

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МОЗЖЕЧКА  
БЕСПОРОДНЫХ БЕЛЫХ КРЫС НА ЭТАПАХ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА**

Терещенко А.А., Шиян Д.Н., Коба Л.В., Лютенко М.А.

Харьковский национальный медицинский университет

Харьков, Украина

**MORPHOFUNCTIONAL FEATURES OF DEVELOPMENT OF CEREBELLUM  
UNBREED WHITE RATS DURING EARLY ONTOGENESIS**

Tereschenko A.A., Sheyan D.N., Koba L.V., Lyutenko M.A.

Kharkiv National Medical University

Kharkiv, Ukraine

В работе показано, что в течение первых 22 дней постнатальной жизни беспородных белых крыс темп роста массы мозга повышаются с 7 по 12 день, а массы мозжечка сохраняется равномерным в течение всего срока наблюдения.

К 22 дню относительная масса мозга и мозжечка сохраняются на уровне показателей новорожденных животных.

К 22 дню завершается формирование складчатости корковой формации мозжечка и достигается зрелое состояние двигательной активности характерное для данного вида животных.

Ключевые слова: онтогенез, мозг, мозжечок, движения.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение

1. Обзор литературы

1.1. Двигательная функция центральной нервной системы у человека и млекопитающих животных.

1.2. Онтогенез центральной нервной системы.

1.3. Становление рефлексов и развитие движений в онтогенезе человека и некоторых животных.

1.4. Филогенез мозжечка.

1.5. Физиология мозжечка.

1.6. Структурно-функциональная организация мозжечка.

1.7. Развитие двигательной активности и нервного механизма ее регуляции в детском и подростковом возрасте.

2. Материалы и методы.

2.1. Объект исследования

2.2. Этапы исследования

2.3. Определение веса тела

2.4. Определение размеров тела

2.5. Определение массы и линейных размеров мозга и мозжечка белой крысы

2.6. Исследование гистотопографических срезов мозга и мозжечка белой крысы возраста до 22 дней. Метод окраски по Нислю.

Методика окраски

2.6.2 Метод световой микроскопии

2.6. Статистические методы обработки результатов

2.7. Техника безопасности

3. Результаты исследований и их обсуждение

3.1. Макро морфологические показатели белых крыс в раннем онтогенезе

3.2. Динамика развития двигательной активности белых крыс в раннем онтогенезе.

Выводы

Список использованной литературы

Приложение

## Введение

В исследованиях возрастных изменений физиологических систем организма человека в последние годы наблюдается повышенный интерес к наиболее ранним этапам постнатального онтогенеза [28,31].

Это обусловлено рядом причин медико - социального характера: демография, экология и прежде всего, рождаемость детей с отягощённым статусом - недоношенность, функциональная незрелость, врождённые нарушения физиологических систем различного генеза (генетические, инфекционные и др.). Важное место в этом ряду занимают нарушения условий вынашивания – болезни матери, наркомания, алкоголизм, отрицательный эффект неконтролируемого приёма лекарственных препаратов [28].

В связи с этим в экспериментальных доклинических исследованиях необходимо обеспечить максимально детальное оценивание инструментальной и фармакологической эффективности и безопасности известных и новых разрабатываемых методов лечения пациентов раннего возраста.

Объектом исследования на доклиническом этапе являются лабораторные животные, и во многих случаях – это белые крысы.

По оценке физиологического состояния новорожденных животных белые крысы относятся к незрело рождающим (имматурантным) [3].

Человек и при нормальном вынашивании также рождается не зрелым.

По степени незрелости новорожденный крысёнок ближе к не доношено рождённым детям. Однако всего за один месяц ускоренного развития животное становится самостоятельным индивидуумом.

У человека период незрелости самый протяженный среди всех млекопитающих.

Вместе с тем, оба новорождённых – и ребёнок и экспериментальное животное характеризуются незаверщённостью формирования – созревания центральной нервной системы на этапе эмбрионального развития [4].

Общим законам развития физиологических систем является гетерогенность и гетерохронность [5].

Так у недоношенных детей проявляются признаки относительной незрелости ствола мозга и даже спинного мозга, а также вестибулярного и слухового анализатора [6].

Наиболее незрелым к моменту рождения, даже у нормально выношенных детей являются мозжечок и кора больших полушарий, особенно в височной области [7]. В связи с этим у них двигательная активность характеризуется спонтанностью и нескоординированностью.

У недоношенных детей наблюдается низкая двигательная активность, мышечная гипотония, гипорефлексия, тремор конечностей, глазной нистагм. Если эти особенности характеризуются в трёхнедельном возрасте можно предполагать патологию ЦНС [8].

У новорожденных белых крысят, по общей оценке наблюдается существенная незавершенность развития: они не зрячие, не открыто наружное ухо, они не обнаруживают элементов двигательной активности.

Согласно данным литературы, это обусловлено существенным отставанием в структурно функциональном созревании нервно-мышечном аппарате [9].

Но в доступной литературе нам не удалось найти информации о последовательности становления двигательной активности белых крыс (начиная от первого дня и до реализации свободного передвижения в пространстве).

Нет в источниках информации о возрастных изменениях мозжечка и оценке корреляций двигательной активности, начиная от периода новорожденности и на протяжении первого месяца онтогенеза.

В связи с этим целью данной работы явилось изучение морфофункциональных особенностей развития мозжечка белых крыс на этапе раннего онтогенеза.

Исходя из этого, были поставлены следующие задачи:

- 1) Проследить и захронометрировать развитие двигательной активности белых крыс, начиная с первого дня и до двадцати двух дней.
- 2) Провести макроморфологическую оценку параметров мозжечка на том же отрезке онтогенеза.
- 3) Сравнить рост и развитие мозжечка по отношению к росту и развитию белой крысы в течение первого месяца жизни
- 4) Оценить относительный прирост размеров и веса мозжечка по отношению к мозгу и телу животного на этом этапе развития.

## **Глава I.**

### **1.1. ДВИГАТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ЧЕЛОВЕКА И МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЖИВОТНЫХ.**

#### **Организация деятельности двигательных систем мозга**

Двигательная функция - одна из важнейших функций животного организма, широко представлена в мозге всех млекопитающих, в том числе и человека. Эта функция в мозге устроена иерархично (поэтапно).

Каждый новый морфологический этаж мозга, каждый очередной функциональный уровень приносит с собой новые полноценные движения.

Двигательная функция человека достигла наивысшего развития в связи с прямохождением и трудовой деятельностью. Очень важным биомеханическим свойством опорно-двигательного аппарата организма животных и человека является наличие в скелете большого числа степеней свободы. Это обусловлено наличием множества звеньев в скелете, а также многоосных суставов. С одной стороны многозвенность скелета обеспечивает большую свободу движений, но с другой - сильно затрудняет управление такой сложной системой.

В каждом конкретном двигательном акте используются только некоторые движения, но ЦНС постоянно контролирует (ограничивает) остальные, осуществляя координацию движений, что, в свою очередь, сообщает движению устойчивость. Нарушения этой функции ЦНС приводит к характерным патологическим изменениям двигательной активности человека и животных.

Существуют два типа коррекций движений: при помощи обратных связей и на основе программы. Первый тип коррекций, как правило, выполняется при медленных движениях, в том числе тогда как второй при быстрых.

В коррекции движений участвуют не только мышечные, суставные рецепторы, но и рецепторы вестибулярного, зрительного слухового аппаратов и кожи.

Длина мышцы, необходимая для данного движения (положение мышцы), полностью задается её жесткостью: отношением длины мышцы к растягивающей её силе. Этот параметр в мышце регулируется специальным механизмом - рефлексом на расстояние, центральное звено рефлексорной дуги которого локализуется в спинном мозге.

Совершение движений особенно произвольных требует сенсорной коррекции. Её нарушения вызывают расстройства координации относительно порядка (очередности) выполнения отдельных движений в осуществлении целостного двигательного акта.

Сенсорные коррекции реализуются системами (центральными нервными структурами, системами центральных нейронов), организация которых усложняется от нижних этажей управления двигательными актами к иерархически более высоким.

При этом используется информация о разнообразных сенсорных сигналах после глубокой интеграционной обработки. Такие системы центральных нейронов мозга (сенсорные поля) рассматриваются как уровни построения, как отдельных движений, так и целостных двигательных актов определённой степени сложности.

В реализации функций этих систем, особенно занимающих иерархически более высокий уровень, существенное значение имеет автоматизация движений - передача управления определенными двигательными реакциями на нижнем уровне.

Таким образом, в регуляции фазной (динамической) и позной (статической) активности мышц принимают участие различные структуры мозга - спинной мозг, ствол мозга, мозжечок, таламус, базальные ганглии и кора больших полушарий. Каждый отдел мозга выполняет определенные задачи, или функции, конкретный характер которых зависит от вида мышечной деятельности.

В расположении структур, отвечающих за удержание позы и регуляцию движений (т. е. двигательных, или моторных, центров), прослеживается четкая иерархия, отражающая постепенное усовершенствование двигательных функций в процессе эволюции, которое сопровождалось не только перестройкой существовавших двигательных систем, но и надстраиванием новых (контролирующих) структур, отвечающих за определенные программы движения.

### **Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности**

С участием спинного мозга осуществляются относительно наиболее простые процессы рефлекторной регуляции деятельности скелетных мышц.

Универсальный принцип рефлекторной деятельности спинного мозга - принцип общего конечного пути (принцип Шеррингтона).

Общий конечный путь - это совокупность нейронов спинного мозга, формирующих нервный центр определенного рефлекса, которые получают информацию от множества афферентных входов, но при этом передают ее по гораздо меньшему числу эфферентных путей к соответствующим эффекторам, в том числе к скелетным мышцам (соотношения количества волокон в задних и передних корешках спинного мозга 5:1).

Нередко территория конечного пути разных рефлексов перекрывается и тогда проявляется тот, центральные нейроны которого (конечный путь рефлекса) доминирует по своей активности.

При осуществлении рефлекторной деятельности отдельные рефлексы спинного мозга взаимодействуют друг с другом, образуя функциональные системы (комплексы), в которых важное значение имеет обратная афферентация. Она позволяет нервному центру оценить и внести необходимые коррективы в осуществление определенной рефлекторной реакции (например, рефлекс на растяжение мышцы).

Миотатические рефлексы (синонимы - рефлексы на растяжение, стреч-рефлексы) - это группа рефлексов (например, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс), которые обычно называют сухожильными. В основе миотатического рефлекса лежит отрицательная обратная связь от мышечных веретен к альфа-мотонейронам. Эти рефлексы играют важную роль в поддержании тонуса при сохранении позы и осуществления движения.

Среди спинальных рефлексов принято выделять в качестве самостоятельной группы - рефлексы конечностей учитывая характер ответной реакции, в ней выделяют четыре группы:

- 1). Сгибательные
- 2). Разгибательные
- 3). Ритмические
- 4). Познотонические

Состояние мышцы контролируется двумя типами рецепторов мышечными веретенами, передающими информацию о длине мышцы и скорости изменения этой длины, и сухожильным рецептором, который сигнализирует о силе мышечного сокращения.

### **Роль ствола мозга в регуляции двигательных функций**

Ствол мозга, к которому относятся продолговатый мозг, мост и средний мозг, содержит структуры, принимающие участие в регуляции мышечной активности. Это двигательные ядра черепно-мозговых нервов, вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация, нейроны покрышки четверохолмия (тектум), а также черная субстанция, которая функционально связана с базальными ганглиями.

Стволовые рефлексы регуляции позы и равновесия запускаются с рецепторов вестибулярного аппарата, проприорецепторов шеи, рецепторов сетчатки и тактильных рецепторов.

Эфферентные влияния из моторных центров ствола распространяются на мускулатуру конечностей и туловища по четырем нисходящим путям: вестибулоспинальному, руброспинальному, латеральному и медиальному ретикулоспинальному.

Через стволовые моторные центры по указанным путям осуществляется регуляция установки тела в пространстве, направленная на сохранение нормальной позы тела и

равновесия. Эти рефлексy изучены голландским физиологом Р. Магнусом (1924), который разделил их на две группы: статические и статокинетические.

Статические рефлексy обуславливают положение тела и его равновесие в состоянии покоя. Магнус их разделил на рефлексy позы (положения тела) и выпрямительные рефлексy.

Рефлексy позы возникают при изменениях положения головы (сдвиг центра тяжести) и направлены на сохранение при этом нормальной позы.

Афферентные импульсы поступают с рецепторов отолитового аппарата и проприорецепторов мышц шеи.

При перерезке между продолговатым и средним мозгом формируется бульбарный организм. Наиболее яркой особенностью его в двигательных функциях является децеребрационная ригидность. Такой организм имеет статические рефлексy позы (шейные, лабиринтовые), но у него отсутствуют выпрямительные рефлексy, локомоция, произвольные движения.

Вестибулярные ядра представляют собой скопления нейромышечных нейронов продолговатого мозга и моста. Нейроны вестибулярных ядер возбуждают альфа-мотонейроны разгибателей и одновременно по механизму реципрокной иннервации тормозят альфа-мотонейроны сгибателей. Благодаря этому при раздражении вестибулярного аппарата так меняется тонус верхних и нижних конечностей, что, несмотря на изменение положения головы и шеи, равновесие тела не нарушается.

Красное ядро расположено в области среднего мозга. Нейроны этого ядра получают информацию от коры головного мозга, мозжечка, а также от базальных ядер. Красное ядро получает необходимую информацию о положении тела в пространстве, о состоянии мышечной системы и кожных покровов, красное ядро вместе с вестибулярными ядрами участвует в регуляции позы.

Ретикулярная формация ствола мозга - это структура, содержащая нейроны и идущая в ростральном (к коре) направлении от спинного мозга к таламусу и коре больших полушарий. Помимо участия в обработке сенсорной информации (неспецифический канал) ретикулярная формация выполняет и функцию двигательной системы. Нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга оказывают такое же влияние на нейроны спинного мозга, как и нейроны красного ядра - при своем возбуждении они активируют альфа-мотонейроны сгибателей и тормозят альфа-мотонейроны разгибателей. Нейроны ретикулярной формации моста, наоборот, действуют подобно нейронам вестибулярных ядер, т. е. повышают активность альфа-мотонейронов разгибателей и тормозят активность альфа-мотонейронов сгибателей. Поэтому ретикулярная формация также принимает участие в



регуляции позы. Вероятно, вследствие того, что ретикулярная формация является коллектором неспецифического сенсорного потока, она, используя эту информацию, участвует в регуляции мышечной активности.

Статические рефлексы направлены на изменение тонуса скелетных мышц при изменении положения тела в пространстве, а также на перераспределение тонуса мышц, направленное на восстановление нормальной позы, если человек или животное выведено из нее. В связи с этим статические рефлексы условно делят на познотонические и выпрямительные. Выпрямительные рефлексы проявляются в том, что человек или животное из "непривычного", не свойственного для него положения, переходит в естественное положение.

Сгибательные рефлексы делятся на фазные и тонические.

Фазные рефлексы - это однократное сгибание конечности при однократном раздражении кожи или проприорецепторов. Одновременно с возбуждением мотонейронов мышц-сгибателей происходит реципрокное торможение мотонейронов мышц-разгибателей. Рефлексы, возникающие с рецепторов кожи, являются полисинаптическими, они имеют защитное значение. Рефлексы, возникающие с проприорецепторов, могут быть моносинаптическими и полисинаптическими, например шейные познотонические рефлексы. Фазные рефлексы с проприорецепторов участвуют в формировании акта ходьбы.

Тонические сгибательные, а также разгибательные рефлексы возникают при длительном растяжении мышц, их главное назначение - поддержание позы. Тоническое сокращение скелетных мышц является фоновым для осуществления всех двигательных актов. Осуществляемых с помощью фазических сокращений мышц.

#### **Участие мозжечка в регуляции двигательной активности**

Основные функции мозжечка - регуляция позы и мышечного тонуса, координация медленных движений и рефлексов поддержания позы и коррекция быстрых целенаправленных движений, формируемых двигательной корой больших полушарий. При этом считается, что каждая область мозжечка (архиоцеребеллум, палеоцеребеллум и неоцеребеллум) выполняет определенные функции в процессах координации мышечной деятельности.

Архиоцеребеллум (или внутренняя часть) регулирует активность вестибулярных ядер продолговатого мозга и нейронов ретикулярной формации моста. Тем самым он влияет на процессы равновесия и формирования позы. За счет клеток Пуркинье регулирует состояние нейронов ядра шатра (тормозит их активность при возбуждении клеток Пуркинье или, наоборот, повышает их активность при торможении клеток Пуркинье). В свою очередь, возбуждение нейронов ядра шатра активирует нейроны вестибулярных ядер и нейроны

ретикулярной формации моста, результатом чего является рост активности альфамотонейронов мышц-разгибателей. Деятельность архиеocerebellума основана на информации, поступающей от рецепторов вестибулярного аппарата по вестибуломозжечковым волокнам, входящим в состав ядерно-мозжечкового пути.

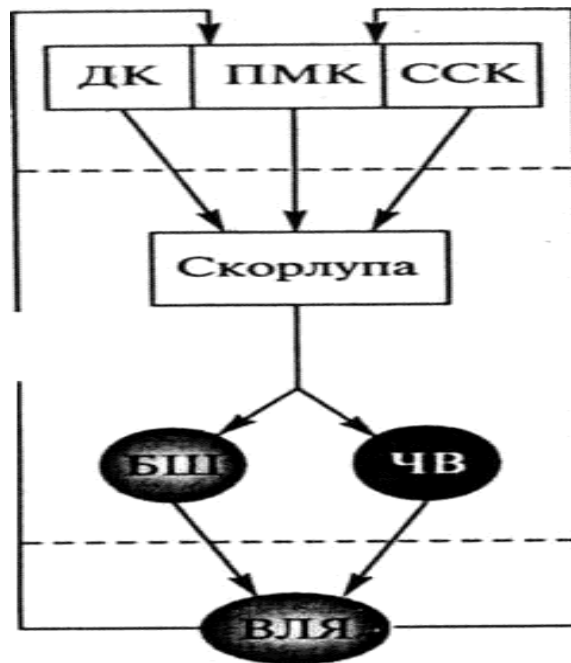
Функция палеocerebellума (или средней части мозжечка) - это взаимная координация позы и целенаправленного движения, а также коррекция выполнения сравнительно медленных движений на основе механизма обратной связи. Эта функция реализуется с участием двух промежуточных ядер мозжечка - пробковидного и шаровидного, которые влияют на активность красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга. Деятельность палеocerebellума основана на информации, поступающей от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, а также от двигательной коры. Функция коррекции медленных движений имеет важное значение в процессе обучения. Однако она не может быть реализована при выполнении быстрых и очень сложных движений, т. е. в условиях дефицита времени.

