

Физиология центральной нервной системы

Свойства нервных центров

- **Нервным центром называют совокупность нервных клеток, необходимых для осуществления какой-либо функции.**
- **Эти центры отвечают соответствующими рефлекторными реакциями на внешнее раздражение, поступившее от связанных с ними рецепторов.**
- **Клетки нервных центров реагируют и на непосредственное их раздражение веществами, находящимися в протекающей через них крови**

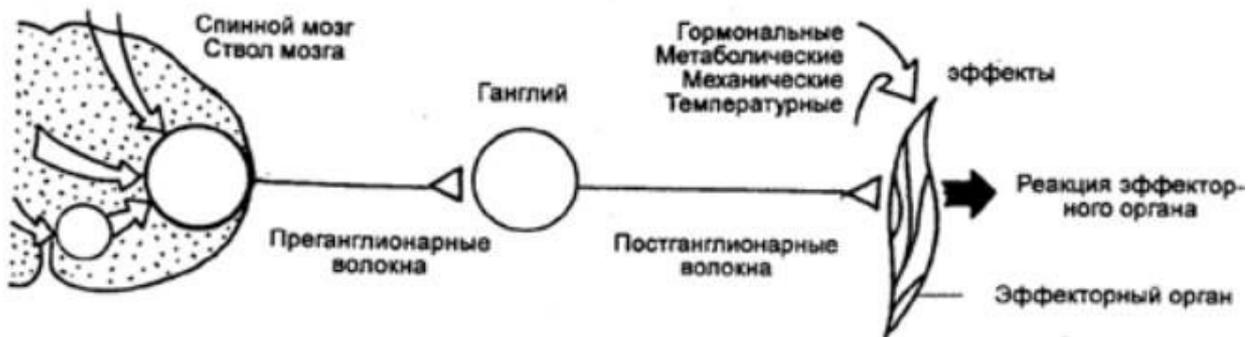
Методы исследования функций нервных центров

- метод раздражения (усиление его деятельности),
- метод разрушения или удаления — экстирпации (нарушение регулируемой им функции),
- электрофизиологический метод — регистрация электрических явлений в нервном центре и др.

Свойства нервных центров

Одностороннее проведение возбуждения.

- В отличие от нервного волокна, в котором возможно двустороннее проведение волны возбуждения от места нанесения раздражения, в нервных центрах волна возбуждения проводится только в одном направлении.
- Это обусловлено особенностями синаптической передачи возбуждения в отдельных нервных клетках.



Нейронный субстрат общего конечного пути автономной нервной системы

Замедленное проведение возбуждения.

- В основе проведения нервных импульсов по цепочке нейронов лежат два различных механизма: **электрический** (проведение потенциала действия — ПД — по нервным волокнам) и **химический** (передача через синапс с помощью медиатора).
- **Первый** осуществляется с большой скоростью (до 100—140 м/сек), **второй**—в тысячу раз медленнее.
- Замедление проведения связано с затратой времени на процессы, происходящие от момента прихода пресинаптического импульса в синапс до появления в постсинаптической мембране возбуждающих или тормозных потенциалов.
- Этот интервал называется **синаптической задержкой** и составляет в мотонейронах и большинстве других клеток ЦНС примерно 0,3 мсек. В вегетативной нервной системе длительность синаптической задержки больше — не менее 10 мсек.

Суммация.

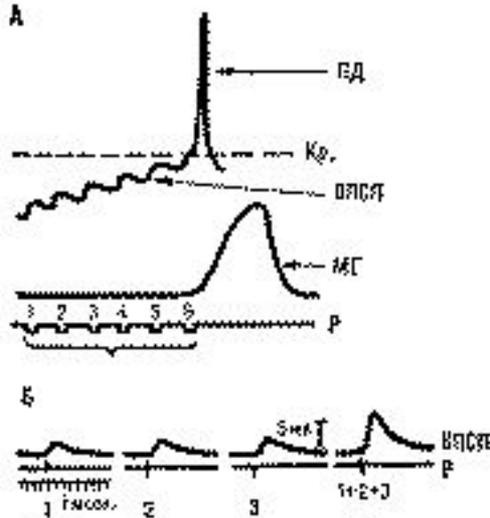


Рис. 49. Временная (А) и пространственная (Б) суммация возбуждения в нервных центрах. На А: ПД — потенциал действия, Кр. — критический уровень деполаризации, ВПСП — возбуждающие постсинаптические потенциалы, МГ — механограмма мышечного сокращения, Р — последовательные подпороговые раздражения (1—6) одного и того же нервного волокна.

На Б: ВПСП в мотонейроне длинной малоберцовой мышцы в ответ на раздражение (Р) нервных волокон, идущих от короткой малоберцовой мышцы (1), длинного разгибателя пальцев (2), длинной малоберцовой мышцы (3), и на одновременное раздражение всех трех нервов вместе (1+2+3) (по Дж. Эллису).

- В ответ на одиночную афферентную волну, идущую от мышц к мотонейронам, в пресинаптической части синапса освобождается 1 квант нейромедиатора. При этом в пресинаптической мембране мотонейрона обычно возникает ВПСП подпороговой величины – 0,1 – 0,2 мВ, недостаточной для вызова ответной реакции клетки. Чтобы величина ВПСП достигла критического уровня (порога возникновения ПД – примерно 10 мВ.), требуется суммация на мембране клетки многих подпороговых ВПСП.

Явления суммации могут наблюдаться при осуществлении отдельных рефлексов (например, рефлексов чихания и кашлевого рефлекса в ответ на слабые раздражения слизистой оболочки дыхательных путей). Они лежат в основе формирования нейронных комплексов, определяющих поведение целого организма, в основе развития условных рефлексов.

- Различают пространственную и временную суммацию.

Фоновая активность.

- Многие нервные клетки обладают способностью к постоянной импульсной активности. Их мембранный потенциал периодически колеблется. Каждый раз, когда его увеличение превышает критический уровень деполяризации, возникает импульсный разряд. **Такая автоматическая деятельность называется фоновой активностью нейрона.**
 - Ее могут вызывать случайные импульсы, циркулирующие в нервной системе, но она может проявляться и при отсутствии приходящих к нейрону раздражений — в результате изменения ионных и обменных процессов, колебаний температуры и других причин. В последнем случае **ее называют спонтанной.**
- Фоновая активность играет важную роль в деятельности целого организма. Импульсы, вызывающие спонтанную активность, легче возбуждают клетки со спонтанной активностью, чем бездеятельные. Это облегчает протекание многих рефлекторных реакций. Во-вторых, клетки, обладающие постоянным ритмом фоновой активности, могут иметь значение водителя ритма (**пейсмекера**), т. е. задавать этот ритм другим нервным клеткам.

Вызванная активность.

