**Лекция 2. Морфофункциональные закономерности развития головного мозга в онтогенезе и филогенезе**

1. **Развитие нервной системы в филогенезе.**
2. **Развитие головного мозга в онтогенезе**
3. **Развитие отдельных областей головного мозга.**
4. Развитие – это качественные изменения в организме, заключающиеся в усложнении его организации, усложнении взаимоотношений тканей и органов и процессов их регуляции. В филогенезе развитие нервной системы связано прежде всего с движением организма. У простейших способность отвечать на стимулы присуща одной клетке, которая функционирует одновременно как рецептор и как эффектор. Появление многоклеточной организации привело к разделению рецептора и эффектора. Возникновение многоклеточности сопровождалось дифференциацией тканей и образованием нервных клеток, связывающих рецептор с эффектором. Нервная система примитивных кишечнополостных, например, гидры, представлена нервной сетью, или сплетением, состоящим из одного слоя нейронов. Объединение нейронов у кольчатых червей привело к образованию нервной системы, состоящей из одного продольного тяжа, идущего по всей длине тела ***– брюшной нервной цепочки***. Благодаря однонаправленному способу передвижения у них обособилась голова, помогающая червю находить пищу. Будучи тем участком тела, который первым сталкивается с новыми элементами окружающей среды, голова содержит все чувствительные органы – рецепторы, необходимые для восприятия внешних стимулов. Повышенный приток информации от этих рецепторов в нервную систему привел к утолщению переднего конца нервной цепочки. Расширенный передний конец нервной цепочки образует пару церебральных (мозговых) ганглиев, расположенных над глоткой и связанных с брюшной цепочкой. У позвоночных животных уже появляется головной мозг. У костистых рыб наиболее сложно организован ромбовидный мозг, что связано с высоким развитием вкусового анализатора. У амфибий впервые в филогенезе в ромбовидном мозге возникают слуховые волокна, сильно развиты среднемозговые пути тройничных нервов, мозжечок в отличие от рыб, развит слабо. У рептилий развивается средний мозг. Дальнейшее развитие большого мозга шло по двум противоположным путям: у птиц – в направлении преобладания центральных узлов, у млекопитающих – доминирования коры. Важной особенностью большого мозга млекопитающих является развитие борозд.

Показателем функциональной зрелости ЦНС является миелинизация проводящих путей, от которой зависит скорость проведения возбуждения в нервных волокнах, величина ПП (потенциал покоя) и ПД (потенциал действия), скорость и точность двигательных реакций в раннем онтогенезе.

1. После слияния яйцеклетки со сперматозоидом (оплодотворения) новая клетка начинает делиться. Через некоторое время из этих новых клеток образуется пузырек. Одна стенка пузырька впячивается внутрь, и в результате образуется зародыш, состоящий из трех слоев клеток: самый внешний слой - эктодерма, внутренний - эндодерма и между ними - мезодерма. Нервная система развивается из наружного зародышевого листка - эктодермы. У человека в конце 2-й недели после оплодотворения обособляется участок первичного эпителия и образуется нервная пластинка. Ее клетки начинают делиться и дифференцироваться, вследствие чего они резко отличаются от соседних клеток покровного эпителия (рис. 1.1). В результате деления клеток края нервной пластинки приподнимаются и появляются нервные валики.

В конце 3-й недели беременности края валиков смыкаются, образуя нервную трубку, которая постепенно погружается в мезодерму зародыша. На концах трубки сохраняются два нейропора (отверстия) - передний и задний. К концу 4-й недели нейропоры зарастают. Головной конец нервной трубки расширяется, и из него начинает развиваться головной мозг, а из оставшейся части - спинной мозг. На этой стадии головной мозг представлен тремя пузырями. Уже на 3 - 4-й неделе выделяются две области нервной трубки: дорсальная (крыловидная пластинка) и вентральная (базальная пластинка). Из крыловидной пластинки развиваются чувствительные и ассоциативные элементы нервной системы, из базальной - моторные. Структуры переднего мозга у человека целиком развиваются из крыловидной пластинки.

В течение первых 2 мес. беременности образуется основной (среднемозговой) изгиб головного мозга: передний мозг и промежуточный мозг загибаются вперед и вниз под прямым углом к продольной оси нервной трубки. Позже формируются еще два изгиба: шейный и мостовой. В этот же период первый и третий мозговые пузыри разделяются дополнительными бороздами на вторичные пузыри, при этом появляется 5 мозговых пузырей. Из первого пузыря образуются большие полушария головного мозга, из второго - промежуточный мозг, который в процессе развития дифференцируется на таламус и гипоталамус. Из оставшихся пузырей формируются мозговой ствол и мозжечок. В течение 5 - 10-й недели развития начинается рост и дифференцировка конечного мозга: образуются кора и подкорковые структуры. На этой стадии развития появляются мозговые оболочки, формируются ганглии нервной периферической вегетативной системы, вещество коры надпочечников. Спинной мозг приобретает окончательное строение.