Неocerebellум (или латеральная часть мозжечка) играет важную роль в программировании сложных движений, выполнение которых происходит без использования механизма обратных связей. Деятельность неocerebellума основана на информации, поступающей от ассоциативных зон коры ("замысел"). Предполагается, что мозжечок программирует каждый следующий шаг на основе информации о предыдущем.

Стрипаллидарная (стриарная) система включает в себя базальные ядра (ограда, хвостатое ядро и чечевицеобразное ядро, которое белыми пластинками подразделяется на три части скорлупу и бледный шар, состоящий из внутреннего и внешнего отделов), а также к ней также относят субталамическое (Люисово тело) ядро и черное вещество среднего мозга.

Филогенетически, а также по функциональным критериям, структуры, формирующие базальные ганглии принято делить на древнюю часть - палеостриатум и новую - неостриатум. Палеостриатум представлен бледным шаром. Неостриатум, впервые появляется у рептилий, состоит из хвостатого ядра и скорлупы, которые формируют полосатое тело и стриатум. Филогенетически наиболее молодой частью этой системы является ограда, расположенная между скорлупой и островковой корой.

Оценивая связи базальных ганглиев в целом, можно отметить, что эта структура является промежуточным звеном (станцией переключения), схема петель связывающей ассоциативную и, частично, сенсорную кору с двигательной корой.



1

Рис. 1.1. Схема функциональных петель, проходящих через базальные ганглии (по Р.Шмидту, 1996, с изменениями): 1 - скелетно-моторная петля; 2 - глазодвигательная петля; 3 - сложная петля; ДК - двигательная кора; ПМК - премоторная кора; ССК - соматосенсорная кора; ПФК - префронтальная ассоциативная кора; П8 - поле 8 фронтальной коры; П7 - поле 7 теменной коры; ФАК - фронтальная ассоциативная кора; ВЛЯ - вентролатеральное ядро; МДЯ - медиодорсальное ядро; ПВЯ - переднее вентральное ядро; БШ - бледный шар; ЧВ - черное вещество связывания премоторной, двигательной и соматосенсорных областей коры со скорлупой базальных ядер, импульсация из которой идет в бледный шар и черное вещество и далее через двигательное вентрикулярное ядро возвращается в премоторную область коры (поле 6).

В структуре связей базальных ганглиев выделяют несколько параллельно действующих функциональных петель соединяющих базальные ганглии и кору больших полушарий.

В регуляции осуществления определенных двигательных актов участвуют скелетно-моторная и глазодвигательная петли.

Скелетно-моторная петля формируется в результате считают, что эта петля служит для регуляции таких параметров как амплитуда, сила направление.

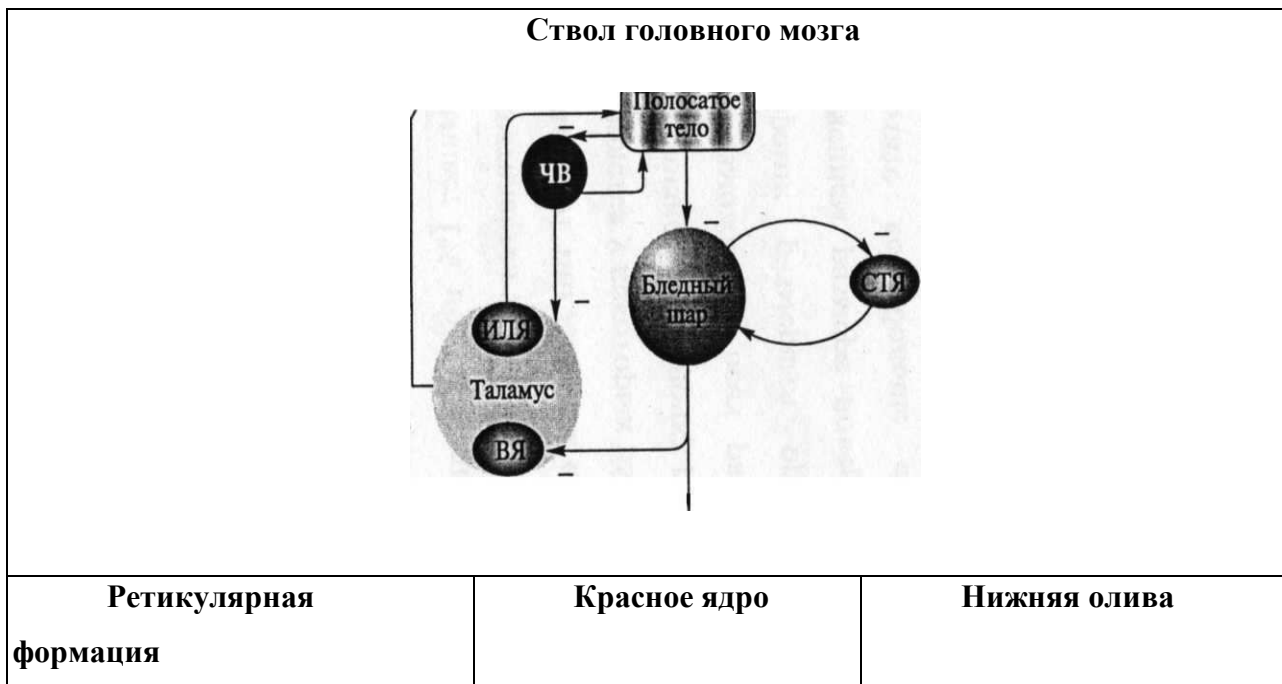


Рис. 1.2. Схема основных афферентных и эфферентных связей базальных ганглиев:

ЧВ - черное вещество; СТЯ - субталамическое ядро; ВЯ - вентральные ядра; ИЛЯ - интраламминарное ядро; «+» - возбуждающие и «-» - тормозные влияния

### Участие таламуса в регуляции двигательных функций

Таламус, как коллектор почти всей сенсорной информации, производит обработку этой информации, до того как она поступает в соответствующие участки коры. Точность этой обработки во многом определяет возможность использования сенсорной информации в процессах управления движением. В этом процессе участвуют все три вида ядер таламуса - специфические, или релейные, неспецифические и ассоциативные.

Таламус обрабатывает поток импульсов, идущих к нему от мозжечка, хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции, и затем пересылает ее в моторные зоны коры. Тем самым таламус участвует в формировании двигательных программ сложных произвольных движений.

Кроме передачи проекционных влияний на кору, нейронные сети таламуса могут сами осуществлять замыкание рефлекторных путей без участия коры головного мозга, а также принимать участие в организации ряда сложных рефлекторных реакций, в том числе двигательных. Так, у "таламических" животных, т. е. при полном удалении коры и подкорковых ядер, но при сохраненном таламусе, сохраняются не только простые движения, но и сложные цепи двигательных реакций. За счет этих реакций совершаются передвижение в пространстве (локомоции) и сложные двигательные реакции, для которых необходима

интеграция соматических мышц и мускулатуры внутренних органов (т. е. глотание, сосание, жевание). При повреждении таламуса все эти двигательные реакции нарушаются. Таламус, помимо огромного входящего афферентного потока, имеет широкие эфферентные связи с другими структурами ЦНС, в частности с базальными ядрами, гипоталамусом, гиппокампом, ядрами миндалевидного комплекса. Благодаря такой интегративной функции таламус участвует в организации и реализации механизмов инстинктов, влечений, эмоций, в том числе в организации их двигательных компонентов.

### **Роль коры в регуляции двигательных функций**

Моторные зоны коры у приматов и человека расположены в предцентральной области, т. е. в передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин. Кроме них, на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область. Электрическая стимуляция различных участков моторной коры вызывает четкие, координированные двигательные реакции, а также (при слабом раздражении) сокращения отдельных мышц противоположной половины тела. В моторную кору приходит афферентация от тактильных, проприорецептивных, вестибулярных, висцеральных, зрительных и слуховых рецепторов, как непосредственно от соответствующих проекционных, так и от ассоциативных областей коры. Особое значение для деятельности моторной коры имеет афферентация, поступающая в нее от рецепторов мышц, сухожилий и суставов. Вход в моторную кору от проприорецепторов мышц топически специфичен. Это обеспечивает реализацию рефлексов, замыкающихся через пирамидные клетки непосредственно на альфа-мотонейронах спинного мозга. Такая организация лежит в основе высокой степени самоорганизации и совершенствования движения путем коррекции управления движениями на основе сигналов обратной связи.

Структурами коры, ответственными за замысел и организацию движения являются основные ассоциативные зоны коры: лобная ассоциативная область и теменная ассоциативная область. Лобная ассоциативная область, участвуя в реализации психических процессов, одновременно является местом организации целенаправленной деятельности, в том числе за счет принятия решения и формирования программы действия. Эта область у человека имеет также непосредственное отношение к формированию устной (моторный, или речедвигательный, центр Брока) и письменной речи. Информация о замысле движения передается соответствующим центрам моторной коры, которые направляют двигательные команды к альфа-мотонейронам спинного мозга (по пирамидному пути), а также к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам и ретикулярной формации ствола мозга (по экстрапирамидному пути).

По современным данным, первичная моторная кора управляющая движениями туловища и конечностей, соответствует полям 4 и 6 (по Бродману). Ростральнее находятся корковые поля, управляющие движениями глаз (поле 8-10) и речи (поле 44,46). Анатомическим признаком моторных областей коры является агранулярность (не выраженность IV слоя коры). Кроме первичной моторной коры, в двигательном контроле у высших млекопитающих участвуют также премоторная, дополнительная моторная области коры, а также 5 поле (ростральная теменная кора).

Нисходящие пути двигательного контроля млекопитающих в соответствии с организацией их спинальных механизмов принято делить на латеральные (кортико - и руброспинальные) и медиальные (вестибуло - и ретикулоспинальные) проводящие системы. Латеральные проводящие системы в филогенезе млекопитающих возникли позже медиальных и обслуживают преимущественно движения конечностей, в том числе связанные с локомоцией. В отличие от этого медиальные системы преимущественно имеют отношение к рефлексам позы и установки головы и тела в пространстве.

Локальное повреждение первичной моторной коры у обезьян вызывает вялый паралич соответствующих частей тела, однако, через 1-2 недели. движения в мышцах восстанавливаются, за исключением мышц фалангов пальцев, которые остаются спастичными.

Четвероногие (кошки, собаки) сразу после удаления моторной коры не могут стоять и ходить, у них исчезают реакция постановки лапы на опору и способность переступать по движущейся относительно животного поверхности, например по ленте тредбана.

## 1.2 ОНТОГЕНЕЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Показателем функциональной зрелости ЦНС является миелинизация проводящих путей, от которой зависит скорость проведения возбуждения в нервных волокнах, величина ПП и ПД, точность и скорость двигательных реакций в раннем онтогенезе. Миелинизация различных путей в ЦНС происходит в таком же порядке, в каком они развиваются в филогенезе. Общее число нервных клеток в составе ЦНС достигает наибольшей величины в первые 20-24 недели антенатального периода и остается относительно постоянным вплоть до зрелого возраста, лишь незначительно уменьшается в период раннего постнатального онтогенеза.

Центральный и периферический отделы нервной системы человека развиваются из единого эмбрионального источника - эктодермы. В процессе развития зародыша она закладывается в виде так называемой нервной пластинки - группы высоких, быстро размножающихся клеток по средней линии зародыша. На 3-й неделе развития нервная

пластинка погружается в подлежащую ткань, принимает форму желобка, края которого несколько приподнимаются над уровнем эктодермы в виде нервных валиков. По мере роста зародыша нервный желобок удлиняется и достигает каудального конца зародыша. На 19-й день развития начинается процесс смыкания нервных валиков над желобком, в результате чего образуется длинная полая трубка - нервная трубка, располагающаяся непосредственно под поверхностью эктодермы, но отдельно от последней. При замыкании нервного желобка в трубку и срастании его краев материал нервных валиков оказывается зажатым между нервной трубкой и смыкающейся над ней кожной эктодермой. При этом клетки нервных валиков перераспределяются в один слой, образуя ганглиозную пластинку - зачаток с очень широкими потенциями развития. Из этого эмбрионального зачатка образуются все нервные узлы соматической периферической и вегетативной нервных систем, включая внутриорганные нервные элементы. Процесс замыкания нервной трубки начинается на уровне 5-го сегмента, распространяясь как в головном, так и в каудальном направлении. К 24-му дню развития он заканчивается в головной части, сутками позже - в каудальной. Каудальный конец нервной трубки временно смыкается с задней кишкой, образуя нейроэнтеральный канал. Сформировавшаяся нервная трубка в головном конце, на месте образования будущего головного мозга, расширяется. Более тонкая каудальная часть ее преобразуется в спинной мозг. Параллельно с формированием нервной трубки происходит образование других структур (хорда, мезодерма), которые вместе с нервной трубкой составляют так называемый комплекс осевых зачатков. С образованием комплекса осевых зачатков зародыш человека, лишенный ранее оси симметрии, приобретает билатеральную симметрию. Теперь уже совершенно отчетливо в нем различимы головной и каудальный отделы, правая и левая половины туловища. Развитие различных отделов центральной и периферической нервных систем в пре- и постнатальном онтогенезе человека происходит неравномерно. Особенно сложный путь развития проходит центральная нервная система. Клетки сформированной нервной трубки, которые в своем дальнейшем развитии дадут начало как нейронам, так и глиоцитам, носят название медуллобластов. Клеточные элементы ганглиозной пластинки, обладающие, по-видимому, такими же гистогенетическими потенциями, называются ганглиобластами. Следует отметить, что на начальных этапах дифференцировки нервной трубки и ганглиозной пластинки их клеточный состав однороден. В своей дальнейшей дифференцировке медуллобласты детерминируются частью в нейтральном направлении, превращаясь в нейробласты, частью в нейроглиальном направлении, образуя спонгиобласты. Нейробласты отличаются от нейронов значительно меньшей величиной, отсутствием дендритов и синаптических связей (следовательно, они не включены в рефлекторные дуги), а также отсутствием субстанции Ниссля в цитоплазме.

Однако они уже имеют слабовыраженный нейрофибрилярный аппарат, формирующий аксон и характеризуются отсутствием способности к митотическому делению. В спинальном отделе первичная нервная трубка рано делится на три слоя: внутренний - эпендимный, промежуточный - мантийный (или плащевой) и наружный светлый - краевую вуаль. Эпендимный слой дает начало нейронам и глиальным клеткам (эпендимоглии) центральной нервной системы. В его составе обнаруживаются нейробласты, которые впоследствии мигрируют в мантийный слой. Остающиеся в эпендимном слое клетки прикрепляются к внутренней пограничной мембране, посылают наружу отростки, участвуя тем самым в образовании наружной пограничной мембраны. Они носят название спонгиобластов, которые в случае утери связи с внутренней и наружной пограничными мембранами превратятся в астроцитобласты. Те клетки, которые сохраняют свою связь с внутренней и наружной пограничными мембранами, превратятся в эпендимные глиоциты, выстилающие у взрослого центральный канал спинного мозга и полости желудочков мозга. Они приобретают в процессе дифференцировки реснички, способствующие току цереброспинальной жидкости. Эпендимный слой нервной трубки, как в туловищном, так и в головном ее отделе сохраняет до сравнительно поздних стадий эмбриогенеза потенцию к образованию весьма разнообразных тканевых элементов нервной системы.

В мантийном слое развивающейся нервной трубки располагаются нейробласты и спонгиобласты, дающие при дальнейшей дифференцировке астроглию и олигодендроглию. Этот слой нервной трубки является наиболее широким и насыщенным клеточными элементами. Краевая вуаль - наружный, самый светлый слой нервной трубки не содержит клеток, будучи выполненным их отростками, кровеносными сосудами и мезенхимой. Особенностью клеток ганглиозной пластинки является то, что их дифференцировке предшествует период миграции в более или менее удаленные от первоначальной их локализации участки тела зародыша. Наиболее короткую миграцию претерпевают клетки, составляющие закладку спинномозговых узлов. Они спускаются на незначительное расстояние и располагаются по бокам от нервной трубки сначала в виде рыхлых, а затем более плотных крупных образований. У зародыша человека 6-8 недели развития спинномозговые узлы представляют собой очень большие образования, состоящие из крупных отростчатых нейронов, окруженных олигодендроглией. С течением времени нейроны спинномозговых ганглиев преобразуются из биполярных в псевдоуниполярные. Дифференцировка клеток внутри ганглиев происходит асинхронно. Значительно более отделенную миграцию претерпевают те клетки, которые мигрируют из ганглиозной пластинки в ганглии пограничного симпатического ствола, ганглии превертебральной локализации, а также в мозговое вещество надпочечников. Особенно велика протяженность



путей миграции нейробластов, вселяющихся в стенку кишечной трубки. Из ганглиозной пластинки они мигрируют по ветвям блуждающего нерва, достигают желудка, тонкой и наиболее краниальных частей толстой кишки, давая начало интрамуральным ганглиям. Именно столь длительным и сложным путем миграции структур, *in situ* управляющих процессом пищеварения, объясняется частота различного рода поражений этого процесса, возникающих как внутриутробно, так и после малейших нарушений диеты ребенка, особенно новорожденного или ребенка первых месяцев жизни. Головной конец нервной трубки после ее замыкания очень быстро подразделяется на три расширения - первичные мозговые пузыри. Сроки их образования, скорость клеточной дифференцировки и дальнейших преобразований у человека очень велики, Это позволяет рассматривать цефализацию - опережающее и преимущественное развитие головного отдела нервной трубки как видовой признак человека. Полости первичных мозговых пузырей сохраняются в мозге ребенка и взрослого в видоизмененной форме и образуют полости желудочков и Сильвиева водопровода. Самым ростральным отделом нервной трубки является передний мозг (prosencephalon); за ним следует средний (mesencephalon) и задний (rhombencephalon). В последующем развитии передний мозг делится на конечный (telencephalon), включающий полушария большого мозга и некоторые базальные ядра, и промежуточный (diencephalon). С каждой стороны промежуточного мозга вырастает глазной пузырь, формирующий нервные элементы глаза. Средний мозг сохраняется как единое целое, но в процессе развития в нем происходят значительные изменения, связанные с образованием специализированных рефлекторных центров, имеющих отношение к работе органов чувств: зрению, слуху, тактильной, болевой и температурной чувствительности.