- **Импульсные разряды нейрона**, возникающие в ответ на внешнее раздражение, называются **вызванной активностью**.
- Ответ нервной клетки может возникнуть в форме одиночного ПД, серии импульсов с затухающей частотой, а также в виде пачек импульсов, появляющихся через определенные интервалы.
- В различных нейронах наблюдаются разные типы вызванной активности. Одни клетки дают разряды только в момент включения раздражителя (эффект включения) — это наиболее частая реакция клеток, другие — только в момент его выключения (эффект выключения), третьи — в обоих случаях.
- В ЦНС имеются клетки, дающие разряды лишь на новые раздражители, что обеспечивает ориентировочную реакцию. Известны также клетки, в которых отмечается вызванная активность при неправильных реакциях организма, т. е. сигнализирующие об ошибках, что позволяет вносить коррекции в действия человека.

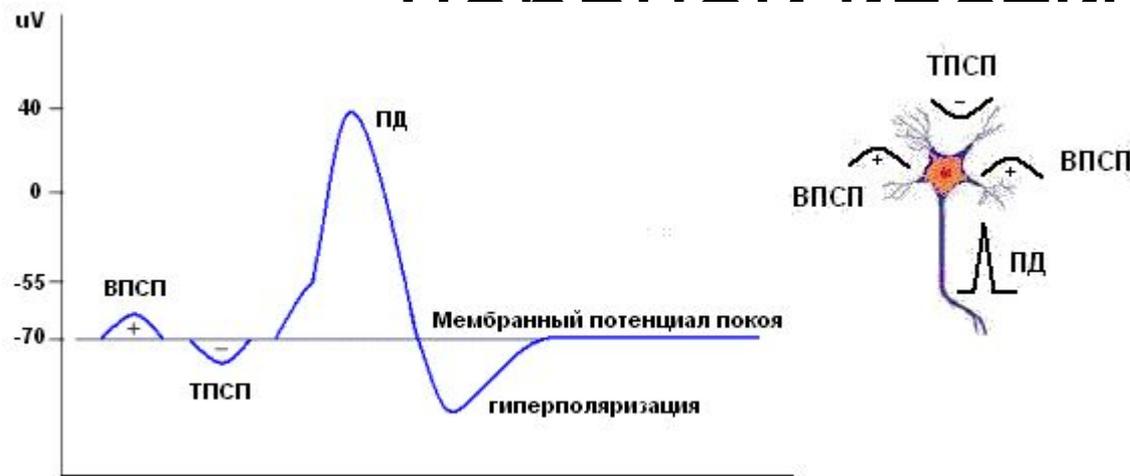
Усвоение и трансформация ритма.

- При ритмических раздражениях вызванная активность нейрона может настроиться на ритм приходящих импульсов (явление усвоения ритма).
- Эта *настройка деятельности нейрона на заданный извне ритм (реакция усвоения, перестройки или навязывания ритма)* имеет большое значение для организации взаимодействия между различными нервными центрами и различными этажами нервной системы, в частности для организации ритмических движений у человека.

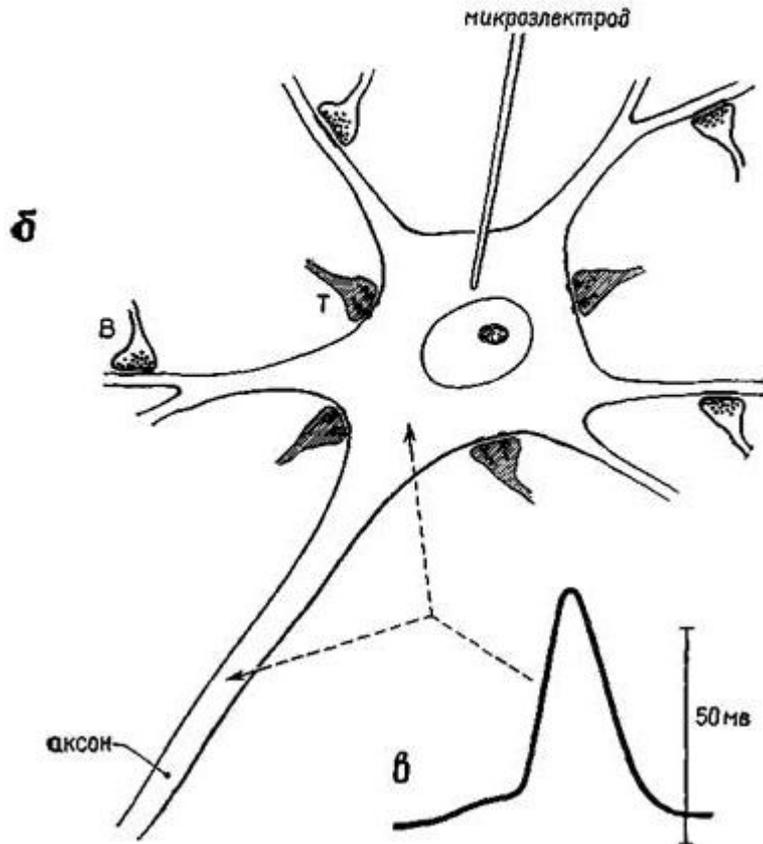
Следовые процессы.

- После окончания действия раздражителя активное состояние нервной клетки или нервного центра обычно продолжается еще некоторое время.
- Длительность следовых процессов различна: небольшая в спинном мозгу (несколько секунд или минут), значительно больше в центрах головного мозга (десятки минут, часы и даже дни) и очень велика в коре больших полушарий (до нескольких десятков лет).

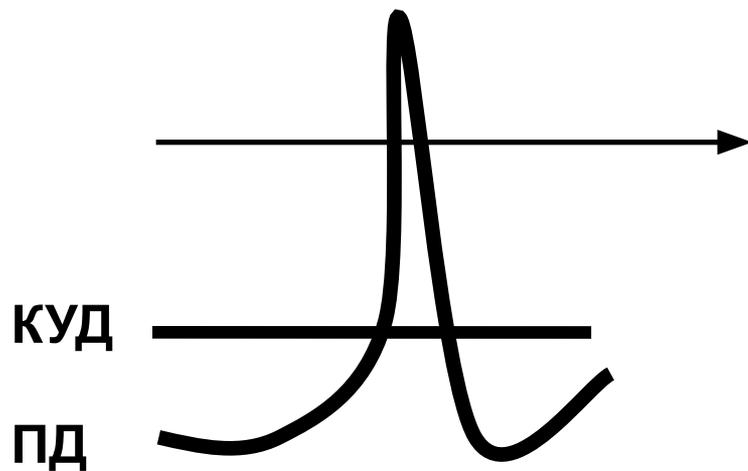
Интегративная и координационная деятельность нервной системы



- Элементарной единицей ЦНС является нейрон (нервная клетка, нейроцит), клеточная мембрана которого представляет поле, на котором происходит интеграция синаптических влияний. Этот первый уровень интеграции осуществляется в результате взаимодействия возбуждающих (ВПСП) и тормозных (ТПСП) постсинаптических потенциалов, которые генерируются при активации синаптических входов нейрона.