В следующие 10 - 20 нед. беременности завершается формирование всех отделов головного мозга, идет процесс дифференцировки мозговых структур, который заканчивается только с наступлением половозрелости (рис. 1.2). Полушария становятся самой большой частью головного мозга. Выделяются основные доли (лобная, теменная, височная и затылочная), образуются извилины и борозды больших полушарий. В спинном мозге в шейном и поясничном отделах формируются утолщения, связанные с иннервацией соответствующих поясов конечностей. Окончательный вид приобретает мозжечок. В последние месяцы беременности начинается миелинизация (покрытие нервных волокон специальными чехлами) нервных волокон, которая заканчивается уже после рождения.

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

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

В *антен*а*тальном периоде* выделяют 4 характерные стадии развития нервной деятельности мозга:

1). Первичные локальные рефлексы – это «критический период» в функциональном развитии нервной системы;

2). Первичная генерализация рефлексов в форме быстрых рефлекторных реакций головы, туловища и всех конечностей;

3). Вторичная генерализация рефлексов в виде медленных тонических движений всей мускулатуры тела;

4). Специализация рефлексов, выражающаяся в координированных движениях отдельных частей тела.

В *постнатальном онтогенезе* также отчетливо проступают 4 последовательные стадии развития нервной деятельности:

1). Преимущественно безусловно-рефлекторная адаптация (врожденные рефлексы);

2). Первичная условно-рефлекторная адаптация (формирование доминантных приобретенных реакций).

3). Вторичная условно-рефлекторная адаптация (образование условных рефлексов на основе «ассоциаций» - «критический период», с ярким проявлением ориентировочно-исследовательских рефлексов и игровых реакций, которые стимулируют образование новых условно-рефлекторных связей типа сложных ассоциаций, что является основой для внутривидовых взаимодействий развивающихся организмов);

4). Формирование индивидуальных (выработка временных связей по типу сложных ассоциаций) и типологических особенностей нервной системы.

Созревание и развитие ЦНС в онтогенезе происходит по тем же закономерностям, что и развитие других органов и систем организма, в том числе и функциональных систем. Согласно теории П.К.Анохина, функциональная система – это динамическая совокупность различных органов и систем организма формирующаяся для достижения полезного (приспособительного) результата. Например, если в помещении холодно, то формируется функциональная система, обеспечивающая поддержание нормальной температуры тела ( в первую очередь, это ЦНС, которая управляет деятельностью других органов и систем, увеличивается обмен веществ, сужаются кровеносные сосуды кожи и кровь поступает в большем количестве к внутренним органам и т.д.).

Согласно определению П.К.Анохина, ***системогенез –*** избирательное созревание и развитие функциональных систем в антенатальном и постнатальном онтогенезе. В онтогенезе раньше созревают и развиваются отделы головного мозга, которые обеспечивают формирование функциональных систем, необходимых для выживания организма и дальнейшего его развития – главный принцип системогенеза.

Системообразующим фактором функциональной системы любого уровня является полезный для жизнедеятельности организма приспособительный результат, необходимый в данный момент. Все множество полезных приспособительных результатов можно объединить в две группы:

1). Поддержание постоянства внутренней среды организма;

2). Достижение результата в социальной деятельности. В системогенезе выделяют два основных периода: ***антенатальный*** (внутриутробный) и ***постнатальный.***

Ведущую роль в консолидации компонентов функциональной системы играет ЦНС. Системогенетический тип развития предполагает, что даже в пределах одного и того же органа (в том числе и головного мозга) отдельные его фрагменты развиваются неодновременно. Прежде всего в нем развиваются те фрагменты, которые обеспечивают к моменту рождения возможность функционирования некоторой целостной функциональной системы. Например, лицевой нерв анатомически представляет собой отдельное образование. Однако его эфферентные волокна созревают по-разному. Нервные волокна, идущие к сосательным мышцам, демонстрируют более раннюю миелинизацию и более раннее образование синаптических контактов по сравнению с нервными волокнами, направляющимся к лобным мышцам.

Чем совершеннее структура и выше степень ее надежности, тем выше ее функциональные возможности. С другой стороны, чем большая функциональная нагрузка предъявляется к органу, системе или организму в целом, тем их структура совершеннее. Таким образом, функция обеспечивает развитие и совершенствование структуры в фило- и онтогенезе. Развитие любой структуры в филогенезе происходило с увеличением предъявляемой нагрузки к органу или системе. Эта же закономерность наблюдается и в онтогенезе.