### 1.3 СТАНОВЛЕНИЕ РЕФЛЕКСОВ И РАЗВИТИЕ ДВИЖЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕЛОВЕКА И НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ

Основные жизненно важные рефлекторные акты, генетически закрепившиеся в ходе эволюции, проявляются на определенных стадиях онтогенеза. На базе этих врожденных реакций вырабатываются многообразные приобретенные рефлексы, обеспечивающие индивидуальный опыт в поведении. Чем выше по своей организации животное, тем больший удельный вес в ходе развития занимают условно рефлекторные формы поведения. Доминирующее значение они приобретают у высших животных и человека.

В процессе развития рефлекторной деятельности ребенка 1-го года жизни обращают на себя внимание непостоянство и вариабельность отдельных рефлексов, а также меняющийся уровень рефлекторной возбудимости. В раннем возрасте все кожно-мышечные, сухожильные, шейно-тонические и лабиринтные рефлексы, осуществляемые через

нижележащие отделы мозга, чрезвычайно повышены. Повышение рефлекторной возбудимости отмечается вплоть до второго полугодия жизни ребенка, после чего она постепенно снижается до уровня, соответствующего взрослому человеку. Высокая общая рефлекторная возбудимость и наличие ряда специфических рефлексов (хоботковый, хватательный, Моро, Бабинского и др.) являются следствием недостаточного развития в ранний период коры большого мозга и тесно связанных с ней ближайших подкорковых образований, т.е. отсутствием с ее стороны регулирующих влияний на нижележащие центры. В полной мере эти влияния устанавливаются в течение первых лет жизни ребенка и во многом зависят от благоприятных факторов внешней среды и педагогических воздействий. Вследствие морфологической и функциональной незрелости структур ЦНС, недостаточности элементарных механизмов возбуждения и торможения у новорожденных оказываются несовершенными многие проявления их двигательной активности. Спонтанные периодические движения новорожденного беспорядочны, хаотичны, в них участвуют конечности, голова и туловище. Тем не менее, наблюдаются и координированные ритмические сгибания и разгибания. Периоды двигательной активности отчетливо преобладают над периодами полного покоя.

Мышечный тонус у новорожденных поддерживается импульсами, идущими от проприорецепторов, кожных терморецепторов и даже рецепторов растяжения легких, активирующихся при вдохе.

Для новорожденного, как и для плода, характерна ортотоническая поза как следствие некоторой гипертензии мышц-сгибателей.

Отличительными особенностями рефлексов новорожденных являются генерализованный характер их проявления и обширность рефлексогенной зоны вызова того или иного рефлекса. Эти свойства рефлексов объясняются, во-первых, отсутствием над ними контроля со стороны головного мозга; во-вторых, относительно облегченной иррадиацией процесса возбуждения в ЦНС. Причиной иррадиации возбуждения является слабость процессов торможения. С возрастом рефлексы становятся более совершенными: генерализованность уменьшается, рефлексогенные зоны рефлексов суживаются.

Ряд рефлексов новорожденного постепенно исчезает, но многие из них подвергаются лишь угнетению в результате развивающихся тормозных влияний со стороны вышележащих отделов мозга, особенно коры большого мозга, на нижележащие центры.

1. Пищевые: сосательный и глотательный рефлексы появляются при механическом, тепловом и вкусовом раздражении рецепторов ротовой и околоротовой областей. Так, если вложить ребенку в рот соску, он начинает совершать активные сосательные движения. Сосательный рефлекс исчезает к концу 1-го года жизни.

2. **Защитные:** *мигательный рефлекс* - мигание при освещении глаз или раздражении поверхности носа, век, ресниц, роговой оболочки глаз; *зрачковый рефлекс* - уменьшение диаметра зрачка при освещении; *рефлекс отдергивания конечности* в ответ на болевое раздражение.

3. **Двигательные:** хватательный рефлекс (рефлекс Робинсона), рефлекс обхватывания (рефлекс Моро), подошвенный рефлекс (рефлекс Бабинского), коленный рефлекс - сгибание (у взрослых разгибание) в коленном суставе при ударе по сухожилию четырехглавой мышцы бедра ниже коленной чашечки. *Хоботковый рефлекс* *Поисковый рефлекс* (поиск груди матери) - опускание губ, отклонение языка и поворот головы в сторону раздражителя при поглаживании кожи в области угла рта. Рефлекс ярче выражен у голодного ребенка; исчезает к концу 1-го года жизни. Рефлекс ползания (рефлекс Бауэра).

4. **Тонические:** *лабиринтный рефлекс* вызывается изменением положения головы в пространстве. У ребенка, лежащего на спине, повышен тонус разгибателей шеи, спины, ног. Если ребенка перевернуть на живот, то увеличивается тонус сгибателей шеи, спины, конечностей. *Рефлекс Кернига:* у лежащего на спине ребенка сгибают ногу в тазобедренном и коленном суставах, затем пытаются разогнуть ногу в коленном суставе. Рефлекс считается положительным, если сделать это не удастся; исчезает после 4 мес.

5. **Ориентировочный.** Возникает на достаточно сильные неожиданные раздражения экстерорецепторов (вспышка света, звук), выражается вздрагиванием ребенка с последующим «замиранием». Уже в конце 1-й недели после рождения ребенок поворачивает глаза и голову в сторону источников света и звука. Отмечается начальное несовершенное слежение за ярким перемещающимся в одной плоскости объектом. Ориентировочный рефлекс является основой выработки будущих условных рефлексов на звуковые и световые раздражители.

Интеграция всех двигательных реакций у новорожденного ребенка реализуется на уровне *таламопаллидарных структур*.

### **Общая характеристика двигательных навыков детей в раннем онтогенезе.**

Характер движений ребенка в раннем онтогенезе определяется, во-первых, степенью зрелости ЦНС, во-вторых, как и у взрослых, усвоением двигательных навыков, которые для ребенка в раннем онтогенезе практически все новые. Совершенствование движений в их постепенной экономизации, автоматизации, обеспечиваемой деятельностью стриопаллидарной системы.

Стриарная система является более «молодой», чем паллидарная, как в филогенетическом, так и в онтогенетическом отношении. Она впервые появилась лишь у

птиц, у человека формируется к концу внутриутробного периода, несколько позже, чем паллидум (бледный шар).

Потребности движений, носящих целенаправленный, производственный характер, уже не может удовлетворить экстрапирамидная система. В коре переднего мозга создается в процессе эволюции высший аппарат, координирующий согласованную функцию пирамидной и экстрапирамидной систем, руководящих выполнением сложных движений. Однако, перейдя в субординированное, «подчиненное» положение, стриопаллидарная система не утратила присущих ей функций. Процесс обучения какому-либо движению, направленный на автоматизацию двигательного акта, имеет две фазы. Во время первой фазы, которую условно называют паллидарной, движение чрезмерно, излишне по силе и длительности сокращения мышц. Вторая фаза рационализации движения заключается в постепенной отработке оптимального для данного индивида энергетически рационального, максимально эффективного (при минимальной затрате сил) способа движения. Стриопаллидарная система является важнейшим инструментом в выработке двигательных автоматизмов, которые у взрослого человека целенаправленно подбираются и реализуются высшими корковыми центрами праксиса. Относительная «паллидарность» ребенка обусловлена не только незрелостью стриатума, но и тем, что ребенок еще находится в стадии двигательного обучения в первой, паллидарной, фазе его. Чем старше ребенок, тем все большее число двигательных актов автоматизировано, т.е. перестало быть «паллидарными». Спинной мозг новорожденного представляет собой анатомически и гистологически вполне дифференцированную обеспечивающую на необходимом уровне рефлекторную деятельность ребенка этого этапа развития.

Основная масса проводящих путей спинного мозга в этот период сформирована, однако процесс их миелинизации не завершен. В частности, не миелинизованы еще пирамидные пути. Следует особо отметить, что миелинизация проводящих путей, обеспечивающих реализацию жизненно важных рефлексов (акт сосания, хватательный рефлекс), заканчивается до момента рождения.

Глиальный остов спинного мозга новорождённого представляется сформированным. Нейроны располагаются группами (ядрами) и по ряду гистологических признаков (морфология и положение ядра, наличие и распределение нейрофибрилл, степень выраженности тигроида) в большинстве своем представляются зрелыми.

Спинной мозг новорожденного имеет более законченное морфологическое строение по сравнению с головным, в связи, с чем оказывается и более совершенным в функциональном отношении. Рост спинномозгового канала наиболее выражен в грудном отделе. Шейное и поясничное утолщения начинают формироваться в первые годы жизни

ребенка. Гистологически в раннем возрасте отмечается преобладание передних рогов над задними; нервные клетки расположены группами, ткань глии хорошо развита. Рост спинного мозга продолжается приблизительно до 20 лет. Масса его увеличивается примерно в 8 раз по сравнению с периодом новорожденного. На начальных этапах формирования продолговатый мозг имеет сходство со спинным мозгом. По данным ряда исследователей, в продолговатом мозге закладывается большая часть ядер черепных нервов, которые затем мигрируют в другие отделы нервной системы, в частности в задний мозг. У полуторагодовалого ребенка клетки продолговатого мозга организованы в четко определяемые ядра и имеют почти все признаки дифференцировки. У ребенка 7 лет нейроны продолговатого мозга неотличимы от нейронов взрослого даже по тонким морфологическим признакам. Анатомически задний мозг делится на три части:

1) центрально расположенную ядро содержащую часть, которая служит прямым продолжением продолговатого мозга; 2) мозжечок, 3) мост.

### **Мозжечок.**

Тело мозжечка, представляющее у человека самый крупный отдел заднего мозга. У новорожденного мозжечок, будучи заметно вытянут в длину, лежит в черепной коробке выше, чем у взрослого. Борозды относительно неглубокие, слабо обрисовано древо жизни. С ростом ребенка борозды становятся глубже. До 3-месячного возраста в коре мозжечка, сохраняется зародышевый слой. В возрасте от 3 мес. до одного года происходит активная дифференцировка мозжечка. Она выражается, прежде всего, в нарастании объема и массы перикарионов грушевидных клеток, увеличении количества синапсов на НЦХ, увеличении диаметра волокон в белом веществе мозжечка, интенсивном росте молекулярного слоя коры. Дифференцировка мозжечка центрального органа равновесия и координации движений происходит и в более поздние сроки. Мозг новорожденного очень велик - более 10% от общей массы тела. К периоду полового созревания масса его составляет всего около 2% от массы тела, хотя, естественно, абсолютная масса мозга увеличивается с ростом ребенка. Мозг новорожденного незрелый, причем кора полушарий большого мозга является наименее зрелым отделом всей нервной системы. Основные функции регулирования различных физиологических процессов выполняют промежуточный и средний мозг.

Можно признать достаточно обоснованным тот факт, что именно первые 2-3 года жизни являются наиболее ответственными этапами морфологического и функционального становления мозга ребенка. На 1-м году жизни закладываются основы психической деятельности, идет подготовка к самостоятельному хождению, речевой деятельности. Существует мнение, что в этот период происходит «первичное обучение», т.е. формирование

нейронных ансамблей, которые в дальнейшем служат фундаментом для более сложных форм обучения. Полностью развитие клеточных структур коры полушарий большого мозга заканчивается только к 10-12 годам. Морфологическое созревание отдельных областей коры, связанных с деятельностью различных анализаторов, идет не одновременно. Раньше других приближаются к строению мозга взрослого человека корковые концы обонятельного анализатора, представленного в древней, старой и межуточной коре.

В новой коре, прежде всего, развиваются корковые концы двигательного и кожного анализаторов, а также лимбическая область, связанная с интерорецепторами, и инсулярная область, имеющая отношение к обонятельной и речедвигательной функциям. Затем дифференцируются корковые концы слухового и зрительного анализаторов и верхняя теменная область, связанная с кожным анализатором. Наконец, в последнюю очередь достигают полной зрелости структуры лобной и нижней теменной областей и височно-теменно-затылочной подобласти.

Процесс миелинизации нервных проводников начинается еще в эмбриогенезе. Однако темп образования миелиновых оболочек у разных нервных стволов различен, в результате чего к моменту рождения часть нервных проводников как центральной, так и периферической нервной системы не заканчивает миелинизацию. В этой связи следует помнить, что миелинизация черепных нервов осуществляется в течение первых 3-4 мес. и заканчивается к 1 году - 1 г. 3 мес. постнатальной жизни. Миелинизация спинальных нервов завершается несколько позднее к 2-3 годам.

Филогенетически более древние пути начинают миелинизацию несколько раньше, чем молодые. Именно этим, скорее всего, объясняется тот факт, что первым миелинизирующимся (еще в эмбриогенезе) проводником у человека является вестибулярный нерв.

Масса головного мозга новорожденного имеет относительно большую величину и в среднем составляет 1/8 массы тела, т.е. около 400 г, причем у мальчиков она несколько больше чем у девочек. К 20 годам первоначальная масса мозга увеличиваются в 4-5 раз и составляет у взрослого человека всего 1/40 массы тела.

#### 1.4. ФИЛОГЕНЕЗ МОЗЖЕЧКА

У всех позвоночных и человека функция мозжечка связана с преодолением силы тяжести и инерции движения организма. Основные функции мозжечка сводятся к поддержанию тонуса мускулатуры, связи с органами равновесия, координации, синергии движения, участию в отдельных висцеральных функциях.

Степень филогенетического мозжечка в ряду позвоночных зависит от образа жизни животного; в частности, значительное его усложнение наблюдается у животных, сменивших водный образ жизни на наземный. Зачаток мозжечка впервые появляется у круглоротых. У миноги он представляет собой как бы надстройку над ядрами VIII пары нервов, иннервирующими органы боковой линии. Поэтому мозжечок миноги относят к наиболее древнему и примитивному образованию, его называют архицеребеллум. В нём уже имеются молекулярный слой и клетки Пуркинье со слабо развитыми дендритами, которые не четко ориентированы в молекулярном слое. Архицеребеллярная часть мозжечка имеется и у высших позвоночных и также имеет связи с ядрами VIII пары нервов.

У акул возникают связи мозжечка со спинным мозгом, и формируется палеоцеребеллум, играющий роль проприоцептивной системы. Он состоит из двух ушек и корпуса.

Архи- и палеоцеребеллярные части мозжечка у рыб становятся весьма значительными. В коре мозжечка моховидные волокна и клетки Гольджи содержат энкефалин. Для костистых рыб характерно связь мозжечка с гипоталамической областью, где имеется специальный сосудистый пузырь, - рецептор глубины погружения. У личинок земноводных (головастиков) мозжечок очень похож на таковой у рыб. Однако с выходом на сушу, с утратой органов боковой линии, ушки превращаются в *flocculus*, и функция мозжечка у земноводных несколько меняется, становится связанной с регуляцией более сложных видов движения. Что касается тех позвоночных, которые вначале вели водный образ жизни, вышли на сушу, а потом опять ушли в воду, например китообразные, то для них характерно значительное развитие именно *flocculus*, т.е. как раз той системы, которая связана с VIII парой черепных нервов.

У рептилий (черепахи) достигают развития связи коры с ретикулярной формацией, вестибулярными ядрами, спинным мозгом. Интересно, что источником моховидных волокон у черепахи, у которой ещё не развит комплекс нижних олив, являются мелкоклеточные нейроны каудального отдела продолговатого мозга, обладающие селективной особенностью включать меченный аспаргат.

У птиц строение мозжечка очень похоже на строение такового у млекопитающих. Однако у них отсутствует полушарие мозжечка. Имеется значительное сходство в гистологическом строении мозжечка у птиц и млекопитающих. У птиц очень хорошо развиты мозжечковые ядра.

В боковой части мозжечка млекопитающего, например, крысы, находятся *lobus simplex* и так называемые *crus I*, *crus II*, *lobus paramedianus*, *paraflocculus*. *Flocculus*, *nodulus* относятся к архицеребеллуму, куда приходят вестибулярные волокна.

К палеocereбелярные части, которая связана со спинным мозгом и координацией, относятся *lobi lingualis, centralis, culmen*. К неocereбелярной части, которая чрезвычайно развита у высших позвоночных, относятся *declive, folium*, а также боковые отделы *lobus simplex*.

Мозжечок образует много складок, на развитие которых влияет рост и созревание соответствующих зон мозжечка, вращение волокон.

### 1.5. ФИЗИОЛОГИЯ МОЗЖЕЧКА

Мозжечок, или малый мозг, представляет собой над сегментарную структуру, расположенную над продолговатым мозгом и мостом, позади больших полушарий мозга. Мозжечок состоит из нескольких частей, различных по происхождению в эволюции позвоночных животных.

У человека мозжечок состоит из двух полушарий, находящихся по бокам от червя. К филогенетически более древней части мозжечка млекопитающих относят переднюю долю и флоккулонодулярную часть задней доли. Эти структуры мозжечка преимущественно связаны со спинным мозгом и вестибулярным аппаратом, тогда как полушария в основном получают информацию от мышечных и суставных рецепторов, а также от зрительного и слухового анализаторов. На рис. 5.16 представлена схема мозжечка млекопитающего (см. приложение б), отражающая плотность вестибулярных, проприоцептивных (от мышц, сухожилий и суставов) и корковых афферентных проекций в различные зоны мозжечка. Согласно этой классификации кора мозжечка делится на три области: 1) архичеребеллум (старый мозжечок) - флоккулонодулярная доля (долька X); в ней оканчиваются преимущественно вестибулярные афференты и волокна от вестибулярных ядер; вестибулярные волокна проецируются также частично в язычок (*lingula* - доля I) и каудальную часть втулки (*uvula* - доля IX), которые обычно относят также к архичеребеллуму; 2) палеocereбеллум (древний мозжечок) включает переднюю долю (дольки II - V), простую долю (долька VI) и заднюю часть корпуса мозжечка (дольки VIII - IX); палеocereбеллум тесно связан со спинным мозгом, а также имеет двусторонние связи с сенсомоторной областью коры больших полушарий;

3) неocereбеллум (новый мозжечок) включает среднюю часть корпуса мозжечка (долька VII и частично доли VI и VIII), которая получает информацию от коры больших полушарий, а также от слуховых и зрительных рецепторов. Обратите внимание, что основная часть полушарий мозжечка принадлежит новому мозжечку, который лучше всего развит у человека.