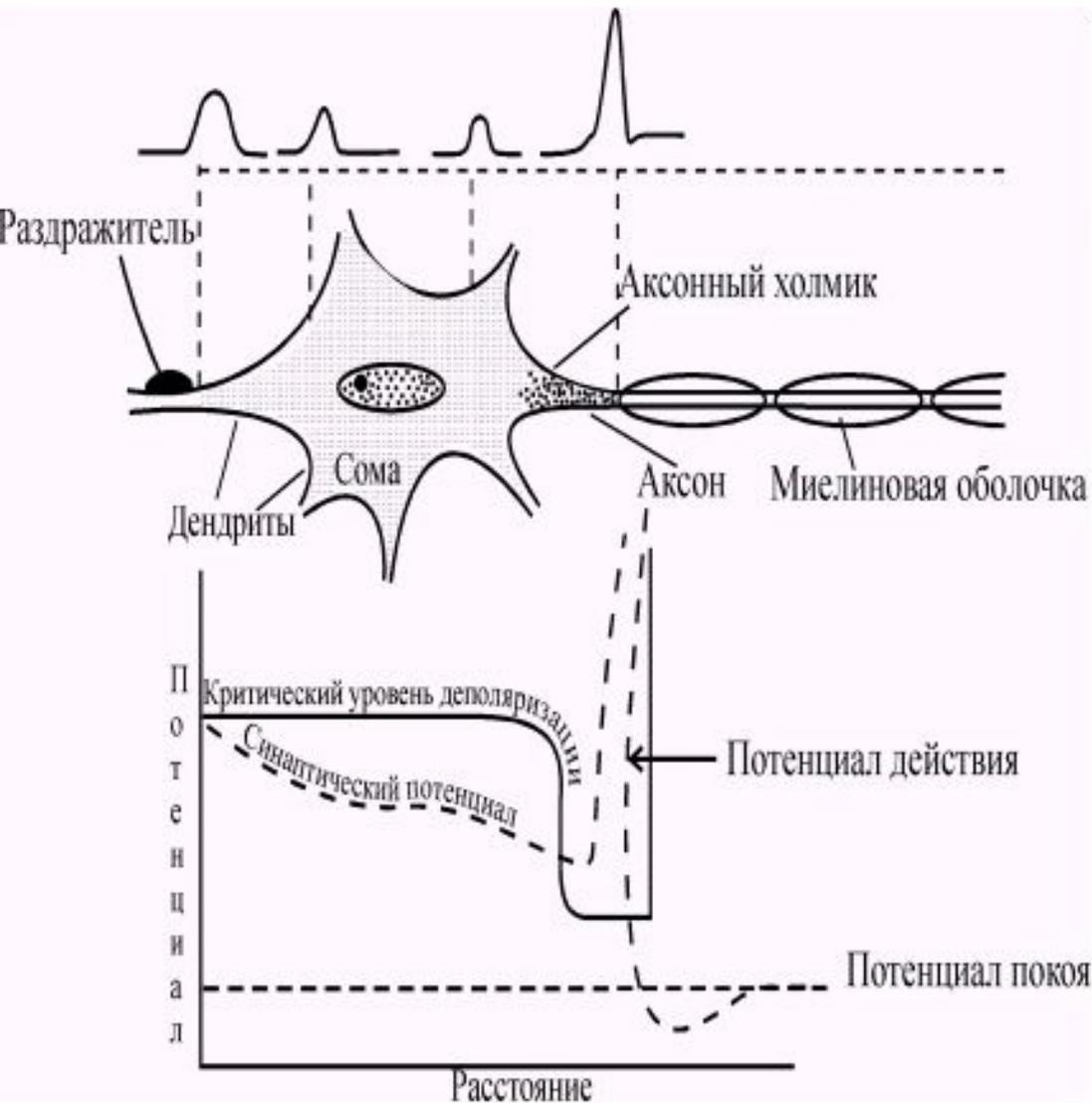


- **Схема нейрона (б)** с возбуждающими (Б) и тормозными (Т) синапсами и **внутриклеточные записи (а)** медленных постсинаптических потенциалов (ВПСП и ТПСП) — вверху.
- **Примечание:** импульс, генерируемый на начальной части аксона, имеет амплитуду выше 50 мВ, а амплитуда внутриклеточных записей имеет диапазон около 5 мВ (по Eccles, 1967).



КУД – критический уровень деполяризации; ПП - потенциал покоя, равный (-60) мВ

- В том случае, если возбуждающие и тормозные входы активируются одновременно, происходит суммация синаптических потенциалов противоположной полярности и мембранный потенциал в меньшей степени приближается к критическому уровню деполяризации (КУД), при котором в низкопороговой зоне клетки возникает потенциал действия.
- В некоторых случаях снижение амплитуды ВПСП может происходить без возникновения ТПСП, только за счет шунтирующего закорачивающего действия мембранных каналов, ответственных за генерацию ТПСП.



- Пространственное затухание ВПСП и генерация потенциала действия. Возбуждающие синаптические потенциалы, возникающие в дендрите, по мере распространения по нейрону затухают. Порог генерации ПД (КУД) зависит от плотности натриевых каналов (черные точки).
- Хотя синаптический потенциал (изображен в верхней части рисунка) и затухает по мере распространения от дендрита к аксону, ПД все же возникает в области аксонного холмика. Именно здесь плотность Na-каналов наиболее высока, а пороговый уровень деполяризации наиболее низок

