност да се разпознава лица на хора.

Промискуитет Полово поведение на приемане на множество различни партньори.

Проприорецептори Обобщаващо понятие за рецепторите в опорно-двигателния апарат.

Псевдохермафродитизъм Смушение в половата диференциация на женски индивиди, когато по време на ембрионалното си развитие са изложени на въздействието на андрогени. При раждането си имат външни полови органи от мъжки тип.

Психо-физичен закон (закон на Weber-Fechner), според който реакцията на рецепторите зависи от относителната стойност на промяната в интензитета на стимула (A/I).

Растежни фактори Биологично активни вещества които се произвеждат в бели кръвни клетки, клетки на съединителната тъкан и др. и предизвикват деление и увеличаване броя на някои видове клетки.

Ретикуларна формация Дифузна мрежа от неврони в мозъчния ствол с множество връзки помежду си. Имат възходящи активиращи влияния върху кората на крайния мозък и регулират състоянието на бодрстване и сън.

Ретина Вътрешната очна обвивка изградена от множество зрителни рецептори и нервни елементи и покрива очното дъно.

Рефлекс Закономерна реакция на организма, която настъпват в отговор на стимули от външната или вътрешната среда на организма и протича със задължителното участие на ЦНС.

Рефлексна дъга Основната структура за рефлексната дейност. Състои се от рецептор, аферентен неврон, нервнен център, еферентен неврон и ефекторен орган.

Рефлексно време Времето от момента на дразнене до получаване на рефлексен отговор.

Рецептивно поле Съвкупността от рецепторите, които предават възбуждане към един неврон.

Рецепторен потенциал Деполяризация на мембраната на рецепторите под действие на съответния стимул. Рецепторният потенциал е амплитудно зависим от интензитета и продължителността на стимула.

Рецептори (за сетивните системи) Това са специализирани клетки или периферни краища на сетивни неврони, които се характеризират с висока възбудимост към определен вид дразнене, наречено адекватно. Те трансформират даден вид енергия в нервнен импулс.

Роговица Предната изпъкнала и прозрачна част на външната очна обвивка.

Родопсин Зрителният пигмент, който се намира в пръчиците.

Светлинна адаптация Промяна в чувствителността на зрителната система в зависимост от промените в околното осветление.

Сексуален отговор Разделя се на четири фази - фаза на желание, на възбуждане, оргазъм и заключителна

фаза.

Сексуалната ориентация Може да бъде хетеросексуална, хомосексуална или бисексуална.

Сензитизация Форма на неасоциативно обучение, което се изразява в засилване на отговора при повтаряне действието на вреден стимул.

Сетивна афазия Смушение в езиковите функции с трудности в разбирането на слуховата и писмена реч.

Сетивна глухота Предизвиква се от увреждане на слуховите рецептори или слуховия нерв.

Сетивна памет Запазване на чисто сетивните белези на обектите със съвсем кратка продължителност, от порядъка на няколко стотин милисекунди.

Сетивни неврони Предават импулси от рецепторите към ЦНС.

Симпатikusов дял Част на ВНС. Състои се от неврони, които се намират в сивото вещество на гръбначния мозък и в периферни ганглии.

Синапс Структурата, която осъществява контакта между два неврона, между неврон и мускулно влакно, или между неврон и жлезиста клетка.

Синдром на Клувер-Бюси При патологични процеси в слепоочните дялове и засягане структури на лимбичната система се появява изключителна кротост и подчиненост, развиват се орални тенденции и хиперсексуалност.

Синдром на Корсаков При него не могат да се запамятат никакви настоящи събития и факти, при добре запазена памет за минали събития.

Синдром на придобита имунна недостатъчност (СПИН) Вирусно заболяване със силно намалена имунна защита на организма. Предава се по полов и кръвен път.

Синдром на Търнър Хромозомна болест. Характеризира се с 45 хромозоми - има само една X полова хромозома и се среща само при жени.

Соматични рефлекс Рефлекс при които ефекторният орган е скелетен мускул.

Соматотопичност Организация на корови полета, при която върху тях се проектират частите на тялото (за соматосетивната или двигателна системи). Така се получават схеми на човешкото тяло с изменени пропорции.

Соматотропен (растежен) хормон Хормон на предния дял на хипофизната жлеза. Усилва процесите на синтеза при обмяната на веществата, костите нарастват и се увеличава телесната маса.

Сомнолентност Състояние на намалена ясност на съзнанието.

СПИН Синдром на придобита имунна недостатъчност (вж. там).

Стереогнозис Възприемане на триизмерността на предметите, което се реализира, когато субмодалностите за допир и кинестезия конвергират към едно корово поле.

Стереотаксичен метод Състои се в триизмерно локализиране на определени мозъчни структури, в които се имплантират електроди или канюли. Осъществява се с помощта на стереотаксичен апарат.

Супрахиазматични ядра Ядра в хипоталамуса разположени над мястото където се кръстостват очните нерви (хиазма оптикум), които имат роля на вътрешен синхронизатор за циркадианните ритми.

Сухожилни рецептори Рецептори разположени в сухожилията, които предават информация за напрежението, което мускулите развиват при своето съкращение.

Събитийно свързани потенциали Активност в ЕЕГ предизвикана от процесите на преработка на сетивна информация и евентуалните отговори на сетивните стимули.

Съкратимост Свойство характерно за мускулните клетки като резултат от процеса на възбуждане. Възбуждането при мускулите се следва от съкращение.

Телесна маса индекс (ТМИ) Изчислява се по следната формула: $\text{ТМИ} = \text{телесна маса (kg)} / \text{ръст (т}^2\text{)}$ и служи за определяне на нормената телесна маса.