В толще мозжечка находятся три пары ядер: зубчатое, расположенное латерально; ядро шатра - медиально; пробковидное и округлое ядра - между ними. Единственным эфферентным выходом из коры мозжечка являются аксоны клеток Пуркинье, образующие синапсы с нейронами внутримозжечковых ядер и нейронами латерального вестибулярного ядра. Тесная связь ядра Дейтерса с корой мозжечка дает основание рассматривать его функционально как внутримозжечковое ядро. Все остальные образования головного и спинного мозга не получают прямых эфферентов из коры мозжечка. Ядра шатра посылают волокна к ядрам Дейтерса и к ретикулярной формации продолговатого мозга. Из области ретикулярной формации, где оканчиваются пути от мозжечка, берет начало ретикулоспинальный путь. Промежуточные ядра посылают аксоны в средний мозг, в том числе к красному ядру. Мощные пучки волокон, образованные преимущественно аксонами нейронов зубчатого ядра, направляются к вентролатеральному ядру таламуса, где происходит синаптическое переключение, и аксоны постсинаптических нейронов идут в моторную область коры больших полушарий; часть аксонов направляется к базальным ядрам. Таким образом, мозжечок не имеет самостоятельных двигательных систем, но образует обширные связи со всеми моторными системами: кортикоспинальной (пирамидной), руброспинальной, ретикулоспинальной, вестибулоспинальной, а также с полосатым телом. Аfferентные и эfferентные волокна мозжечка собраны в три пары массивных волокнистых пучков, известных как мозжечковые ножки. Аfferентные волокна входят в мозжечок в основном через нижние и средние ножки мозжечка. Эfferентные волокна проходят преимущественно через верхние ножки. Однако имеются исключения: некоторая часть спинно-мозжечковых путей входит через верхние ножки, а некоторые эfferентные волокна от флоккулонодулярной доли и ядра шатра проходят через нижние ножки. Ядра шатра направляют волокна через нижние ножки к вестибулярным ядрам и ретикулярной формации продолговатого мозга и моста. Промежуточные и зубчатые ядра посылают волокна через верхние ножки преимущественно к среднему мозгу и таламусу, особенно к красному ядру. Основная частьocerebellо-таламических волокон отходит от зубчатых ядер. Эти волокна проецируются также к красному ядру, полосатому телу. Таким образом, влияния мозжечка на спинальные мотонейроны осуществляются через вестибулоспинальные и ретикулоспинальные пути, а на прецентральную область коры - через вентролатеральное ядро таламуса.

### **Строение коры мозжечка.**

Кора мозжечка различных представителей позвоночных, включая человека, построена по единому плану и состоит из трех слоев (см. приложение 6). Поверхностный, или молекулярный, слой содержит разветвления дендритов клеток Пуркинье и параллельные

волокна. Клетки Пуркинье имеют уплощенный дендрит, ориентированный параллельно сагиттальным зонам долек (folia) мозжечка. Дендриты и аксоны звездчатых клеток в молекулярном слое расположены таким же образом, тогда как параллельные волокна ориентированы строго трансверзально (перпендикулярно) по отношению к фоллиуму и сагиттальному направлению мшистых волокон. У кошки, например, параллельные волокна, имеют среднюю длину 2 мм (диапазон до 5-7 мм). Одно параллельное волокно пересекает около 700 дендритов клеток Пуркинье. Проекция мшистых и лазающих волокон в коре мозжечка организованы в виде сагиттальных полосок. В нижней части молекулярного слоя находятся также тела корзинчатых клеток, аксоны которых идут перпендикулярно направлению листка коры мозжечка и оплетают тела и начальные сегменты аксонов клеток Пуркинье. В молекулярном слое имеется также небольшое число звездчатых клеток. Самый нижний, гранулярный слой содержит клетки-зерна, или гранулярные клетки. От тела клетки-зерна отходит 4-7 коротких дендритных отростков, с которыми мшистые волокна образуют синапсы. Аксон клетки-зерна поднимается вертикально вверх и в молекулярном слое Т-образно ветвится, образуя параллельные волокна. Плоскость его ветвления перпендикулярна плоскости ветвления дендритов клеток Пуркинье. В гранулярном слое находятся клетки Гольджи, аксоны которых восходят в молекулярный слой. Ганглиозный слой находится между описанными выше молекулярным и гранулярным слоями и содержит тела клеток Пуркинье. Аfferентный вход в кору мозжечка осуществляется в основном через две системы волокон: лазающие и моховидные, или мшистые. Каждая клетка Пуркинье получает вход только от одного лазающего волокна (медиатор - аспартат), которое заканчивается на начальной (проксимальной) части дендрита. Лазающие волокна представляют собой аксоны нейронов, тела которых находятся в нижних оливах. По этому входу оказывается мощное возбуждающее действие: клетка Пуркинье деполяризуется на 10-15 мс, и в ней развиваются кальцийзависимые потенциалы действия. За потенциалом действия наступает следовая деполяризация, которая возникает вследствие активации кальцийзависимой калиевой проводимости соматической мембраны. После следовой деполяризации наступает следовая гиперполяризация. По этой причине клетка Пуркинье может возбуждаться по этому входу не более 1-2 раз в 1 с. Моховидные волокна характеризуются обширной дивергенцией (одно волокно образует синапсы примерно на 20 клетках-зернах) и оказывают как тормозное, так и возбуждающее действие на клетки Пуркинье. Возбудительные влияния на клетки Пуркинье от моховидных волокон переключаются через клетки-зерна, аксоны которых поднимаются к поверхности коры мозжечка и, разветвляясь в молекулярном слое, образуют параллельные волокна. Последние оканчиваются возбуждающими синапсами (медиатор - глутамат) на дистальных участках

дендритов клеток Пуркинье. По этому входу клетка Пуркинье может активироваться в среднем 30-40 раз в 1 с. Важным свойством этого пути является то, что активные клетки-зерна преимущественно активируют клетки Пуркинье, лежащие непосредственно над ними, т.е. эта активность незначительно распространяется по системе параллельных волокон. Отсюда можно сделать вывод о двойственной функции аксонов клеток-зерен. С одной стороны, их восходящая часть образует радиальную организацию, благодаря которой может осуществляться локальное возбудительное влияние на клетки Пуркинье. Другая функция - модулирующая - связана собственно с параллельными волокнами. Стимуляция мшистых волокон вызывает через аксоны клеток-зерен кортикальные ВПСП в клетках Пуркинье; они характеризуются градуальностью и последующими ТПСП. Показано, что эти ТПСП генерируются за счет активации тормозных интернейронов в молекулярном слое. Синаптическая активация через параллельные волокна вызывает генерацию натриевых ПД в соме, а при большой амплитуде - генерацию дендритных кальциевых ПД. На рис. 5.18 представлена упрощенная морфофункциональная схема коры мозжечка (нейроны, оказывающие тормозное действие, закрашены черным). Видно, что все входы в кору превращаются в тормозные в большинстве случаев через два переключения. Возбуждающее действие оказывают только два типа нейронов: клетки-зерна и нейроны внутримозжечковых ядер. Оба типа входных волокон (моховидные и лазающие) также являются возбуждающими. Предполагают, что такое большое количество тормозных нейронов в коре мозжечка необходимо для предотвращения длительной циркуляции импульсов по нервным цепям. Благодаря этому свойству мозжечок может участвовать в оперативном управлении движениями. Функция клеток Гольджи состоит в подавлении разряда всех гранулярных клеток, которые слабо возбуждены. За счет этого осуществляется своего рода «фокусирование» ответа на те гранулярные клетки, которые сильно возбуждены через моховидные волокна. Контроль ответа гранулярной клетки осуществляется как за счет отрицательной обратной связи через клетки Гольджи, так и через синаптический вход на когтевидные дендриты гранулярной клетки. Как правило, каждый «коготок» дендрита активируется отдельным моховидным волокном. Чтобы гранулярная клетка возбудилась, необходима суммация по крайней мере двух «коготков». Следовательно, только при «концентрированной» активности в моховидных волокнах можно вызвать разряд в гранулярной клетке. Аксоны клеток Пуркинье образуют единственный выход из коры мозжечка. Аfferентные связи мозжечка делят на следующие группы: восходящие от спинного мозга, вестибулярные - от нижней оливы, ретикулярной формации и ядер моста. В кору мозжечка проецируются также зрительные, слуховые и вегетативные аfferенты. Все эти пути заканчиваются мшистыми и лазающими волокнами в коре мозжечка. Основная

часть этих путей передает информацию о состоянии интернейронного аппарата спинного мозга. Кора больших полушарий, особенно кора вокруг центральной борозды, образует многочисленные прямые проекции на нейроны, залегающие в толще моста (так называемые мостовые ядра). Аксоны этих нейронов проецируются на кору мозжечка. Эти проекции у человека очень обширны, что выражается в образовании валика на вентральной стороне моста (см. приложение б). Эта система является основным каналом, по которому импульсация от коры больших полушарий достигает коры мозжечка, образуя проекцию как к червя, так и к полушариям мозжечка. Влияние мозжечка на сегментарный аппарат спинного мозга. Охлаждение передней доли мозжечка вызывает увеличение как разгибательных, так и сгибательных моносинаптических рефлексов вследствие высвобождения альфа-мотонейронов спинного мозга из-под тонического тормозного контроля со стороны мозжечка. Альфа-ригидность, появляющаяся после удаления мозжечка, исчезает после перерезки вестибулоспинального тракта. Это говорит о том, что клетки Пуркинье оказывают на сегментарный аппарат спинного мозга тормозное влияние. Действительно, нейроны ядра Дейтерса увеличивают частоту спонтанного разряда примерно в 2 раза после удаления мозжечка. Поскольку вестибулоспинальный тракт организован соматотопически, таким же образом организована регуляция мозжечком антигравитационного тонуса. Напротив, активность гамма-мотонейронов при охлаждении передней доли снижается. Это, в свою очередь, снижает частоту фонового разряда первичных и вторичных окончаний мышечных афферентов, а также подавляет их реакции на растяжение мышцы. На нейронах вестибулярных ядер заканчиваются как аксоны клеток Пуркинье коры червя, так и волокна, берущие начало от ядра шатра. Аксоны клеток Пуркинье заканчиваются преимущественно на нейронах крупноклеточной части латерального вестибулярного ядра (ядро Дейтерса), тогда как аксоны ядра шатра - на других ядрах вестибулярного комплекса. Через вестибулоспинальные пути осуществляется фазный и тонический контроль экстензорной (антигравитационной) мускулатуры. Удаление задней части мозжечка (флоккулюса или нодулюса) вызывает у животных дефицит вестибулярного контроля позы и движения. При этом сохраняется ощущение тяжести или движений в пространстве, отсутствуют галлюцинации движения или головокружения. Нарушаются движения глаз: появляется нистагм (обычно горизонтальный с быстрой фазой, направленной к стороне повреждения). Установлено, что мозжечок модулирует активность нейронов пирамидного тракта. Основные пути к коре больших полушарий от мозжечка образованы аксонами зубчатых и частично промежуточных ядер (через верхние ножки мозжечка). Они переключаются через вентролатеральное ядро таламуса, нейроны которого проецируются на моторную кору (см. выше). Этот путь организован соматотопически.

Другой восходящий путь проходит через ретикулярную формацию ствола, куда поступают волокна от верхних и нижних ножек мозга. Нарушения позы и движений, вызванные повреждением мозжечка. Систематические исследования мозжечковых расстройств у животных были начаты итальянским ученым Л. Лючиани в конце XIX века. Его наблюдения были в дальнейшем многократно подтверждены, расширены и уточнены, в том числе клиницистами при изучении симптомов поражения мозжечка у людей. Удаление мозжечка растормаживает ряд вестибулярных рефлексов и рефлексов, регулируемых сегментарными механизмами спинного мозга. У хронических собак и кошек, у которых удален мозжечок, сразу после операции усиливаются сухожильные рефлексы, гипертонус разгибателей туловища и конечностей (так называемый опистотонус). Примерно через 2 нед. после операции собака без мозжечка приобретает способность стоять, и в этот период гипертонус начинает сменяться гипотонией. У обезьян удаление мозжечка сразу вызывает падение мышечного тонуса. Аналогичная картина наблюдается у больных с поврежденным мозжечком. В связи с этим больные с пораженным мозжечком не способны поддерживать определенную позу. Например, если руки больного вытянуты вперед и опираются на подставку, которую внезапно убирают, то руки пассивно падают вниз, в то время как у здорового человека они или сохраняют прежнее положение, или только слегка опускаются. По-видимому, с гипотонусом мускулатуры связано и возникновение мышечной слабости, которая проявляется в быстром наступлении усталости. Примерно в 2 раза уменьшается вес, который животное без мозжечка может нести на спине. Симптомы гипотонии объясняют подавлением активности гамма-мотонейронов после удаления мозжечка. Одно из характерных проявлений мозжечковой недостаточности - это появление тремора, который проявляется в виде колебательных движений конечностей и головы в покое (статический тремор) и во время движения (кинетический, или интенционный, тремор). Обычно тремор более выражен во время движений или при эмоциональном возбуждении. При расслаблении мускулатуры, особенно во время сна, он исчезает. Тремор, который проявляется только во время мышечной активности, связывают с деятельностью гамма-системы. Кинетический тремор наиболее ярко выражен в начале движения и при его завершении, а также при перемене направления движения. Под атаксией понимают нарушение координации, порядка (лат. *taxia* - порядок) движений. Наиболее сильно атаксия проявляется у приматов и особенно у человека. Принято различать статическую атаксию - нарушение равновесия при стоянии и динамическую атаксию - нарушение координации двигательных навыков. Больной с пораженным мозжечком не способен быстро сменить одно движение другим, например, барабанить пальцами. Дисметрия (нарушение размерности движения) проявляется при совершении целенаправленных движений, когда конечность либо не достигает цели

(гипометрия), либо пронесется мимо нее (гиперметрия). Человек, страдающий дисметрией, не способен выполнить пальценосовую пробу (с закрытыми глазами дотронуться указательным пальцем до собственного носа). У обезьяны, обученной передвигать рычаг между двумя ограничителями, после холодового выключения зубчатого ядра резко ухудшается выполнение этого навыка: рычаг в конце каждого движения упирается в ограничитель, и проходит некоторое время, прежде чем животное начинает передвигать его в противоположном направлении (дисметрия). Установлено, что поражение полушарных структур (кора полушарий и зубчатое ядро) приводит к атаксии конечностей, тогда как поражение червя, включая ядра шатра, вызывает атаксию туловища. Мозжечковая атаксия хорошо изучена у животных - кошек, собак, обезьян. Так, у «безмозжечковых» собак и кошек лапы широко расставлены, иногда перекрещиваются, при этом животное теряет равновесие и падает. При ходьбе или беге на тредбане амплитуда движений у них сильно варьирует от шага к шагу. Под асинергией понимают отсутствие дополнительных содружественных движений при выполнении данного двигательного акта. Например, при попытке ходить больной заносит ногу вперед, не переместив центра тяжести, и это приводит к падению назад; при попытке сесть без помощи рук из положения, лежа изолированно сокращаются сгибатели бедра, ноги поднимаются вверх, и больной не может подняться. Больной не способен подняться со стула без помощи рук. Здоровый человек это делает в следующей последовательности: отклоняет туловище вперед, перенося тем самым центр тяжести в площадь будущей опоры, и затем встает. В результате проявления асинергии движение как бы распадается на ряд выполняемых последовательно простых движений. Так, обезьяна, у которой холодовой блокадой выключено зубчатое ядро, выполняет движение рукой, чтобы нажать кнопку, в виде последовательной серии коротких движений. Больной с поражением мозжечка, если рука поднята вверх, а его просят дотронуться до кончика носа, сначала опускает руку, затем сгибает в локте и только после этого подносит палец к носу. Удаление флоккулонодулярной доли мозжечка у приматов, включая человека, вызывает комплекс расстройств движений глаз: гиперметрию саккад, ухудшение плавных прослеживающих движений глаз, неспособность удерживать взор в эксцентричном положении, осцилляции (тремор) глазных яблок. Из этого следует, что флоккулонодулярная доля участвует в контроле мускулатуры глаз, конечностей и туловища в ситуациях, в которых используется вестибулярный аппарат. Передняя доля мозжечка участвует в контроле локомоции, а полушария - в произвольных движениях. Передняя доля получает сигналы от тех областей переднего мозга, в которых формируются двигательные программы. Сюда поступает также информация от головы, шеи, туловища и конечностей. Несмотря на

то, что мозжечок не имеет своей собственной двигательной системы, он участвует в коррекции движений всех частей тела.

### 1.7. РАЗВИТИЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ И НЕРВНОГО МЕХАНИЗМА ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ В ДЕТСКОМ И ПОДРОСТКОВОМ ВОЗРАСТЕ

В процессе индивидуального развития организм ребенка изменяется как единое целое. Его структурные, функциональные и адаптационные особенности обусловлены взаимодействием всех органов и систем на разных уровнях от внутриклеточного до межсистемного. В соответствии с этим ключевой задачей возрастной периодизации является необходимость учета специфических особенностей функционирования целостного организма.