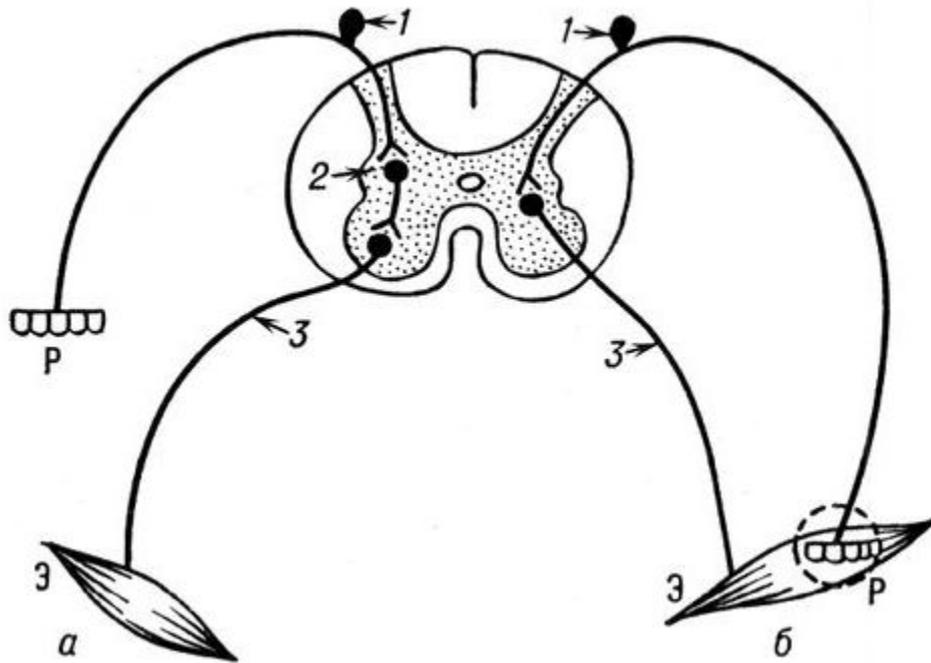
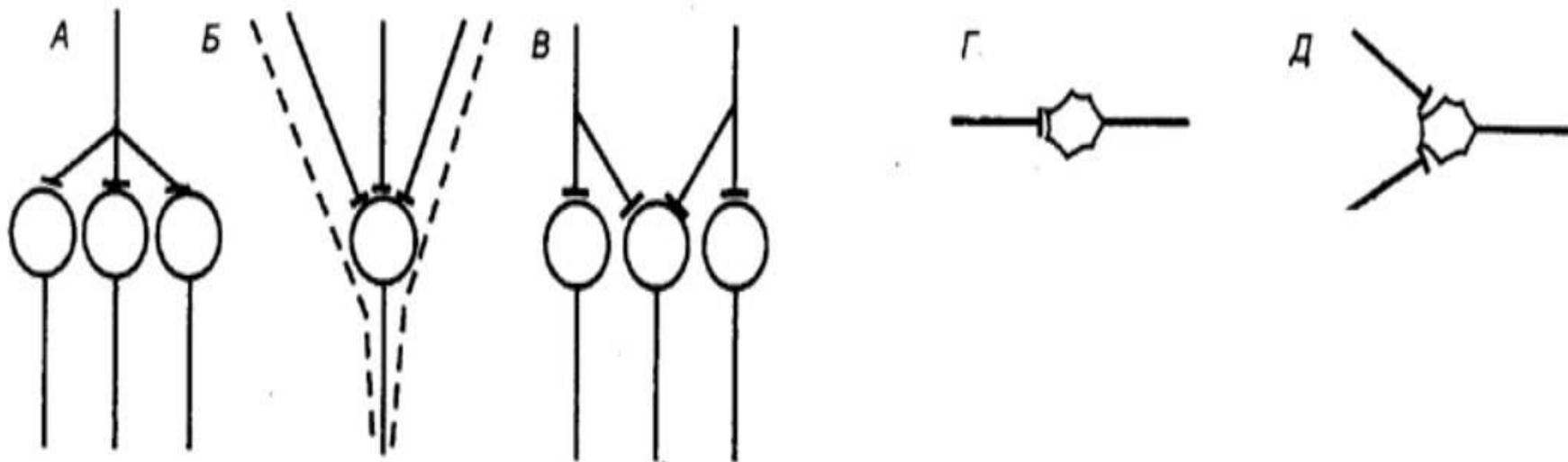


Схема дивергенции (а) и конвергенции (б) нервных путей в спинном мозге: 1 - афферентный нейрон; 2 - интернейрон; 3 - эфферентный нейрон.

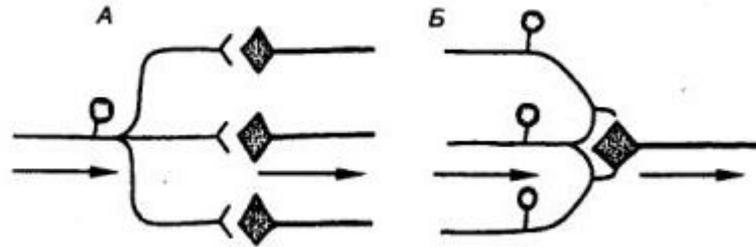
• Координационная деятельность нейронов и слагаемых из них элементарных нервных сетей (второй уровень интеграции) обусловлена спецификой морфологических отношений в ЦНС.

- Довольно часто наблюдается такое явление, когда одно пресинаптическое волокно многократно ветвится и образует синаптические контакты сразу со многими нейронами.
- **Это явление называется дивергенцией** и обнаруживается практически во всех отделах ЦНС.
- Функционально принцип дивергенции лежит в основе иррадиации возбуждения в рефлекторных дугах, проявляющейся в том, что раздражение одного афферентного волокна может вызвать генерализованную реакцию за счет возбуждения многих вставочных и моторных нейронов.

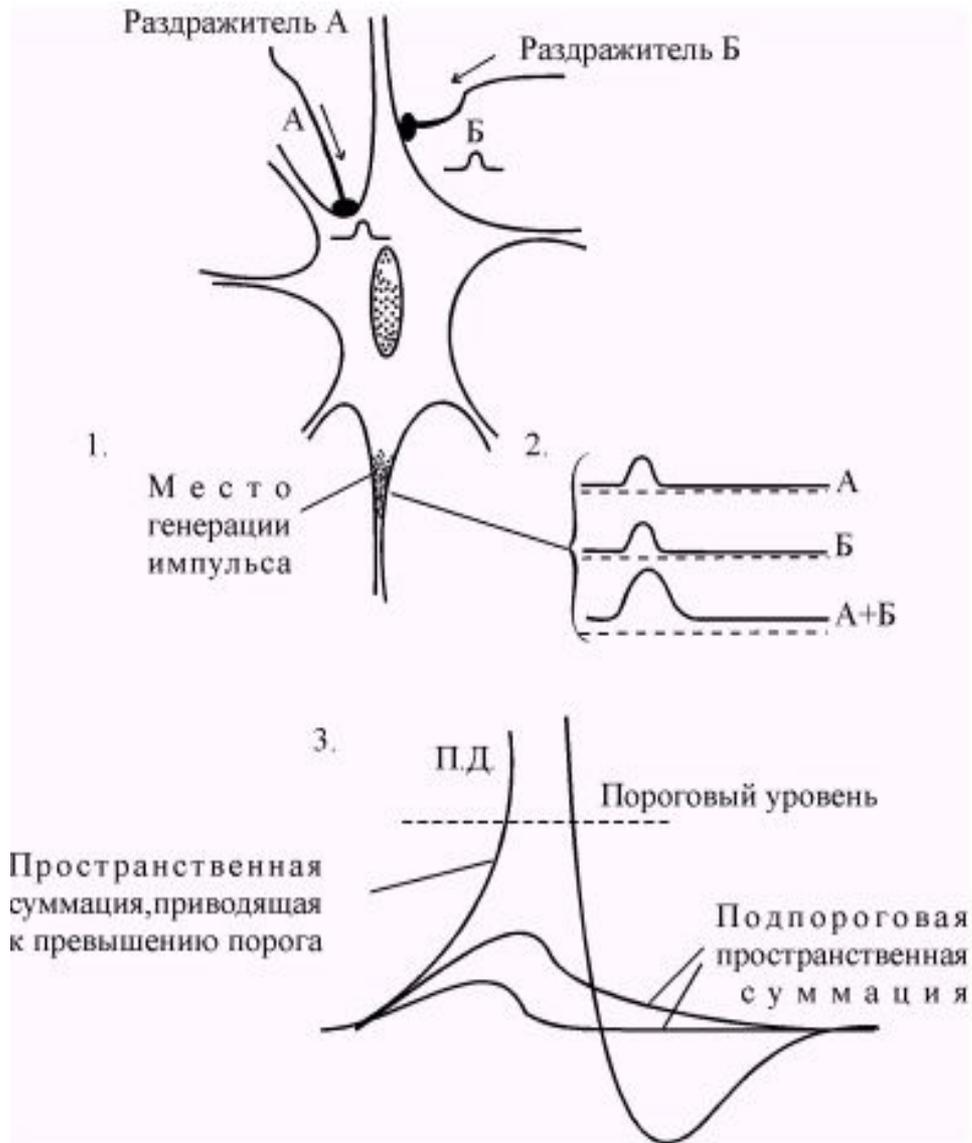


- Дивергенция (А),
- Конвергенция (Б),
- Окклюзия (В),
- Временная суммация (Г)
- Пространственная (Д) суммация в локальных нейронных цепях