**3**. ***Закладка н.с.*** Центральный и периферический отделы нервной системы человека развиваются из единого эмбрионального источника – **эктодермы.** На 19 день развития из нервных клеток образуется длинная полая трубка – *нервная трубка.* Сформировавшаяся нервная трубка в головном конце, на месте образования будущего головного мозга, расширяется. Более тонкая ее часть преобразуется в спинной мозг. В головном конце нервной трубки очень быстро образуются три расширения – *первичные мозговые пузыри.* Самым ростральным отделом нервной трубки является передний мозг, за ним следует средний и задний. В последующем развитии передний мозг делится на конечный и промежуточный. С каждой стороны промежуточного мозга вырастает глазной пузырь, формирующий новые элементы глаза. Средний мозг сохраняется как единое целое, но в процессе развития в нем происходят изменения, связанные с развитием специализированных рефлекторных центров, имеющих отношение к работе органов чувств: зрению, слуху, тактильной, болевой и температурной чувствительности.

***Продолговатый мозг.*** На начальных этапах формирования п.м. имеет сходство со спинным мозгом. В середине 2 месяца развития в нем образуются сосудистые сплетения, на 3-м - зачатки некоторых черепных нервов, а к середине внутриутробного развития этот отдел содержит очень большое количество клеток. В процессе его дальнейшего развития число клеток в нем уменьшается, в то время как размер и объем клеток увеличивается. У новорожденного в продолговатом мозге продолжается процесс уменьшения клеточных масс, вместе с тем продолжает нарастать масса нейрона и увеличиваться степень дифференцировки. У 1.5 годовалого ребенка клетки п.м. организованы в четко определяемые ядра имеют почти все признаки дифференцировки. У 7 летнего ребенка нейроны п.м.неотличимы от нейронов взрослого.

***Задний мозг.*** Анатомически задний мозг делится на три части: 1). Центрально-расположенную ядросодержащую часть, служащую продолжением п.м.; 2). Мозжечок;3). Мост.

*Мозжечок –* частично развивается из клеток заднего мозга, которые мигрируют в дорсальном направлении. У новорожденного мозжечок заметно вытянут в длину и лежит в черепной коробке выше, чем у взрослого. До 3 месячного возраста в коре мозжечка сохраняется зародышевый слой. В возрасте от 3 мес. до 1 года происходит активная дифференцировка мозжечка, выражающаяся в нарастании объема и массы грушевидных клеток, увеличении количества синапсов в них, интенсивном росте молекулярного слоя коры. Дифференцировка мозжечка – центрального органа равновесия и координации движений происходит и в более поздние сроки, что связано с дальнейшим совершенствованием движений ребенка.

***Средний мозг.*** К концу 3 мес.внутриутробного развития развиваются ядро глазодвигательного нерва, части клеток красных ядер и ядра бугорков четверохолмия. Во второй половине внутриутробного развития развиваются два крупных скопления волокон – основания ножек мозга.

***Промежуточный мозг -*** образуется из переднего мозгового пузыря. В нем образуются закладки таламуса и гипоталамуса.

***Конечный мозг –*** также образуется из переднего мозгового пузыря. Его стенка выпячивается в дорсолатеральном направлении и образует два мозговых пузыря, которые с течением времени преобразуются в полушария мозга. Разрастаясь за короткий период времени, пузыри конечного мозга покрывают собой промежуточный, средний мозг и мозжечок. К 3 месяцу развития между пузырями образуется мозолистое тело, и отчетливо видна закладка коры, на 11-12 неделе полушария мозга можно узнать по форме. К моменту рождения большинство нейронов глубоких слоев коры достигает значительной степени зрелости, а нейроны поверхностных слоев коры находятся на более ранних этапах формирования. Мозг новорожденного очень велик – более 10% от общей массы тела. К периоду полового созревания масса его составляет всего около 2% массы тела, хотя абсолютная масса мозга увеличивается с ростом ребенка. Мозг новорожденного незрелый, причем кора полушарий большого мозга является наименее зрелым отделом всей н.с. Основные функции регулирования различных физиологических процессов выполняют промежуточный и средний мозг. Наиболее интенсивно дифференциация клеточных элементов, а также миелинизация аксонов нервных клеток коры идет в постнатальном периоде, т.е. в течение 1-2года в жизни ребенка. В этот период резко увеличиваются масса и поверхность коры большого мозга. Именно первые 2-3 года жизни являются наиболее ответственными этапами морфологического и функционального становления мозга ребенка. На 1 году жизни закладываются основы психической деятельности, идет подготовка к самостоятельному хождению, речевой деятельности. Существует мнение, что в этот переиодж происходит «первичное обучение», т.е формирование нейронных ансамблей, которые в дальнейшем служат фундаментом для более сложных форм обучения.

В последующие годы темп развития корковых структур хотя и замедляется, но к 4-7 годам клетки большинства областей коры становятся близкими по строению клеткам коры взрослого человека. 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 неодновременно. Раньше других приближаются к строению мозга взрослого человека корковые концы обонятельного анализатора. В новой коре прежде всего развиваются корковые концы двигательного и кожного анализаторов, а также область, имеющая отношение к обонятельной и речедвигательной функциям. Затем дифференцируются корковые концы слухового и зрительного анализаторов и верхняя теменная область, связаннвя с кожным анализатором. В последнюю очередь достигают полной зрелости структуры лобной и нижней теменной областей.