В дуально изученном И. А. Аршавским и его сотрудниками раннем детском возрасте в соответствии с характером питания и особенностями двигательных актов выделены периоды: неонатальный, во время которого имеет место вскармливание молозивным молоком (8 дней), лактотрофной формы питания (5-6 мес), лактотрофной формы питания с прикормом и появление позы стояния (7 - 12), ясельного возраста (1 - 3 года) мес - освоение локомоторных актов-(ходьба, бег). Надо отметить, что И. А. Аршавский придавал особое значение у двигательной деятельности как ведущему фактору развития. Подвергнув критике «энергетическое правило поверхности», И.А. Аршавский сформулировал представление об «энергетическом правиле скелетных мышц», в соответствии с которым интенсивность жизнедеятельности организма даже на уровне отдельных тканей и органов определяется особенностями функционирования скелетных мышц, обеспечивающих на каждом этапе развития особенности взаимодействия организма и среды. системы регуляции движения определяются постепенным и гетерохронным созреванием всех ее компонентов. К моменту рождения дифференцированы все корковые зоны, но наиболее развиты проекционные области. В этом возрасте в общих чертах завершается дифференцировка подкорковых структур, ядерных образований и проводящих путей спинного мозга (за исключением пирамидного тракта). Сложное строение имеют мышечные, суставные и сухожильные рецепторы. Среди анализаторных систем головного мозга, имеющих непосредственное отношение к регуляции движений, более зрелой и готовой к функционированию. Возрастные изменения включенности в деятельность и роли различных структур является система кожного и двигательного анализаторов. Раннее созревание этих систем позволяет наблюдать и вызывать у новорожденных целый комплекс общих и локальных двигательных реакций, обеспечивающих функции питания, защиты и т.д. Однако эти произвольные движения не имеют постоянной картины и связаны со значительным

мышечным тонусом, который, по-видимому, обусловлен повышенной синхронизированной активностью двигательных единиц. В первые 3-4 мес жизни ребенка постепенно усиливается участие коры больших полушарий в регуляции движений. Идет созревание мозжечка, полосатого тела и других структур мозга, что способствует снижению общего тонического напряжения мышц, установлению баланса активности мышц верхних конечностей и увеличению амплитуды движений рук. Первые условные рефлексy (пассивное разгибание ножки ребенка в коленном суставе) появляются на 3-4-й неделе жизни. Эти рефлексy также приобретают относительное постоянство к 3-4-му месяцу жизни. Во втором полугодии жизни продолжается созревание всех структур системы регуляции движений. Структурное созревание коры больших полушарий и интра-кортикальных путей в постнатальный период создает широкие возможности для установления межанализаторных отношений и участия многих отделов головного мозга в регуляции движений. Такие взаимосвязи расширяются благодаря развитию ассоциативных путей, которые после рождения ребенка догоняют и перегоняют по интенсивности роста проекционные и другие системы и становятся мощной морфологической основой интегративной деятельности головного мозга. По мере развития все большее значение в процессах формирования сложных реакций, обеспечивающих адекватность взаимодействия организма с окружающим миром, приобретают центральные отделы двигательной системы. Электрофизиологические исследования показывают, что нейроны сенсомоторной области коры начинают проявлять способность к межсенсорной конвергенции уже на ранней стадии постнатального онтогенеза. Во втором полугодии жизни ребенка межанализаторные функциональные связи становятся более упорядоченными и эффективными. В этот период появляются направленные движения руки к определенному предмету, его захват и удержание. Повышается число движений, когда кисть руки раскрывается до захватывания предмета. Идет перестройка петлеобразных хватательных движений с частыми промахами и превращение их в движения с «прямым плановым» приближением к предмету. С 10-го месяца жизни наблюдается предварительное приспособление пальцев руки к форме объекта который ребенок намеревается схватить, т.е. отмечаются элементы специфической готовности к движению, а значит формируется «замысел действия». В этот же период отмечаются хватательные движения вслепую за счет предварительного нацеливания на предмет. Возникновение в течение второго полугодия жизни подобных усложненных форм двигательной активности, по-видимому, свидетельствует о начальных этапах становления способности центральной нервной системы к программированию движения. В этом же возрасте (7 - 10 мес) обнаруживается способность детей совершать (при их пассивной поддержке под руки) попеременные шагательные движения по движущемуся тредбану. Структура этих движений, включая закономерности



изменений суставных углов, межконечностную и межсуставную координацию, сравнительно совершенна. Это может быть свидетельством того, что механизм шагания формируется, но не может быть реализован вследствие незрелости механизмов поддержания равновесия в вертикальном положении (не созрели механизмы регуляции позы) и недостаточной мышечной силы для перемещения ног. Фактически в течение второго полугодия происходит постепенное включение в систему регуляции движений всех компонентов структуры от ассоциативных зон коры до мотонейронов спинного мозга. Это обеспечивает совершенствование движений рук, ног, туловища ребенка, однако практически все движения еще не очень точны, так как не сформирован баланс мышц-антагонистов, несовершенна нервно-мышечная регуляция, недостаточно сформированы механизмы поддержания позы.

Именно с этого возраста начинается активное формирование нового типа движений произвольных, целенаправленных. Изменение роли отдельных структур системы регуляции движений в процессе возрастного развития отчетливо видно на примере формирования сложных произвольных движений, таких как ходьба так и письмо. На первый взгляд эти движения совершенно различны и формируются в разном возрасте, но этапы их развития, специфика и совершенствование структуры самих движений очень сходны. Ребенок начинает ходить в возрасте 9 - 15 мес. Однако вплоть до 4 лет формируется временная структура акта ходьбы. К 4 годам сформированной оказывается лишь структура каждого отдельного шага, а система шагов при ходьбе, еще не сформирована, движения неритмичны, нестабильны, вариативны. Фактически еще не сложилась программа серии движений, каждый шаг корректируется по ходу деятельности.

Следующий этап формирования ходьбы 4 - 7 лет. В этом возрасте заметно расширяются связи двигательной области головного мозга с одним из важных центров регуляции движений мозжечком и подкорковыми образованиями, в частности с красным ядром, т.е. созревают механизмы регуляции позы и механизмы реализации последовательности серийных движений. К 7 годам корковый отдел двигательного анализатора обретает морфологические признаки, свойственные взрослым. Достигает значительной зрелости и рецепторный аппарат двигательной системы, а значит, становится возможной более тонкая регуляция мышечной активности, мышечных напряжений. В этом же возрасте продолжается совершенствование серии отдельных шагов при ходьбе, но они нестабильны, вариативны, еще отсутствует зависимость между темпом ходьбы и длиной шага. Новым этапом в формировании акта ходьбы является возраст 9 - 10 лет. В этом возрасте показатели структуры шага и ходьбы близки к показателям взрослых. Темп ходьбы равномерный, длина шага стабильна, ускорение темпа связано с удлинением шага. В этом возрасте структура регуляции движений устойчива к влиянию дополнительных нагрузок и

различных «шумов», мешающих реализации этого движения. Значит, мы можем говорить о том, что при выполнении движения реализуются все функции системы регуляции: принятие решения выбор двигательной программы достижение «полезного результата» или решение «задачи действия». Таким образом, только к 10 годам реализация движения (ходьбы) обеспечивается включенностью и взаимодействием всех звеньев системы регуляции движения, а формирование этого движения идет почти 10 лет. Наиболее интенсивно мозжечок растет в первый год жизни, особенно с 5-го по 11-й месяц, когда ребенок учится сидеть и ходить. У годовалого ребенка масса мозжечка увеличивается в 4 раза и в среднем составляет 95 г. После этого наступает период медленного роста мозжечка, к 3 годам размеры мозжечка приближаются к его размерам у взрослого. У 15-летнего ребенка масса мозжечка 150 г. Кроме того, быстрое развитие мозжечка происходит и в период полового созревания. Серое и белое вещество мозжечка развивается неодинаково. У ребенка рост серого вещества осуществляется относительно медленнее, чем белого. Так, от периода новорожденного до 7 лет количество серого вещества увеличивается приблизительно в 2 раза, а белого - почти в 5 раз. Из ядер мозжечка раньше других формируется зубчатое ядро. Начиная от периода внутриутробного развития и до первых лет жизни детей, ядерные образования выражены лучше, чем нервные волокна.

Клеточное строение коры мозжечка у новорожденного значительно отличается от взрослого. Ее клетки во всех слоях отличаются по форме, размерам и количеству отростков. У новорожденного еще не полностью сформированы клетки Пуркинье, в них не развито тигроидное вещество, ядро почти полностью занимает клетку, ядрышко имеет неправильную форму, дендриты клеток слаборазвиты. Формирование этих клеток идет бурно после рождения и заканчивается к 3 - 5 неделям жизни. Клеточные слои коры мозжечка у новорожденного значительно тоньше, чем у взрослого. К концу 2-го года жизни их размеры достигают нижней границы величины у взрослого. Полное формирование клеточных структур мозжечка осуществляется к 7 - 8 годам. Одним из факторов совершенствования центральных механизмов регуляции движений к 9-10 годам, по-видимому, является созревание лобных зон коры, которым отводится роль принятия решения и выбора программы действия. Нельзя не отметить, что в период с 11 - 12 до 14 - 15 лет ухудшается синхронность движений в суставах, повышается мышечное напряжение, замедляется развитие функций управления пространственно-временными параметрами точностных действий и снижаются резервные возможности совершенствования движений под влиянием упражнения. Все это, по-видимому, связано с существенным изменением механизмов центральной регуляции движений, ослаблением роли регуляторных влияний лобной коры в период полового созревания. Интересно, что, по данным нейрофизиологических

исследований, регрессивные изменения активности коры, повышение активности подкорковых структур, менее дифференцированное вовлечение структур неокортекса в процессы организации, деятельности характерны для подростков на II и III стадиях полового созревания. Это свидетельствует об определенных регрессивных изменениях ряда функций центральной нервной системы в период полового созревания, затрагивающих не только сенсорные процессы восприятия, организации внимания, но и центрально эффекторные механизмы регуляции моторикой, и процессы организации двигательной деятельности. Но уже после 14 - 15 лет эти явления становятся менее заметными и исчезают, совершенствуется регуляция сложно координированных движений, усиливается их интеграция и в то же время автономность, возрастают точность управления пространственными параметрами движений, улучшается качество выполнения двигательных действий при разных скоростных режимах, вновь повышается чувствительность двигательных функций к тренировочным воздействиям.

## **II. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

### **2.1 ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Наблюдения проводилось за 10 выводками белых беспородных крыс ,рожденных от 10самок и 3 самцов крысы того же вида в отдельных клетках. В каждом выводке было от 9 до 12 детенышей.

Общее число животных участвовавших в эксперименте составило 98.

Животные содержались в стандартных условиях вивария ХНМУ.

Животные были разделены на две группы условно названными «наблюдательной» и «морфологической», где объектами исследования являлись головной мозг и мозжечок белой крысы на этапе раннего онтогенеза.

В «наблюдательную» группу вошли крысята в количестве 14 штук.

В «морфологическую» группу вошли крысята в количестве 84 штук.

### **2.2. ЭТАПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Исследовательская работа была разделена на два этапа.

На первом этапе осуществлялось наблюдение и хронометрирование развития двигательной активности белых крыс, начиная с первого дня и в течение первого месяца постнатальной жизни, также определялись массы тела и линейных размеров крысят.

На втором этапе работы проводились определение макро морфологических показателей мозга и мозжечка (их линейных размеров, определения массы этих структур). На гистотопографических сагитальных срезах мозга крысы, окрашенных по Нислю, проводилось исследование формирования складчатости корковых формаций мозжечка в раннем онтогенезе белых крыс.

### **2.3 ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕСА ТЕЛА**

Для определения веса тела использовались электронные весы марки YF-K1(300g/0,01 g). В качестве контейнера для размещения детеныша белой крысы брали стандартный одноразовый полиэтиленовый стакан, вес которого составлял 1,25g. Взвешивание проводилось ежедневно утром 9 00 и вечером 19 00.

### **2.4 ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЛИНЫ ТЕЛА**

Детеныш белой крысы выкладывался на миллиметровую бумагу и на ней отмечались точки расстояния от кончика носа до кончика выпрямленного хвоста.

## 2.5 ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ МАССЫ И ЛИНЕЙНЫХ РАЗМЕРОВ МОЗГА И МОЗЖЕЧКА БЕЛОЙ КРЫСЫ

1. Извлечение головного мозга и мозжечка из полости черепа у белой крысы разного возраста от 0 до 22 дней.

а) проводилась декапитация животного (предварительно занаркотизированного под кетаминным наркозом).

б) голова животного закреплялась на квадрате из пенопласта 5x5 см с помощью булавок

в) под контролем увеличения в 3,6 раза бинокулярной лупы МБС-1 производилось поэтапное разрушение костей черепа используя тонкие глазные хирургические инструменты (скальпель, пинцет)

2. Извлеченный целый головной мозг выкладывался на вырезанный квадрат 1x1см фильтровальной бумаги (предварительно взвешенный на аналитических весах) и орган взвешивался на этих же весах.

3. Мозг перемещался на миллиметровую бумагу с положенной на нее линейкой с ценой деления в 1 мм. и фотографировался цифровой камерой для визуализации реальных размеров органа на фото.

4. Линейные размеры (длина, ширина, высота) целого мозга и мозжечка замерялись электронным штангенциркулем – М101 точностью 0,01 mm.

-длина от верхнего края лобных полушарий до начала продолговатого мозга

-ширина расстояние между самыми выпуклыми частями височных долей

-высота от центральной части Воробьева моста и до центра пересечения точек от височных долей и продольной щели полушарий мозга.

5. После измерений головного мозга в целом, отделялся мозжечек от стволовой части и взвешивался на аналитических весах таким же образом как и целый мозг.

6. Проводились линейные измерения мозжечка.

-длина мозжечка это длина его центральной части- червя

- ширина – расстояние от наружного края одного полушария до наружного края другого полушария мозжечка.

- высота расстояние от нижней поверхности полушария до верхней.

## 2.6 ИССЛЕДОВАНИЕ ГИСТОТОПОГРАФИЧЕСКИХ СРЕЗОВ МОЗГА БЕЛОЙ КРЫСЫ ОТ НОВОРОЖДЕННОГО ВОЗРАСТА ДО 22 ДНЕЙ. МЕТОД ОКРАСКИ ПО НИСЛЮ.

### 2.6.1. МЕТОДИКА ОКРАСКИ

Окраска по Нисслию предложена для хроматофильного вещества и ядер нервных клеток. Состояние этих частей клетки позволяет судить о характере изменений и отклонений от нормальной эквивалентной картины ее. Одновременно метод Ниссля выявляет изменения и со стороны глиозной ткани. Для исследования берут небольшие кусочки, не толще 0,3 - 0,4 см. Фиксируют в 96° спирте. Однако для успеха окраски по Нисслию, помимо фиксации, необходимо и хорошее обезжиривание кусочков, в связи с чем обработка в спирте иногда затягивается на несколько недель. Спирт меняют через каждые 2-3-5 дней до тех пор, пока очередная порция его, взятая из рабочей банки, даст отрицательную пробу на жир (т. е. при смешивании с водой не будет образования мути). Для экономии спирта на второй день фиксации кусочки следует тщательно подрезать, обращая особенное внимание на толщину их. По тем же соображениям экономии и наиболее полного использования спирта материал, находящийся в банках, рекомендуется перемешивать 1 - 2 раза в день. Здесь очень выгодна работа с автоматом, в котором обеспечивается постоянное перемешивание и потому значительно ускоряется обработка материала. Соотношение объема фиксируемых кусочков к количеству спирта должно быть не менее, чем 1 : 10.

Помимо чистого 96° спирта очень хорошие результаты дает фиксация в смеси спирта с формалином (10%-ный раствор формалина на 96° спирте) в течение 1 - 2 дней; затем следует процедура обезжиривания в чистом 96° спирте, как было указано выше.

Наконец, допускается фиксация и в 10 - 15%-ном формалине (1 - 2 дня). В дальнейшем промывание в проточной воде (до 24 часов) и обезжиривание и обезвоживание в 96° спирте несколько недель. Перед окраской целлоидиновые срезы рекомендуется выдержать 1 - 2 дня в 96% спирте в термостате при температуре 40°. При всех условиях, на конечном этапе перед заливкой в целлоидин или парафин весьма желательна обработка в абсолютном спирте, а для целлоидина кроме того и в спирт-эфире, как обеспечивающая лучшее обезвоживание и обезжиривание объектов. Для окраски пригодны целлоидиновые и парафиновые срезы, и чем тоньше, тем лучше. Наиболее употребительные красители: толудиновый синий, тионин и крезильный фиолетовый (крезилвиолет) в водных растворах (на дистиллированной воде); первые два в разведении 1 : 1000 и последний - 0,5%-ный.

Б. А. Фаворский (1946) предлагает пользоваться красящими растворами, имеющими давность приготовления не менее 3 месяцев; практически ими можно пользоваться и через несколько дней после приготовления при условии полного растворения краски. Качество красителя имеет большое значение для результатов окраски.

**Методика окраски.** 1. Окрашивают при нагревании над пламенем спиртовки. Целлоидиновые срезы подогревают в краске на часовом стекле, парафиновые (после удаления парафина и споласкивания в воде) - прямо на предметном, на которое наливается краска. Подогревание ведут весьма осторожно, до появления первых пузырьков на часовом или предметном стекле. Срезы должны быть сильно перекрашены. При недостаточном закрашивании допускается повторное подогревание. После подогревания для достижения большей закрашенности иногда неплохо оставлять срезы в красителе еще на некоторое время (при комнатной температуре), на  $\frac{1}{2}$  - 1 час и даже на ночь; целлоидиновые срезы остаются в тех же часовых стеклах, в которых производилось подогревание, а парафиновые - помещают в чашки Петри (на спичках, срезами вниз) или в плоские стаканчики. Здесь трудно дать точные указания в отношении времени, так как качество и демонстративность окраски определяются многими факторами - красящей силой красителя, фиксацией, срезами, какой отдел нервной системы исследуется и т. д. Помимо такого способа окраски Срезом с Подогреванием, применяют также и окрашивание на холоду, точнее при комнатной температуре. В частности, в лаборатории Б. А. Фаворского отдают предпочтение именно такому холодному способу. В этом случае срезы оставляют в красителе обычно на ночь, а если это оказывается недостаточным (при неудовлетворительном качестве красителя), то и на 2 дня. Очень хорошие результаты дает окрашивание в термостате при температуре 37 - 40°.

2. Споласкивают в водопроводной воде 1 - 2 минуты.

3. Дифференцируют чистым 96° или анилиновым спиртом. Последний готовят путем смешивания 1 части анилинового масла с 9 - 10 частями 96° спирта. Анилиновый спирт некоторое время возможно хранить в темных склянках, но лучше каждый раз готовить свежий.