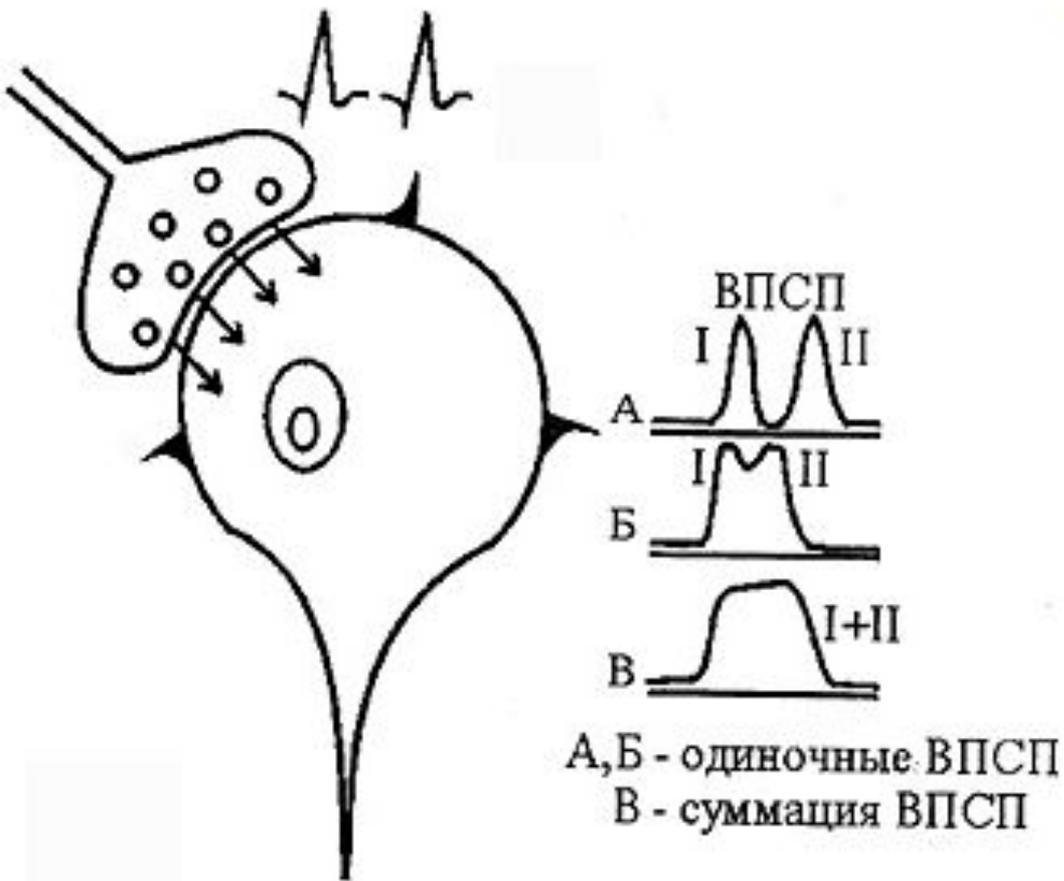
Дивергенция (А) и конвергенция (Б) путей в нервной системе



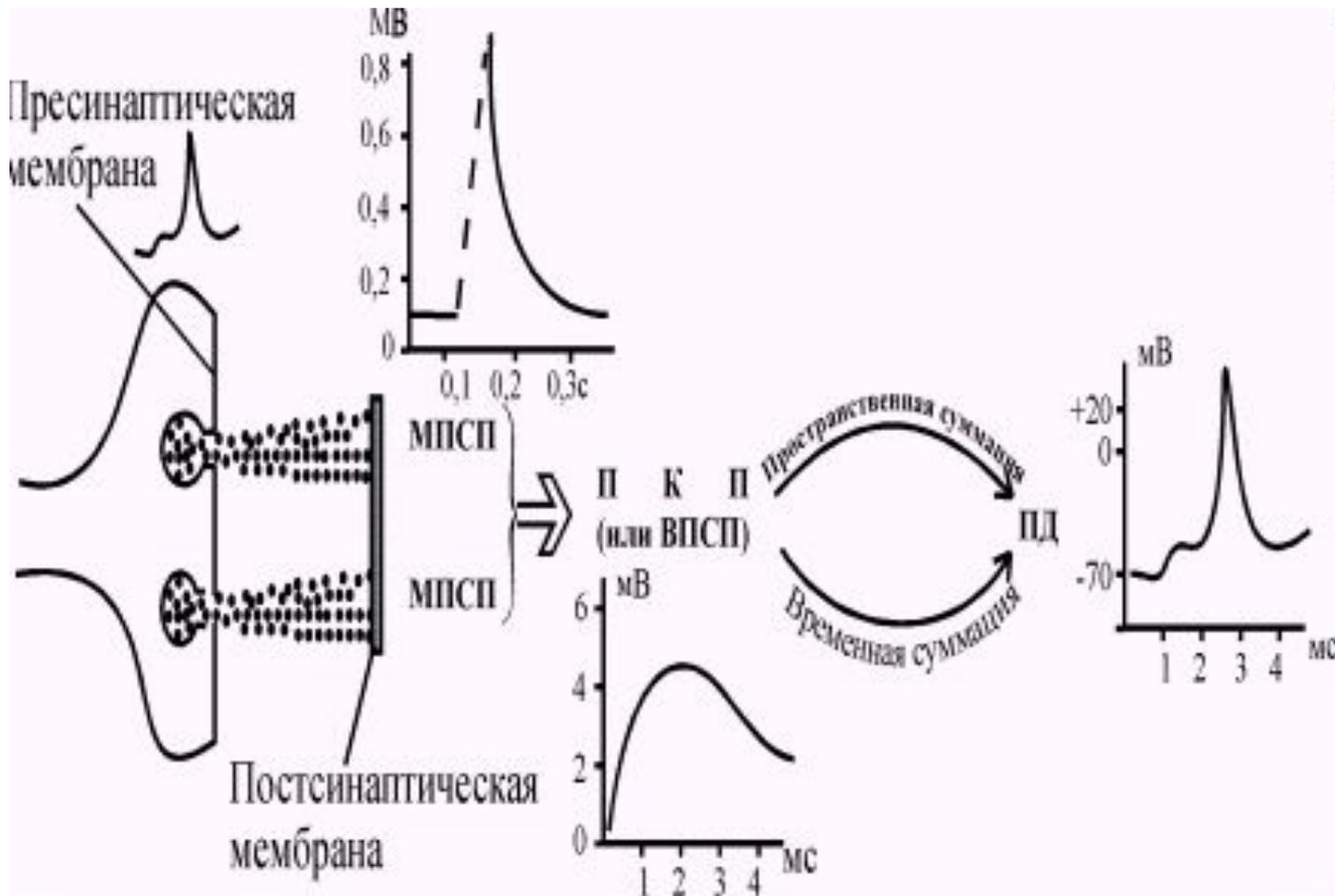
- Дивергенция пути — это контактирование одного нейрона со множеством нейронов более высоких порядков. У позвоночных существует разделение аксона чувствительного нейрона, входящего в спинной мозг, на множество веточек (коллатералей), которые направляются к разным сегментам спинного мозга и в головной мозг, где происходит передача сигнала на вставочные и далее — на моторные нервные клетки.
- Конвергенция — это схождение многих нервных путей к одним и тем же нейронам.
- Например, у позвоночных на каждом мотонейроне спинного мозга и ствола головного мозга образуют синаптические окончания тысячи сенсорных, а также возбуждающих и тормозных вставочных нейронов разных уровней. Мощная конвергенция обнаруживается и на нейронах ретикулярной формации ствола мозга, на многих корковых нейронах у позвоночных и, видимо, на командных нейронах.
- Конвергенция многих нервных путей к одному нейрону делает этот нейрон интегратором, соответствующих сигналов. Его состояние, т. е. импульсация или «молчание» в каждый данный момент определяются алгебраическим сложением массы возбуждающих и тормозных входов, иными словами, интегралом всех его ВПСП и ТПСП. Такое сложение ПСП называют пространственной, или одновременной, суммацией. При этом нейрон—интегратор называют общим путем для конвергирующих на него нервных сигналов, а если речь идет о мотонейроне, т. е. конечном звене нервного пути к мускулатуре, говорят об общем конечном пути.