Тиреотропен хормон (ТТХ) Хормон на предния дял на хипофизната жлеза. Стимулира функцията на щитовидната жлеза.

Толерантност В смисъл на явление настъпващо при системно приложение на лекарствени средства предизвикващи зависимост. Изразява се в това, че за получаване на същия ефект е необходима по-висока доза.

Тонотопичен принцип Организация на слуховата кора, при която звуци с определена честота попадат в съответни участъци.

Треска (фебрилно състояние, фебрилитет) Болестно повишаване на телесната температура, свързано с изместване на хипоталамичното регулаторно ниво за телесната терморегулация.

Условен дразнител вж. условен рефлекс

Условен рефлекс Вид асоциативно обучение, при което съчетаване на индиферентен дразнител с безусловен рефлекс, превръща индиферентния в условен дразнител т.е. предизвиква реакцията на безусловния рефлекс

Фенилкетонурия Заболяване, при което има генетичен дефект за синтезата на един ензим, който нормално превръща аминокиселината фенилаланин в тирозин. Натрупването на продуктите от неправилната обмяна предизвиква слабоумие и неврологични увреждания.

Фенотип Конкретната проява на наследствените белези.

Фенциклидин Лекарствено средство от групата на психозомиметиците. Има халюциногенно действие и води до дезориентация. Предизвиква наркоманка зависимост.

Фетален алкохол синдром Явява се у деца родени от майки, които по време на бременността са консумирали алкохол. Изразява се в появата на някои малформации и в забавено физическо и умствено развитие.

Хабитуация Най-простата форма неасоциативно обучение, при което отговорът се намалява при многократно повторение на стимула.

Хашиш Екстракт от растение, което съдържа канабис - лекарствено средство от групата на психозомиметиците.

Хероин Морфино-подобно лекарствено средство. Има болкоуспокояващ ефект и създава лекарствена зависимост.

Хидроцефалия Увеличаване количеството на цереброспинална течност и разширение на мозъчните стомахчета. Несъразмерно разраства мозъчната част на черепа. Съпътства се със смущения в психичното и двигателно развитие.

Химиорецептори Рецептори за разтворени в течност химически вещества.

Хипералгезия Засилено болково усещане.

Хиперволемия Състояние на увеличен обем циркулираща кръв.

Хиперполяризацията на клетъчната мембрана Проява на задържане във възбудимите клетки. Изразява се в нарастване на потенциалната разлика от двете страни на мембраната.

Хиперфункция на ендокринни жлези. Състояния, при които има засилена секреция, хиперпродукция на даден хормон и физиологичните ефекти на съответния хормон са засилени.

Хиперхидратация Състояние на повишено водно съдържимо в организма.

Хиповитаминоза Болестните прояви при недостатъчен прием на витамини.

Хиповолия Състояние на намален обем циркулираща кръв (настъпва например при кръвоизлив).

Хйпокамп Част от лимбичната система свързана главно с паметта.

Хипоксия Недостатъчното снабдяване на мозъка с О₂.

Хипофизна жлеза Ендокринна жлеза разположена в турското седло на черепа, свързана с хипоталамуса. Има преден (аденохипофиза) и заден дял (неврохипофиза)

Хипофункция на ендокринни жлези Състояния, при които има намалена секреция, хипопродукция на даден хормон и физиологичните ефекти на съответния хормон са отслабени.

Хлорпромазин Лекарствено антипсихотично средство.

Холинергични неврони Неврони, в които се образуват медиатора ацетил-холин.

Хомеостаза Запазване относителното постоянство на вътрешната среда на организма.

Хомойотермни животни Птици и бозайници с добре развити механизми на терморегулация позволяващи телесната температура да се поддържа постоянна

Хормон на растежа Хормон от предния дял на хипофизната жлеза.

Хромозоми Структурни елементи в ядрото на всички клетки на тялото, които съдържат молекулите ДНК. Броят на хромозомите е постоянен за всеки животински вид. У човека са 46 (23 двойки).

Цветна слепота Аномалия в цветното зрение, което се състои в липса на един или два вида колбички.

Централна глухота Настъпва при лезии в областта на слуховата корова зона.

Централна нервна система (ЦНС) Състои се от гръбначен мозък и главен мозък, в който влизат продълговат мозък, мост, малък мозък, среден мозък, междинен мозък и мозъчни хемисфери.

Цереброспинална течност Течността която изпълва мозъчните стомахчета, централния канал на гръбначния мозък и тясното пространство под мозъчните обвивки, около главния и гръбначния мозък. По състав е близка до състава на кръвната плазма.

Циркадианни ритми (от лат. *circa* "около" и *dies* "ден") Физиологични, биологични и поведенчески явления, които имат 24-часова периодичност с минимум и максимум в някои часове от денонощието.

Цитоархитектоника Видовете неврони и тяхната структурна организация в слоеве в различните части на мозъчната кора.

ЦНС Централна нервна система (вж. там).

Черепномозъчни нерви 12 чифта периферни нерви които изхождат от ядра в мозъчния ствол и инервират структури на главата. 10-ият от тях - блуждаещият нерв инервира вътрешните органи.

Честотно кодиране (за информация в нервната система) Честотата на потенциалите на действие е пропорционална на силата на дразнителя.

Шванови клетки Разположени са около аксоните в периферните нерви и образуват тяхната миелинова обвивка.

Ядрено-магнитен резонанс (ЯМР) Образът на мозъчните структури се получава като изследваното лице се поставя в електромагнитно поле, което действа на атомите на водорода, който изгражда водната молекула (H₂O).

ЯМР Ядрено-магнитен резонанс.