Дифференцировка - самый ответственный момент. К ней также надо приспособиться. Интенсивность закрашивания среза будет определять, достаточно ли обойтись одним 96° спиртом или потребуются более сильное средство - анилиновый спирт. Дифференцировка 96° спиртом идет сравнительно медленно и затягивается иногда на многие минуты и даже десятки минут и часы (в зависимости от степени закрашивания); анилиновый спирт действует быстрее. Срезы в это время обесцвечиваются и становятся бледно-синими. Дифференцируют под контролем микроскопа, пока отчетливо не выступят детали клеток (ядра, зернистость). Очень хорошие результаты дает обработка срезов в теплом 50° спирте, предложенная Е. Я. Локтевой. В таком теплом спирте избыток краски снимается в несколько минут и срезы заметно бледнеют, после этого дифференцировка доводится до конца уже 96° спиртом. Дифференцировку лучше не доводить до конца, учитывая обычное постепенное

выцветание препарата. Заканчивая обработку спиртом, срез отжимают фильтровальной бумагой, сложенной в 3 - 4 слоя, и просветляют в кепуровом масле, а при отсутствии такового в эвкалиптовом масле или простом скипидаре. Если нужно, кепуровое масло (скипидар) применяют повторно (сливая и наливая), сочетая с обсушиванием фильтровальной бумагой. Далее основательно промывают ксилолом для полного удаления применявшегося масла и особенно скипидара, иначе в дальнейшем препарат может диффузно закрашиваться от извлекаемого красителя.

Можно обходиться не только без кепурового масла, но и без скипидара, используя во время дифференцировки наряду с 96<sup>0</sup> и абсолютный спирт. После обработки последним срез просушивают фильтровальной бумагой и просветляют ксилолом. Повторно наливая ксилол и отжимая срез, довольно быстро добиваются просветления. Собственно говоря, абсолютный спирт больше желателен для целлоидиновых срезов, что же касается парафиновых, то они, как более тонкие, легко просветляются ксилолом и после 96° спирта (с отжиманием). Заключают в бальзам.

Препараты, окрашенные по Ниссию, как уже было отмечено выше, постепенно выцветают, поэтому их лучше хранить в темноте.

Значительно перекрашенные готовые препараты можно обесцвечивать на лампах дневного света. Схема окраски по Ниссию: 1) окрашивание при подогревании или на холоду; 2) споласкивание в воде; 3) дифференцировка в 96° или анилиновом спирте; 4) просветление в кепуровом масле или скипидаре; 5) заключение в бальзам.

## 2.6.2. МЕТОД СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ

Гистотопографические препараты оценивались с помощью микроскопа Lomo 51 ,окуляром х20 и х40 в нескольких участках каждого исследуемого образца. Особо удачные препараты были засняты с применением специальной насадки на окуляр микроскопа под цифровую камеру.

## 2.7. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ РЕЗУЛЬТАТОВ

Статистическая обработка данных производилась с использованием критерия Стьюдента.

## 2.8. ТЕХНИКА БЕЗОПАСНОСТИ

При проведении эксперимента придерживались рекомендаций, касающихся медико-биологических исследований согласно международных принципов Европейской конвенции «Про защиту позвоночных животных, которые используются для экспериментов и других



научных целей» (Страсбург, 1985) и норм биомедицинской этики, согласно Закону Украины «Про захист від жорстокого поводження» (Київ, 2006).

Для предотвращения ущерба для здоровья при выполнении дипломной работы придерживались следующих инструкций и правил:

1. Типова інструкція з безпеки життєдіяльності для учасників навчально-виховного процесу харківського національного університету імені В.Н. Каразіна.
2. Типова інструкція з охорони праці про заходи пожежної безпеки 2009-04-20.
3. Типова інструкція з охорони праці з електробезпеки для робітників і службовців 2009-08-27
4. Опасные и вредные производственные факторы. ГОСТ 12.0.003-74. 2010-01-16
5. Приказ Министерства аграрной политики Украины, государственный департамент ветеринарной медицины «Про затвердження Положення про проведення державного контролю та нагляду за якістю ветеринарних препаратів, субстанцій, готових кормів, кормових добавок та засобів ветеринарної медицини, які застосовуються в Україні» (Положення, п.1.2) 28.05.2003 № 39.

### III. Результаты исследований и их обсуждение

#### 3.1. МАКРО МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ БЕЛЫХ КРЫС В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Учёт возраста важен и для оценки отдельных последствий вмешательства на функционирование той или иной системы организма. При этом самые значительные последствия на этапы развития наблюдались при применении воздействий в критические периоды [11, 40].

В наиболее общей форме периодизация онтогенеза для млекопитающих предложена школой А. В. Нагорного [11]. Авторы различают в жизненном цикле индивидуального развития два больших периода: пренатальный и постнатальный. Постнатальное развитие, в свою очередь, делится на три больших периода: 1) период роста, во время которого происходит постепенное увеличение массы тела и формирование всех особенностей организма (морфологических, физиологических и биохимических), характеризующих представителей соответствующего вида; 2) период зрелости, когда перечисленные особенности достигают полноценного расцвета и в течение которого они продолжают оставаться, в основном, однозначными; 3) период старости, по преимуществу, инволюционный период, характеризующийся уменьшением размеров тела, постепенным уменьшением всех его физиологических и, наконец, затуханием жизненного процесса, оканчивающегося смертью.

Сразу же после рождения наступает возрастной период, известный и закрепившийся под названием период новорожденности – один из ответственных в онтогенетическом развитии организма. Возможным основанием для выделения его в самостоятельный возрастной период может служить лишь то, что в это время имеет место вскармливание молозивным молоком, длящиеся, в среднем, 3 - 10 дней. У матуронатных, или зрелорождающихся, животных период новорожденности является критическим, именно в этом периоде особенно выражены явления «запечатлевания». У имматуронатных, т.е. незрелорожденных животных, таких, как собаки, соответствующие явления запечатлевания возникают лишь в период после открытия глаз. У щенков период открытия глаз имеет место в возрасте около двух недель. В трёхнедельном возрасте возникает следующий критический период, обозначаемый как период социализации, т.е. период начинающегося контакта не только с особями своего вида, но и других видов, в частности, и с человеком. Третий критический период представлен в возрасте 2-2,5 месяцев, он обозначен, как юношеский и соответствующий периоду окончательной эмансипации щенком от матери. Следующий критический период соответствует времени возникновения половой зрелости. Исследования

И. А. Аршавского [11], других авторов [40] позволили выделить следующие переломные моменты в постнатальном онтогенезе имматуронатно рождающихся млекопитающих: этап, совпадающий со временем прозревания и реализацией антигравитационного реагирования с помощью передних конечностей, (у щенков 8 - 10 дней); этап реализации антигравитационных реакций на всех четырёх конечностях, совпадающий с приобретаемой способностью осуществлять локомоторные акты в среде, (у щенков 16 - 20 дней жизни); этап отлучения от вскармливания молоком матери (у щенков 40 - 45 дней жизни); этап эмансипации от матери (у щенков 2,5 - 3 месяца); этап возникновения первых признаков полового созревания (у беспородных собак 8 -10 месяцев); этап завершения полового созревания, совпадающий с наступлением половой зрелости и детородного периода; этап завершения детородного периода, совпадающий с возникновением так называемого инволюционного периода, или старческого возраста (у беспородных собак 7-8 лет). В основу предлагаемой периодизации постнатальной жизни белых крыс положена схема возрастных периодов жизни человека, разработанная В.В. Бунаком, а в качестве показателей, по которым выделяются отдельные периоды, использованы некоторые показатели роста. В фазе прогрессивного роста таким показателем является прежде всего время удвоения массы тела, переход от одного естественного периода к другому определяются по резким изменениям величины скорости роста и значения констант роста.

Так как использование крыс в качестве модели для разработок экспериментальной медицины широко распространено, созданы таблицы эквивалента роста крыс и человека. По данным экстенсивности объёмного и линейного роста и величинам абсолютного прироста на протяжении постнатальной жизни белых крыс выявляются три фазы жизненного цикла.

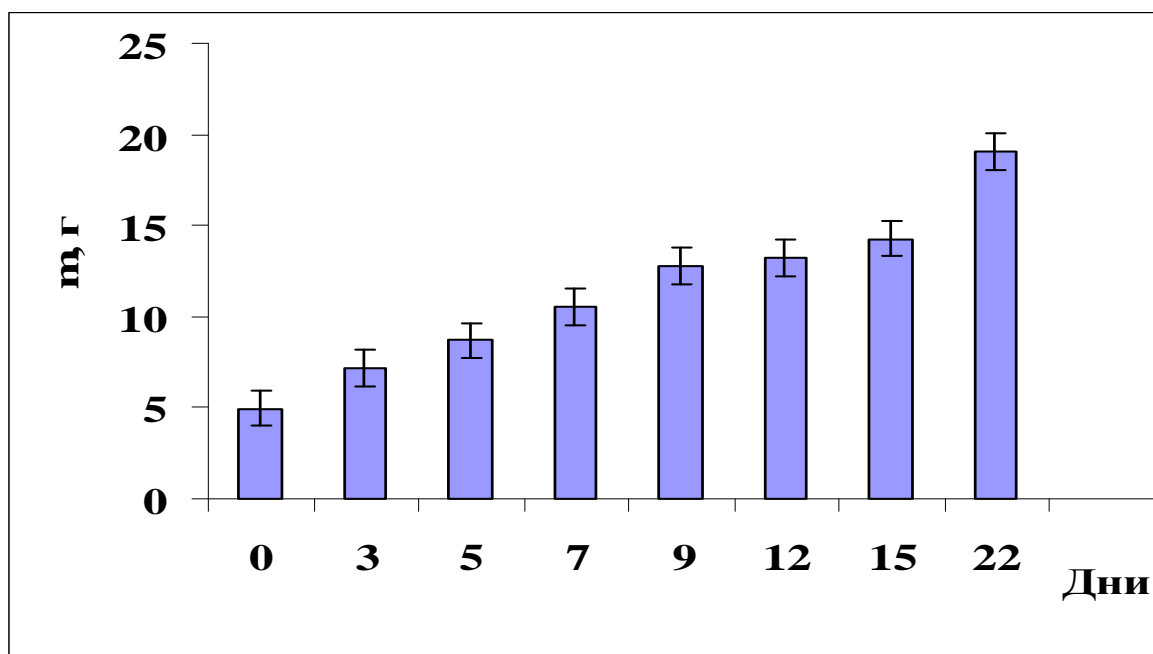
Первая фаза – фаза прогрессивного роста (от рождения до 7 месяцев жизни), характеризующаяся громадным преобладанием ассимиляцией над диссимиляцией и быстрым увеличением массы тела и его линейных размеров. Естественной границей этой фазы является время последнего удвоения веса тела. К этому времени почти прекращается линейный рост. Крысы достигают к концу периода 81,5% массы взрослых и 93% длины их тела. Если принять, что предельная продолжительность жизни крыс равна 34 месяцам, то фаза прогрессивного роста составит 20,6%. Вторая фаза – фаза стабильного роста от 7,5 до 20 месяцев жизни характеризуются отсутствием линейного роста и резким уменьшением величины абсолютного прироста массы. Естественной границей этой фазы являются возраст, при котором животные достигают наибольшего для данной линии веса, снижающегося в последующие месяцы жизни. Увеличение веса происходит за счёт накопления жировых запасов в подкожной клетчатке, сальнике и брыжейке. В сухом веществе, как тушки, так и шкурки содержание жира увеличивается и достигает 30-40%. В большинстве тканей

отсутствует массовое деление клеток и увеличение их размеров, что в предыдущей фазе приводило к удвоению массы тела.

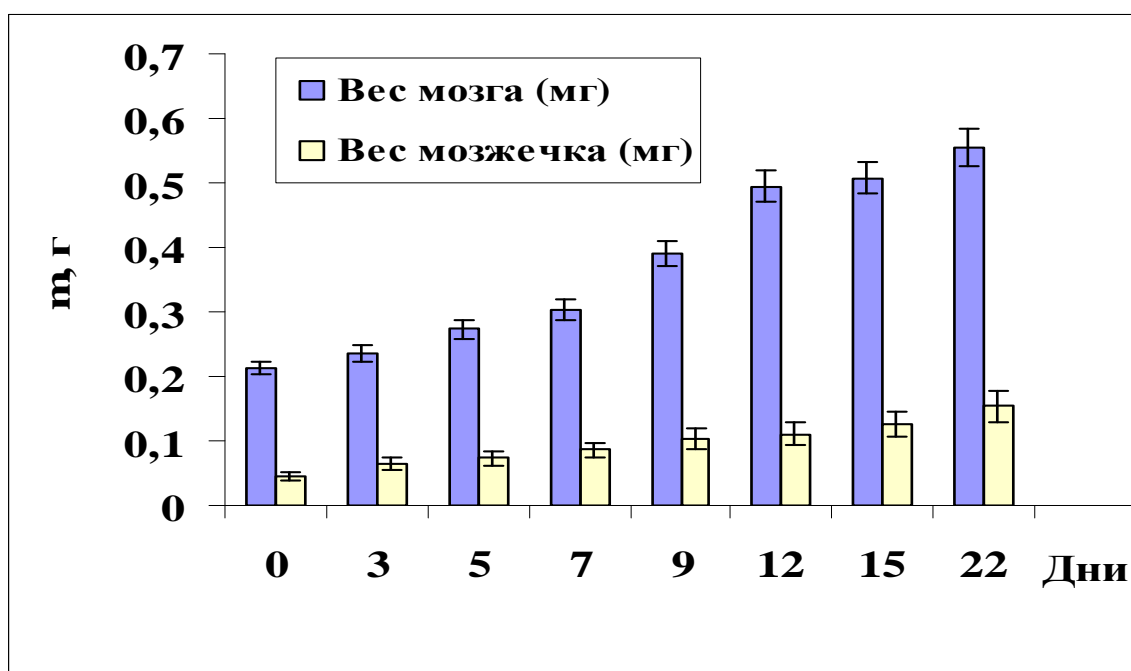
Последнюю фазу представляет фаза прогрессивного роста, которая начинается с понижения средней массы животных. Постепенное уменьшение массы тела происходит из-за потери жировых запасов, атрофии мышц и дегенеративных изменений внутренних органов. Животные в этой фазе крайне чувствительны к малейшим нарушениям нормального режима содержания и кормления; они легко подвергаются лёгочным заболеваниям, нередко заканчивающимися гибелью. Старые животные легко теряют вес, но довольно быстро могут его восстанавливать.

Однако, несмотря на совпадение среднестатистических данных, многими отмечалась неустойчивость измеряемых параметров в интервале между фиксированными возрастными периодами. Отмечен волнообразный характер изменений весового и линейного роста методом ежедневных измерений, охватывающих длительный период. Проведя исследование ритмики роста телят, поросят, кроликов, белых крыс, морских свинок, лягушек авторы показали, что в ходе индивидуального развития соотношение между суточными приростов уравнивается. При исследовании процессов волнообразности роста [11], авторы нашли, что свыше 90 биохимических, физиологических и морфологических показателей существенно подтверждают закономерность ритмичности роста на ранних этапах онтогенеза. При оценивании темпов роста и развития организма в раннем онтогенезе, а эмпирическими элементами роста, не остаётся постоянным. Суточный привес меняется волнообразно как у растущих, так и у взрослых животных. Длина волн, в среднем, по группе животных составляет около 12 дней у всех видов животных. Но даже у одного и того же индивидуума длительность волн может варьировать от 5-6 до 20-30 дней. При этом в начале развития полуволны отличаются сравнительно более продолжительным повышением привесов. Позже длительность восходящих и нисходящих ветвей кривых также их соответствие возрастной норме используют увеличение массы тела и его линейных размеров в течение определённого срока онтогенеза.

При оценивании темпов роста и развития организма в раннем онтогенезе, а также их соответствия возрастной норме используют увеличение массы тела, его линейных размеров в течение определённого срока онтогенеза.



А

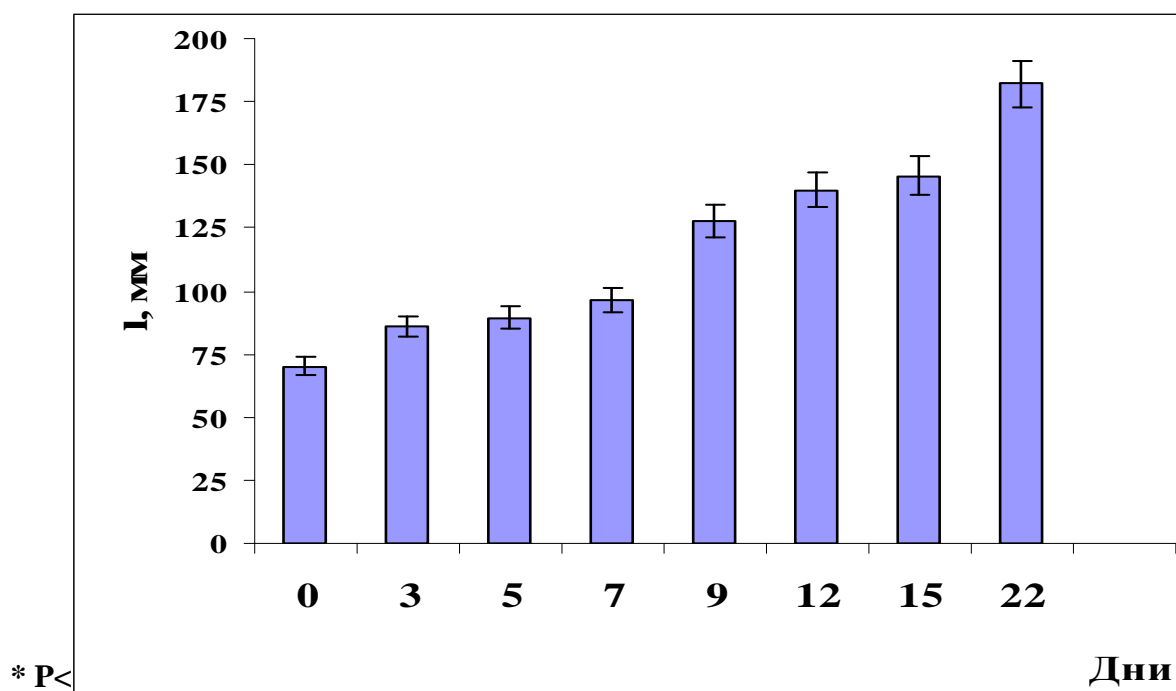


Б

\*  $P < 0,05$  относительно показателей новорожденных животных

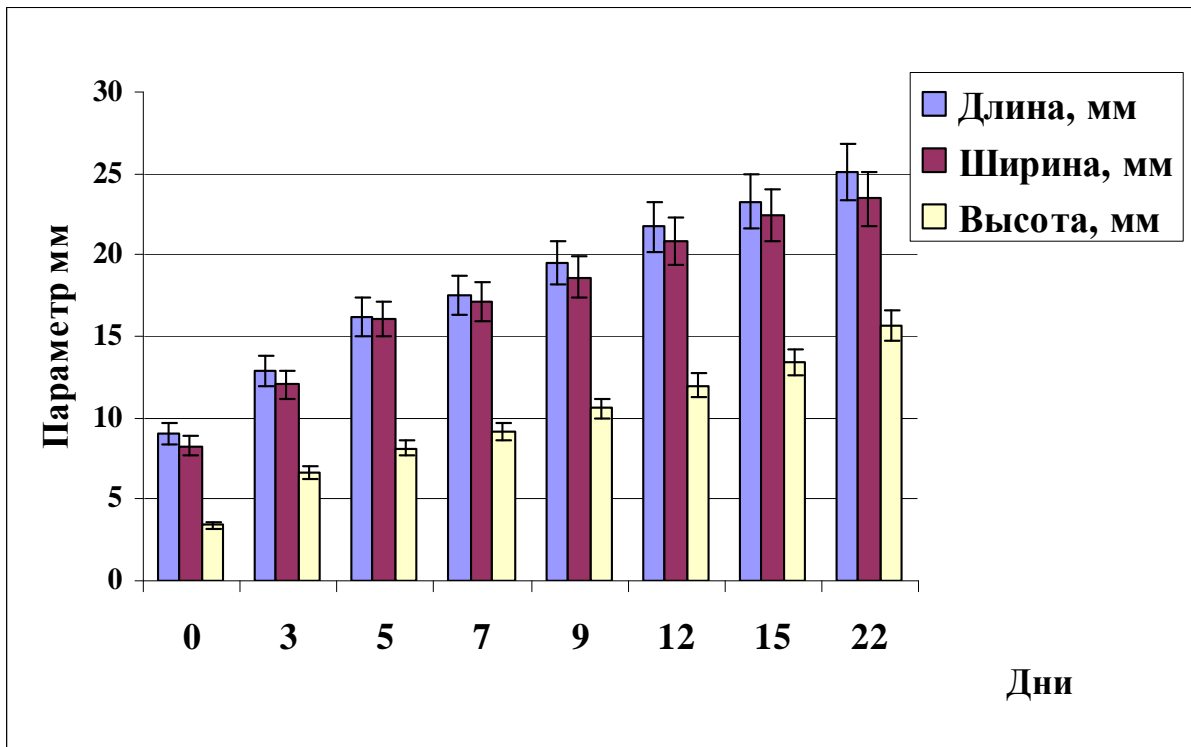
Рис.1. Изменение массы тела (А), мозга и мозжечка (Б) крыс в раннем онтогенезе.