- **Пространственная суммация в мотонейроне**
- 1. Возбуждающие постсинаптические потенциалы, возникающие в двух разных синапсах (А и Б).
- 2. Потенциалы, возникающие на мембране в зоне генерации импульса при раздражении волокна А или Б либо обоих этих волокон одновременно (А+Б).
- 3. Для того чтобы потенциал в области аксонного холмика превышал пороговый уровень, необходима пространственная суммация ВСПС, возникающих в нескольких синапсах



- **Временная суммация**
- При высокой частоте следования раздражителей возможно «наложение» одного постсинаптического потенциала на другой, в результате чего образуется суммарный потенциал с большей амплитудой



- Последовательность биоэлектрических явлений в химическом синапсе происходящих за время между выделением медиатора и возникновением АД на постсинаптической структуре

Миниатюрный постсинаптический потенциал (МПСП)

Потенциал концевой пластинки (ПКП)

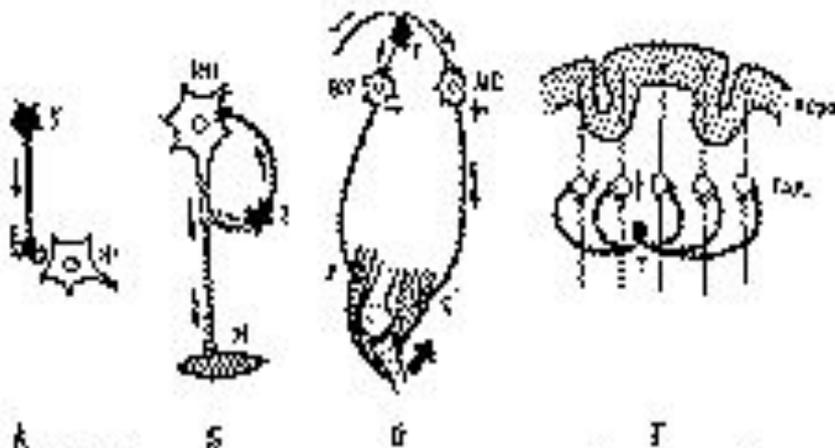


Рис. 52. Торможение в центральной нервной системе (по Дж. Экклсу):

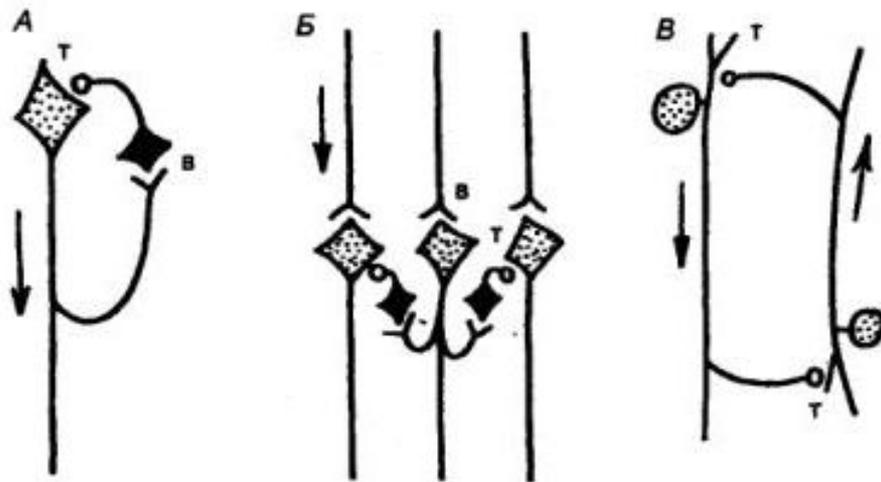
А — пресинаптическое торможение: Пр — пресинаптическое волокно, Т — тормозная клетка, Н — нейрон;

Б — возвратное (постсинаптическое) торможение: МН — мотонейрон, Т — тормозная клетка Рэншоу, М — мышца;

В — участие клеток Рэншоу (Т) в регуляции деятельности мышц-антагонистов: торможение (—) мотонейрона мышцы-разгибателя (МР) при возбуждении (+) мотонейрона мышцы-сгибателя (МС), Р — мышца-разгибатель, С — мышца-сгибатель;

Г — торможение нейронов промежуточного мозга (Тал. — таламус) с участием тормозной корзинчатой