В наших исследованиях было показано, что на протяжении всего периода наблюдений масса растущих животных увеличивалась относительно равномерно. К 22 дню она возросла почти в 4 раза по сравнению с новорожденными животными.

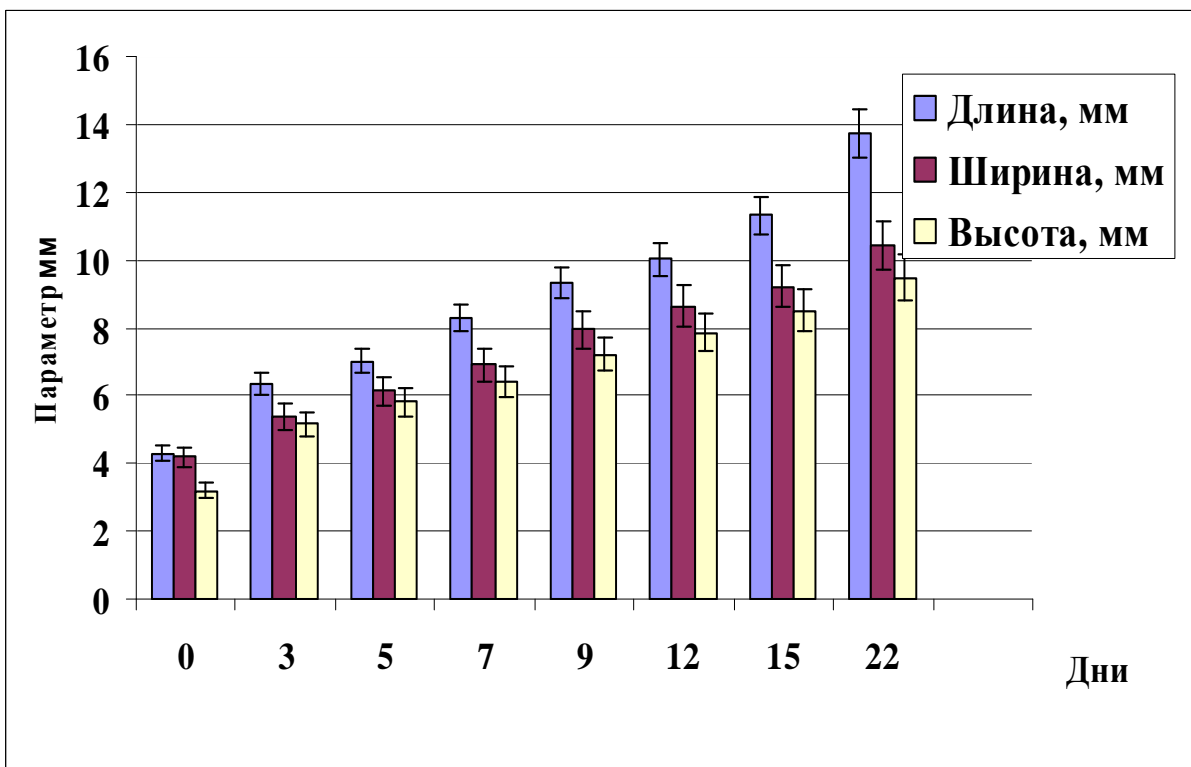


**Рис.2. Изменение длины тела крыс в раннем онтогенезе**

Линейные размеры тела крысят также возрастали примерно с одинаковой скоростью в течение практически всего срока наблюдения, исключая промежуток времени между 7 и 9 днём, где наблюдался более ускоренный темп роста. В клинических и биологических исследованиях массовые и размерные показатели органов служат для прогнозирования и оценки особенностей роста, развития, а затем и сохранения их структурно-функциональной целостности.



А



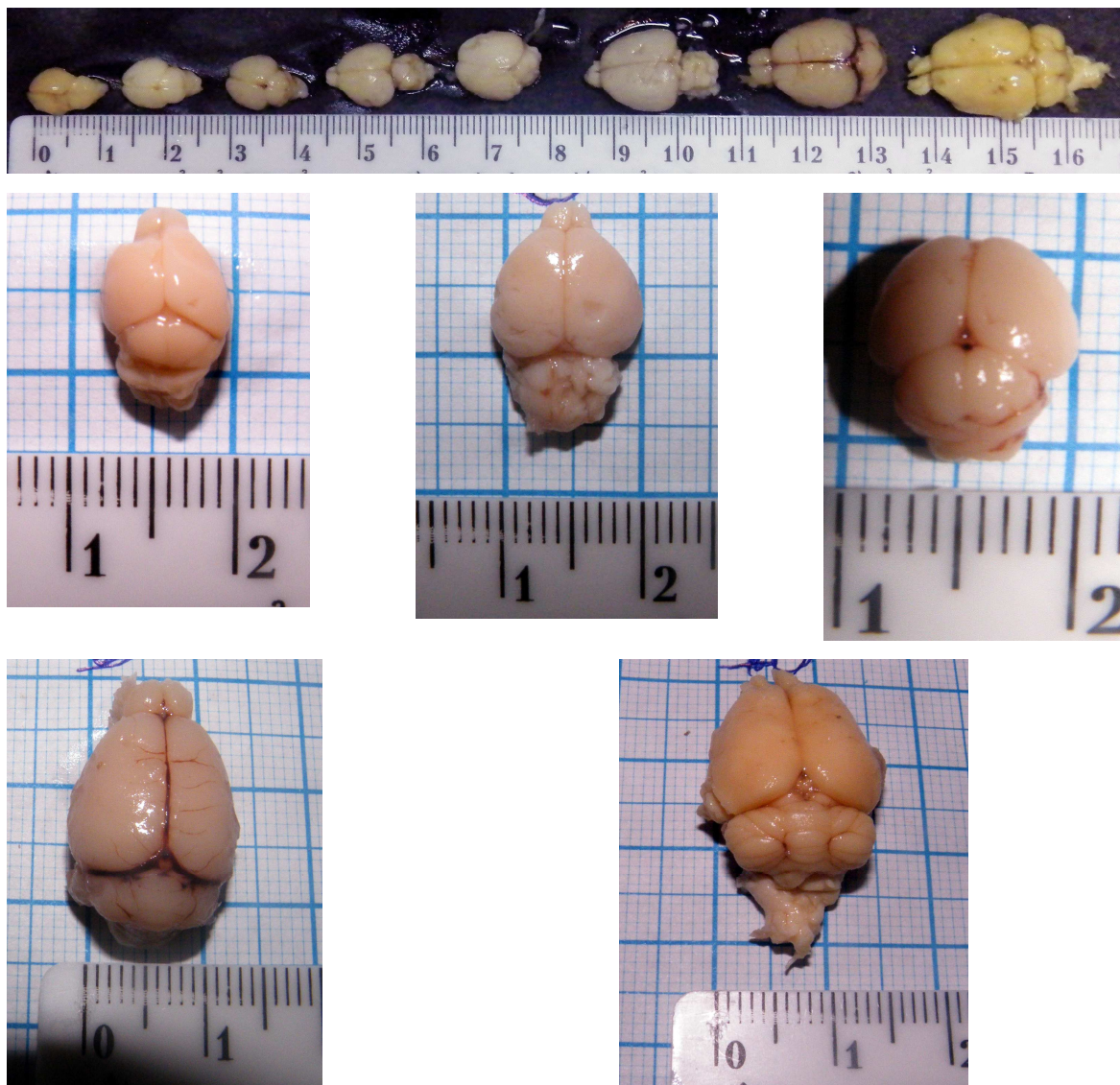
Б

\*  $P < 0,05$  относительно показателей новорожденных животных

Рис.3. Изменение размеров мозга (А) и мозжечка (Б) белых крыс в раннем онтогенезе

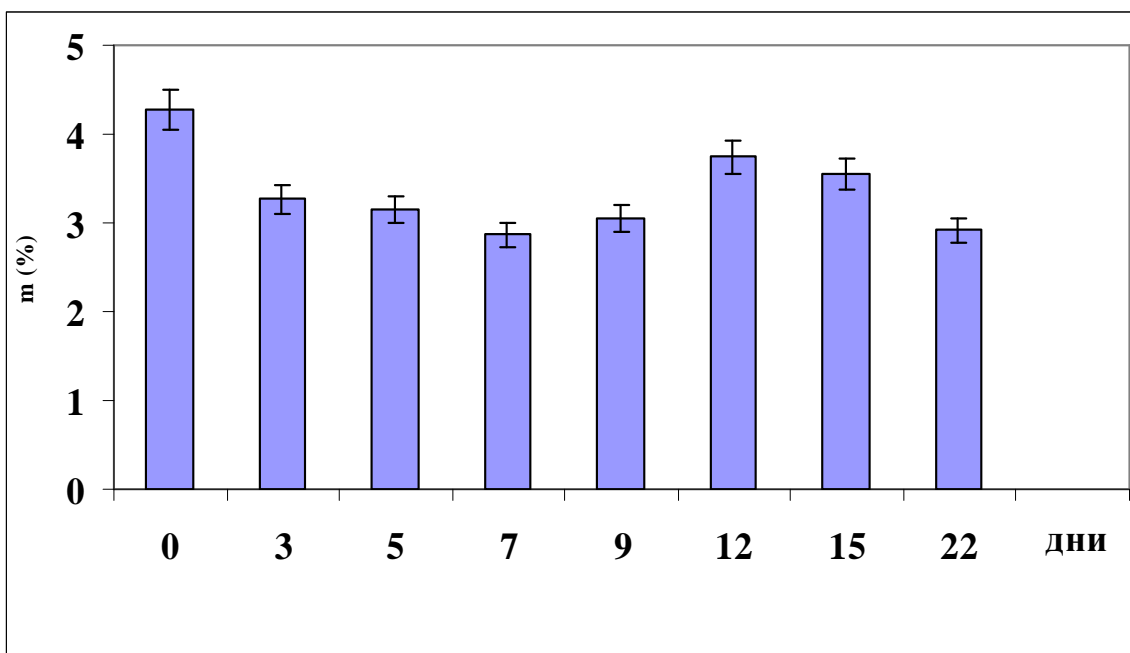
Изучая увеличение массы мозга растущих животных было показано, что наиболее интенсивный его рост наблюдался с 7 по 12 день постнатальной жизни белых крыс. К 22 дню этот показатель увеличился в 2,6 раза по сравнению с новорожденными животными.

В тоже время масса мозжечка возрастала относительно с равной скоростью в течение всего срока наблюдения. К 22 дню масса мозжечка увеличилась в 3,5 раза по сравнению с новорожденными животными.

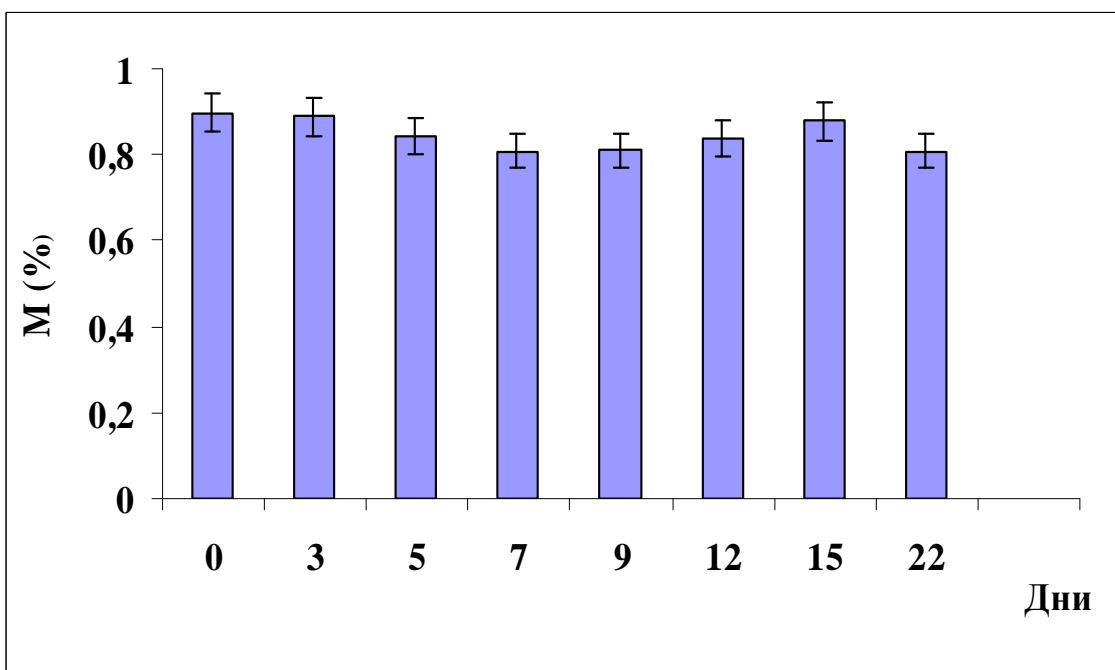


**Рис.4 Фотографии мозга по возрастам.**





**A**

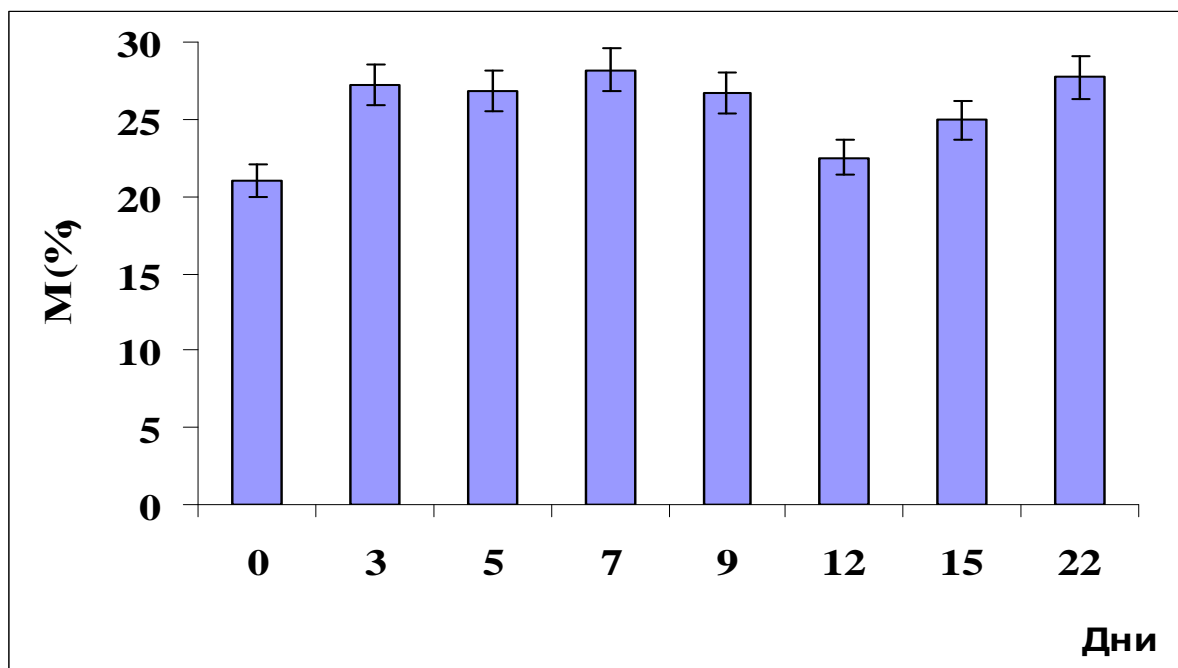


**Б**

\*  $P < 0,05$  относительно показателей новорожденных животных

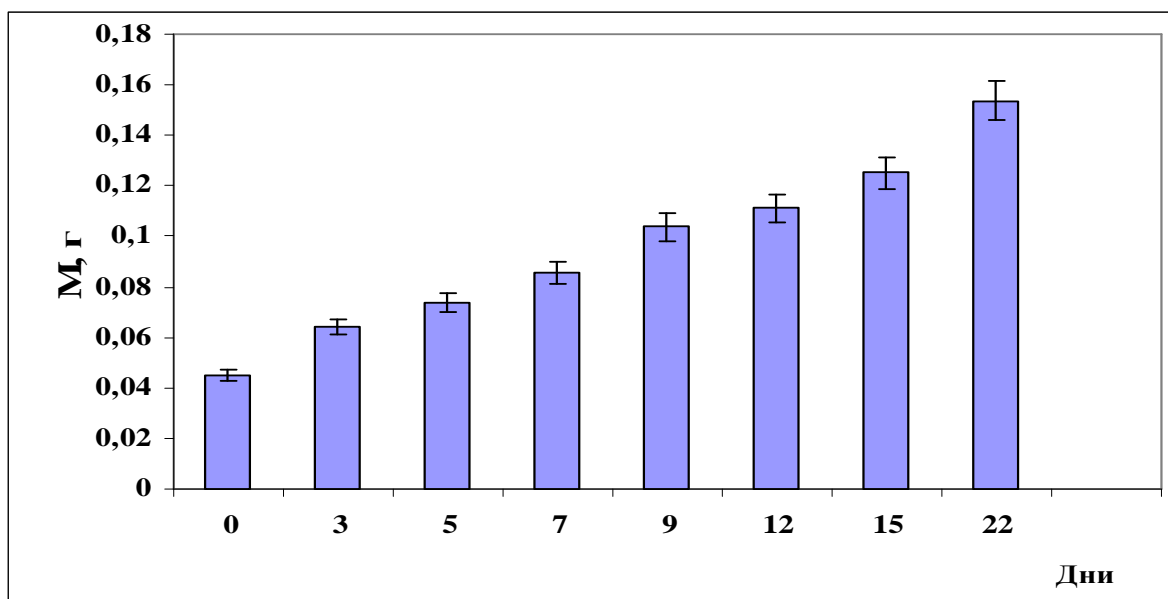
**Рис.5** Изменение относительной массы мозга (А) и мозжечка (Б) белых крыс в раннем онтогенезе (относительно массы тел.