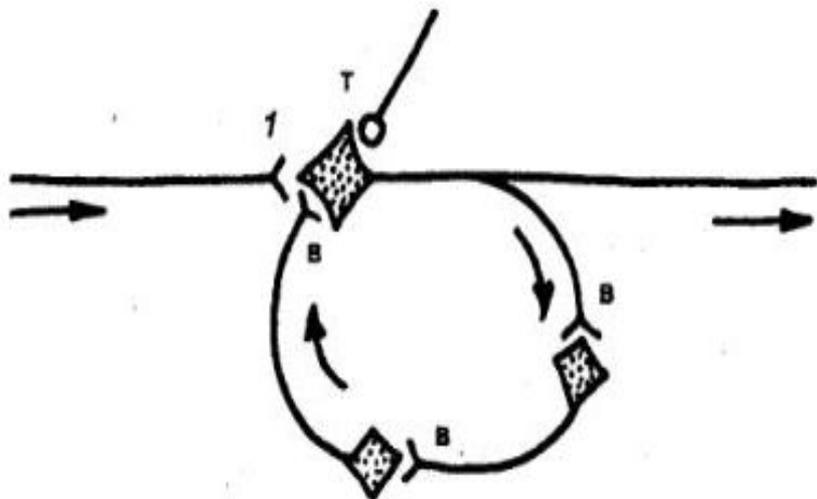
- Координирующая функция локальных нейронных сетей помимо усиления может выражаться и в ослаблении слишком интенсивной активности нейронов за счет их **торможения.**



Возвратное (А), латеральное (Б) и прямое взаимное торможение (В)

А — в спинном мозгу позвоночных; Б — в сенсорном пути; В — предполагаемое у командных клеток (моллюсков); в, т. — возбуждающее и тормозное действие;

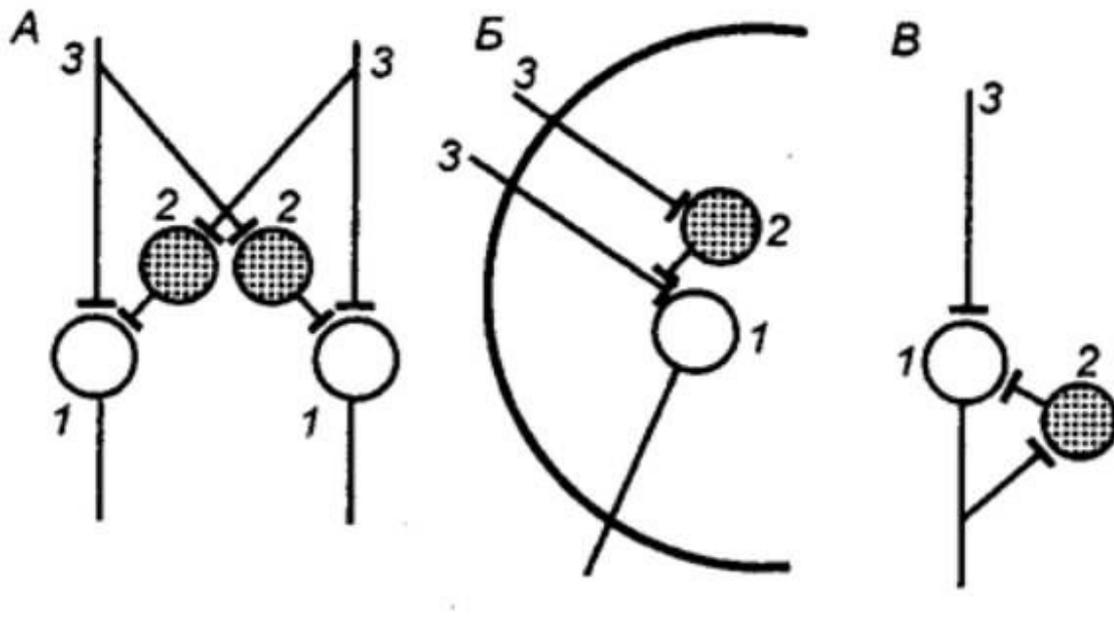
стрелками показано направление нервного импульса



Нервная цепочка, поддерживающая циркуляцию возбуждения (в) и постоянную выходную импульсацию

Начало активности цепочки задается возбуждающим афферентным синапсом (1), конец — утомлением или внешним тормозным влиянием (т)

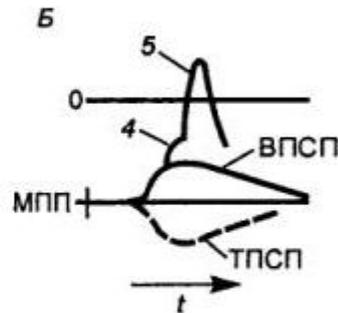
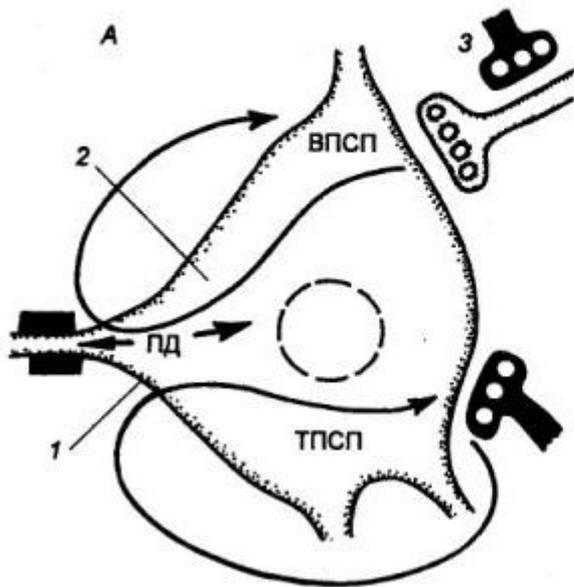
- Торможение, как особый нервный процесс, характеризуется отсутствием способности к активному распространению по нервной клетке и может быть представлено двумя формами — **первичным и вторичным торможением**.
- **Первичное торможение** обусловлено наличием специфических тормозных структур и развивается первично без предварительного возбуждения.
- Примером первичного торможения является реципрокное торможение мышц—антагонистов, обнаруженное в спинальных рефлекторных дугах.
- Суть явления: если активируются проприорецепторы мышцы—сгибателя, то они через первичные афференты одновременно возбуждают мотонейрон данной мышцы—сгибателя и через коллатераль афферентного волокна — тормозный вставочный нейрон. Возбуждение вставочного нейрона приводит к постсинаптическому торможению мотонейрона антагонистической мышцы—разгибателя, на теле которого аксон тормозного интернейрона формирует специализированные тормозные синапсы.
- Реципрокное торможение играет важную роль в автоматической координации двигательных актов.



Реципрокное (А),
пресинаптическое (Б)
возвратное (В) торможение в
локальных нейронных цепях
спинного мозга

1 — мотонейрон,
2 — тормозный
интернейрон,
3 — афферентные
терминали

- К первичному торможению относят возвратное торможение Реншоу.
- Оно осуществляется в нейронной цепи, которая состоит из мотонейрона и вставочного тормозного нейрона — клетки Реншоу. Импульсы от возбужденного мотонейрона через отходящие от его аксона возвратные коллатерали активируют клетку Реншоу, которая вызывает торможение разрядов данного мотонейрона.
- Это торможение реализуется за счет функции тормозных синапсов, которые клетка Реншоу образует на теле активирующего ее мотонейрона. Т.о., из двух нейронов формируется контур с отрицательной обратной связью, позволяющий стабилизировать частоту разрядов моторной клетки и подавить идущую к мышцам избыточную импульсацию.