Оценивая изменения размеров мозга у растущих животных было показано, что увеличение темпов роста мозга наблюдалось с 3 по 5 сутки, в остальные дни скорость увеличения этого показателя оставалась приблизительно одинакова. Размеры мозжечка крыс в течении первых 22 дней постнатальной жизни увеличивалась со сравнительно близкими скоростями по значению.



**Рис. 6** Изменение относительной массы мозжечка белых крыс в раннем онтогенезе последняя гистограмма

Исследуя изменения относительной массы мозга и мозжечка белых крыс в этот период онтогенеза по сравнению с массой тела животного, была выявлена тенденция снижения относительной массы мозга к 22 дню по сравнению с новорожденными животными. Относительная масса мозжечка не изменилась в течении всего срока эксперимента.

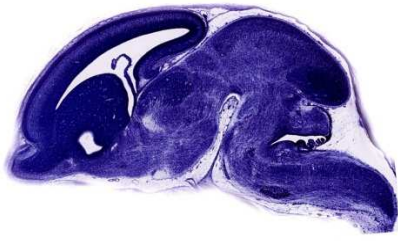


**$P < 0,05$  относительно показателей новорожденных животных**

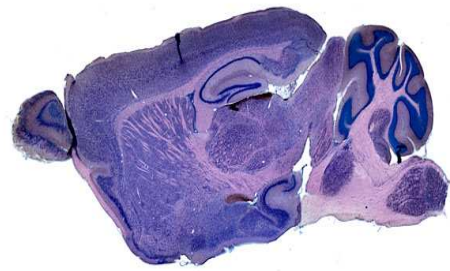
**Рис.7. Изменение относительной массы мозжечка белых крыс в раннем онтогенезе**

Также не выявлены достоверные изменения относительно массы мозжечка по отношению к массе мозга на протяжении первых 22 дней жизни по сравнению с новорожденными животными. Это может свидетельствовать о том, что в первые 22 дня постнатальной жизни темпы роста, как мозга, так и мозжечка белых крыс высоки и близки по скорости роста. Однако к 22 дню их массовые соотношения сохраняются на уровне показателей новорожденных животных. Известно, что кора мозжечка у зрелого организма млекопитающих имеет складчатую формацию. Степень её сформированности изменяются в процессах фило- и онтогенеза животных организмов. Оценивая развитие структурной организации мозжечка по данным гистотопографических срезов было показано, что первые признаки складчатости появляются на 3 день развития в центральной части мозжечка, затем процесс формирования долек распространяется на каудальную часть К 9 - 12 дню в роstralной части также фиксируется наличие долек.

К 22 дню развития мозжечка крысы достаточно сформированы 10 долек, которые характерны для мозжечка этих животных в зрелом состоянии.



**Новорожденные**



**3 дня**



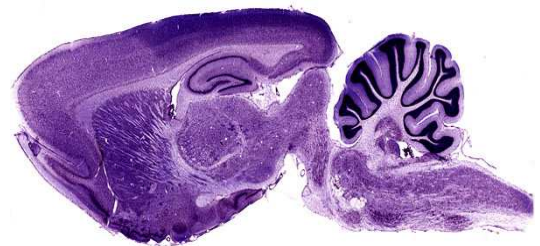
**5 дней**



**7 дней**



**9 дней**



**12 дней**



**22 дня**

**Рис.10 Гистотопографические срезы мозга по возрастам**

### 3.2 ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ БЕЛЫХ КРЫС В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Формирование двигательной активности животного организма обеспечивается развитием и созреванием центральных регуляторных механизмов и периферических исполнительных структур, а именно скелетной мускулатуры. Известно, что мозжечок играет ключевую роль в предпусковой коррекции программы движений и запуске её реализации.

Исследуя изменения двигательной активности белых крыс в первые 22 дня их жизни и сравнивая их с макроморфологическими показателями состояния мозжечка было показано, что новорожденный крысенок лежит на боку, конечности - по сторонам. Из положения на спине самостоятельно не может перевернуться на живот, но делает винтообразные движения телом. Голова и хвост животного находятся в одной плоскости. Глаза у него закрыты. Уши залипшие.

В возрасте одного дня крысенок уже лежит на животе или на боку, конечности по сторонам, из положения на спине не может самостоятельно перевернуться на живот, но делает винтообразные движения телом. Голова и хвост еще находятся на одной плоскости.

Двухдневный уже может из положения на спине довольно быстро переворачиваться на живот выполняя винтообразные движения в основном передней частью туловища и передними конечностями. Пытается ползти при отдалении от матери в ее сторону. Появляются вибрисы. На третий день жизни крысята приводят передние конечности к туловищу, слегка приподнимают голову. Из положения на спине довольно быстро переворачиваются на живот посредством винтообразных движений в основном передней частью туловища и передними конечностями. Глаза у них закрыты. Уши залипшие. Вибрисы становятся более выражены.

На четвертые сутки животными уже приводятся передние конечности к туловищу, они могут слегка приподнимать голову. При положении на спине быстро переворачиваются на живот посредством винтообразных движений передней частью туловища и передними конечностями. Появился очень короткий, словно побритый, волосяной покров. Гуще всего на холках, несколько реже на спине. На брюхе шерсть отсутствует. Движения стали более координированными. Крысята стали медленно ползать на животе. Глаза закрыты. Уши залипшие. Вибрисы еще более выражены.

Пятый день жизни отмечается более подвижным поведением, некоторые крысята могут удерживать приподнятую голову на протяжении нескольких секунд. В шестой день движения стали еще более быстрыми, все крысята поднимают голову и могут удерживать ее в этом положении до 30 сек. При подвешивании на палец не могут долго на нем висеть.

Стали слегка приводится к туловищу задние конечности. Шерсть и вибрисы еще более выражены. Глаза закрыты и уши залипши, стали еще более четко видны контуры век и ушных раковин. Семидневные крысятки уже довольно шустрые движения быстрые, все поднимают голову и могут удерживать ее на протяжении 1 минуты. Стали слегка приводится к туловищу задние конечности. Шерсть и вибрисы еще более выражены. Глаза еще закрыты и уши залипши, но стали четко видны контуры век и ушных раковин. В возрасте восьми дней животные активно ползают задние конечности приводятся к туловищу. Голова и хвост приподымаются и долго удерживаются. При подвешивании на палец хорошо удерживаются передними конечностями. При ползании работают задние конечности. Шерсть напоминает замшу. На девятый день активно ползают, задние конечности приводятся к туловищу. Голова и хвост хорошо приподымаются над плоскостью тела и долго удерживаются. При ползании работают задние конечности.. При подвешивании на палец удерживаются передними конечностями и пытаются подтянуться. Глаза закрыты. Приподнялись ушные раковины. Десятидневные крысятки активно ползают, задние конечности приводятся к туловищу. Голова и хвост приподымаются над плоскостью тела и долго удерживаются. Реагируют на раздражение в области носа и верхней губы (щекотание волоском) пытаются освободиться от раздражителя делая еще неуклюжие движения груменга. При подвешивании на палец хорошо удерживаются передними конечностями и пытаются подтянуться.

На одиннадцатый день жизни стало заметно четкое реагирование на положение в пространстве с попыткой привести тело в естественное положение. Появилась реакция на шум в виде движений ориентировочного рефлекса. При раздражении мордочки волоском пытается убрать раздражитель смахивая его передними лапками уже более скоординировано. Появились более четкие движения передних конечностей как при груменге. При подвешивании на палец начали использовать задние конечности, чтобы подтянуться на верх. Двенадцатый день жизни отмечается четким реагированием на положение в пространстве, с попыткой привести тело в естественное положение. Появилась реакция на шум в виде движений ориентировочного рефлекса. При подвешивании на палец начали использовать задние конечности, чтобы подтянуться на верх. Слегка открылись глаза и уши. Движения стали уверенными, все детёныши бегают почти как взрослые.

На тринадцатый день стали хорошо бегать приподнявшись от поверхности на обеих парах конечностей. Еще заметен небольшой тремор туловища при передвижении. Почти открылись глаза и просветы наружного слухового прохода. Пытаются приподняться на задних конечностях. Начали хорошо и четко умываться. Двух недельные крысятки становятся похожи по поведению на взрослых. Открылись глаза, и сразу стал более разнообразен диапазон движений. Появилась реакция на подачу корма в виде устремления к месту его

нахождения. Полностью используются задние конечности в актах груменга и почесывания. Далее происходит очень быстрое совершенствование двигательных реакций. На шестнадцатый день движения мало чем отличается от взрослых крыс. Стали пробывать взрослую пищу. Появился такой новый вид движения как прыжок. С семнадцатого дня и по двадцать второй день происходят незначительные совершенствования движений. Реакции становятся уверенными, движения быстрыми и ловкими. Молодые крысы стали употреблять корм даваемый взрослым животным.

После двадцать второго дня уже у животных не наблюдалось каких либо новых движений или изменений в поведении.

Таким образом, к 22дню достигается зрелое состояние двигательной активности характерное для данного типа животных.

## **Выводы.**

1. В течение первых 22 дней постнатальной жизни беспородных белых крыс темп роста массы мозга повышаются с 7 по 12 день, а массы мозжечка сохраняется равномерным в течение всего срока наблюдения.

2. К 22 дню относительная масса мозга и мозжечка сохраняются на уровне показателей новорожденных животных.

3. К 22 дню завершается формирование складчатости корковой формации мозжечка и достигается зрелое состояние двигательной активности характерное для данного вида животных.



## Список литературы.

1. Агаджанян Н.А. и др. Физиология человека – М.: Медицинская книга, Н. Новгород: Изд-во НГМА, 2001.– С.123–159.
2. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных.– М.: Лань, 1999. – С. 24 –49.
3. Бабский. Е.Б. и др. Физиология человека.–М.: «Медицина»,1966г.– С.58–72.
4. Батуев А.С. Функции двигательного анализатора. –Л.: Наука, 1970.– С.73–185.
5. Батуев А.С. Функции двигательного анализатора. –Л.: Наука, 1970.– С.73–185.
6. Безруких М.М. Хрестоматия по возрастной физиологии./ Безруких М.М., Сонькин В.Д., Фарбер Д.А. - М.: Изд. центр Академия,2005.– С. 14–87.
7. Бернштейн Н.А. Физиология движений и активность.– М.: Наука, 1990.– С.35 - 67.
8. Бернштейн Н. А. О построении движений. М.: ACADEMIA, 2004. - С.25–92.
9. Блинков С.М., Глезер И.И. Мозг человека в цифрах и таблицах. Л: Медицина, 1964. - С.61 - 118.
10. Бодяжина В.И. Очерки по физиологии плода и новорожденного. - М.: Медицина, 1966. - С.32 - 59.
11. Бондаренко В.А. и др. Обоснование условий проведения экспериментальных работ на животных (с учетом периода онтогенеза, элементов системы GLP–Good Laboratory Practice)/ Справочно–методическое пособие. – Харьков: Изд–во ХГУ,1998.– С.28–40.
12. Буреш Я. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения/ Буреш Я., Бурешова О., Дж. П. Хьюстон . М.: Высшая школа, 1991.– С. 67 –109.
13. Гранит Р. Основы регуляции движений. М.: Мир, 1973.–С. 45–92.
14. Гуртовой Н. Н. Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс.– М.: Академкнига, 2004.– С. 67– 149.
15. Дзержинский. Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. - М.: Аспект Пресс, 2005.– С.28–158.
16. Дудл Деж. и др. Физиология человека. Т. 1 / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир, 1985.–С. 72–89.
17. Жеденов В. Н. Сравнительная анатомия приматов. М.: Высшая школа – 1962. – С.86–79.
18. Жуков. В.В, Пономарева Е.В. Анатомия нервной системы: Учебное пособие .– М.: Лань, 1999.С.36–85.

19. Западнюк И.П. и др. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. К.: Наукова думка, 1983.– С.57–86.
20. Западнюк И.П. и др. Физиология центральной нервной системы.–М.: Изд–во Московского университета, 1979.– С.68–73.
21. Захария. Е.А, Лабораторные животные, их разведение, содержание и использование в эксперименте.–К.: Гос. мед. изд–во УССР, 1962.– С.18–64.
22. Козловская И. Б. Аfferентный контроль произвольных движений. М.: Наука, 1976–С.52–76.
23. Коштоянц Х.С. Основы сравнительной физиологии : том II: Сравнительная физиология нервной системы.–М.: Изд–во Академии Наук СССР,1957.– С.108–185.
24. Магнус Р. Установка тела. –М.: Перизд., 2003.– С.38–85.
25. Никифоров А.С. Клиническая неврология ./ Никифоров А.С., Коновалов А.Н., Гусев Е.И. –М: Медицина, 2002.– С. 21–176.
26. Ноздрачев А.Д. и др. Исследование функций головного мозга: некоторые современные методы.–Л.:Наука,1987.– С.68–105.
27. Ноздрачев А.Д.Общий курс физиологии человека и животных.–М.:Высшая школа, 1991.– С.53–50.
28. Ноздрачев А.Д. Анатомия крысы (Лабораторные животные) - СПб.: Лань, 2002.– С.45–62.
29. Оленев. С.Н. Конструкция мозга – Л.:Медицина, 1987.– С.18–44.
30. Руководство по физиологии : Общая физиология нервной системы.– Л.: Наука, 1979.– С.110–128.
31. Руководство по физиологии: Возрастная физиология. –Л.:Наука, 1975.– С.68–125.
32. Руководство по физиологии: Эволюционная физиология.– Л.:Наука, 1979.– С.48–96.
33. Септ Е.К. История развития нервной системы позвоночных (от бесчерепных до человека).– М.: Медгиз, 1949.– С.12–79.
34. Синельников Р.Д. , Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т. 4.– М.: Медицина, 1996.– С.178–181.
35. Смирнов В.М. Нейрофизиология и высшая нервная деятельность детей и подростков. - М.: Академия, 2000.– С.19–39.
36. Фанарджан В. В., Саркисян Дж. С. Нейронные механизмы красного ядра. Л.: Наука, 1976.– С.69–123.

37. Физиология движений: Руководство по физиологии.– Л.: Наука, 2003.– С.85–114.
38. Хамильтон Л.У. Основы анатомии лимбической системы крысы.– М.: Мир, 1984.– С. 31–58.
39. Хейнс, Д. Нейроанатомия: атлас структур, срезов и систем / под ред. М.Ю. Бобыловой. - М.: Логосфера, 2008.– С.43–48.
40. Черниговский В.Н. Руководство по физиологии: возрастная физиология.– Л.: Наука, 1975.– С.28–59.
41. Черкес В.А. и др. Физиология головного мозга:учебное пособие.–К.: Наук. думка,1976.– С.32–86.
42. Хамильтон Л.У. Основы анатомии лимбической системы крыс.–М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.–С. 46–98.
43. Шаде Дж., Форд Д. Основы неврологии.– М.: Мир, 1976.– С. 4
44. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных.– М.: Советская наука, 1947.– 531 с.
45. Шток.В.Н. и др. Экстрапирамидные расстройства.– М: МЕДпресс-инф.– 2002.– С 49–79.
46. Шульговский В.В. Физиология целенаправленного поведения млекопитающих.– М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003.– С.23–56.
47. Шульговский В.В. Физиология движений: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 2003.– С.14–86.
48. Шульговский В.В., Основы нейрофизиологии: Учебное пособие для студентов вузов. - М.: Аспект Пресс, 2000.– С. 91–126.
49. Эвартс Э. Механизмы головного мозга, управляющие движением .– М.: Мир, 1982.– С.36–71.
47. Smith E. M., Calhoun M. L. The microscopic anatomy of the white rat. A photographic atlas. Ames, Iowa, 1968.– V. 5. Suppl. 5., P. 1 55.
50. Brain maps: structure of rat brain. Amsterdam, 1992 Szentagothai J. Cytoarchitectonic atlas of the rat brain in Horsley-Clarke coordinate
51. Woolsey C. N. Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex // Biological and biochemical bases of behavior / Eds. H. F. Harlow, C. N. Woolsey. Madison, Wisconsin, 1958. Vol. 24, P.123–125.