Постсинаптическое и пресинаптическое торможение мотонейрона спинного мозга позвоночного

А — гиперполяризация начального сегмента аксона петлей тока ТПСР; Б — форма и полярность ТПСР на фоне сниженного МП: 1 — начальный сегмент аксона, 2 — сома—дендритный комплекс, 3 — тормозный синапс на возбуждающей пресинаптической терминали, 4 — ПД начального сегмента, 5 — ПД сома—дендритного комплекса

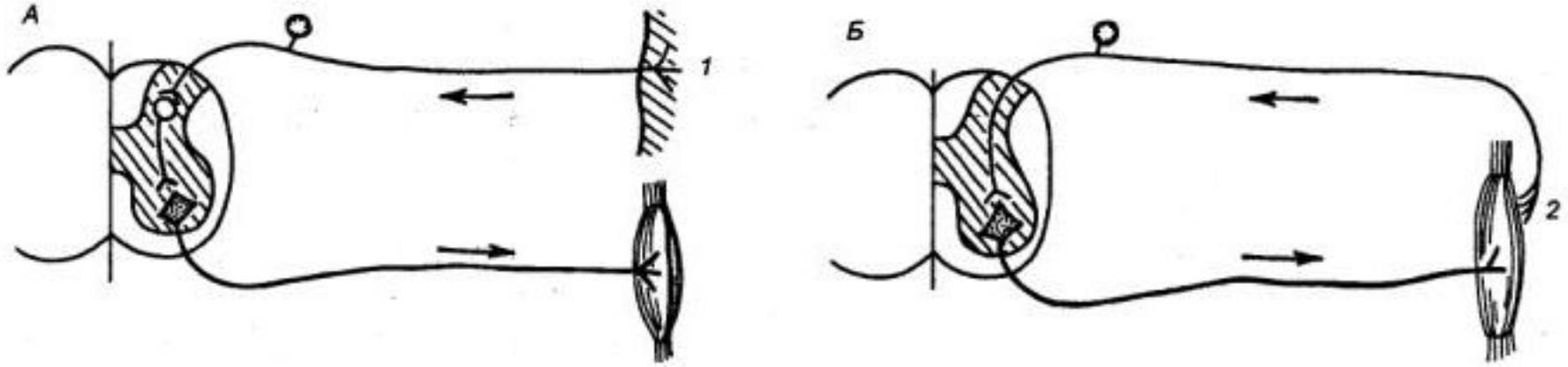
- обусловлено наличием вставочных тормозных нейронов, к которым подходят коллатерали афферентных волокон.
- вставочные нейроны формируют аксо—аксональные синапсы на афферентных терминалях, являющихся пресинаптическими по отношению к мотонейронам.
- В случае избыточного притока сенсорной информации с периферии происходит активация тормозных интернейронов, которые через аксо—аксональные синапсы вызывают деполаризацию афферентных терминалей и, таким образом, уменьшают количество выделяемого из них медиатора, и эффективность синаптической передачи.
- Электрофизиологическим показателем этого процесса является снижение амплитуды регистрируемых от мотонейрона ВПСР.
- Вместе с тем никаких признаков изменений ионной проницаемости или генерации ТПСР в мотонейронах не наблюдается.

- Ионный механизм восходящей фазы ТПСР был определен в опытах с электрофоретической инъекцией в мотонейрон ионов Cl^- . Добавка Cl^- в нейрон сразу же извращает знак ТПСР, а дальнейшее увеличение внутренней концентрации Cl^- неуклонно увеличивает амплитуду инвертированного ТПСР.
- ТПСР в мотонейронах позвоночных определяются открытием в постсинаптической мембране главным образом хлорных каналов (по некоторым данным, также и селективных К-каналов).
- При низком МПР и обычной внутренней концентрации Cl^- открытие Cl^- -каналов приводит к току Cl^- внутрь клетки и развитию гиперполяризационного ТПСР. При высоких МПР и обычной внутриклеточной концентрации Cl^- то же открытие Cl^- -каналов приводит к току Cl^- наружу и развитию деполаризационного ТПСР. В мембране мотонейрона, по-видимому, существует специальный ионный насос, поддерживающий $[\text{Cl}^-]$ на нормальном уровне.
- Тормозный эффект ТПСР здесь основывается на двух механизмах. 1 - электротоническое действие гиперполяризационного ТПСР на триггерную зону (холмик); ТПСР порождает ток, который входит в холмик и повышает его МП. 2 - имеет значение действие хлорного шунта на ВПСР. Открытие Cl^- -каналов как бы закорачивает ток ВПСР и не дает ему подействовать на триггерную зону нейрона (холмик).
- Хлорный механизм используют не только тормозные синапсы мотонейронов позвоночных. На этой же основе действуют многие тормозные синапсы ЦНС, например, тормозные химические синапсы на маутнеровских клетках рыб и нейронах ЦНС улитки.
- Рассмотренные варианты синаптического торможения могут быть названы постсинаптическими.

- Пресинаптическим в отличие от постсинаптического торможения называют снижение или выключение активности данной клетки за счет синаптического торможения оканчивающейся на ней возбуждающей терминали.
- Такое торможение описано для нервно—мышечного прибора ракообразных, моторные терминали которого имеют на себе аксо—аксональные тормозящие синапсы. В этих синапсах торможение определяется действием ГАМК, открывающей хлорные каналы моторной терминали. Последний эффект шунтирует ее Na-каналы и тем самым снижает амплитуду пресинаптического ПД. В результате синаптическая передача моторного импульса ослабляется или исключается. При одиночном импульсе тормозного аксона длительность пресинаптического торможения составляет 6—7 мс.
- Максимальный тормозный эффект получается, если тормозный импульс достигает аксо—аксонального синапса за несколько миллисекунд до прихода сюда ПД возбуждающего аксона. Пресинаптическое торможение предупреждает или заранее исключает развитие постсинаптического возбуждения, но оно не может повлиять на уже развившееся постсинаптическое возбуждение, причем при пресинаптическом торможении в постсинаптической клетке не обнаруживается ни ТПСР, ни изменений электровозбудимости. Аналогичное пресинаптическое торможение при раздражении антагонистических мышечных (и кожных) нервов обнаружено в области терминалей возбуждающих мотонейронов спинного мозга кошки. Найдено, что эти терминали в моменты торможения деполяризуются. Торможение (и деполяризация) даже после одиночного антагонистического залпа весьма длительно (100—200 мс), что, возможно, связано с повторными активациями тормозящего синапса. Вероятно, медиатором в этом тормозном аксо—аксональном синапсе является ГАМК. Причины деполяризации терминалей сложны. Начальная деполяризация здесь может быть связана с увеличением хлорной проницаемости. Видимо, имеющийся на мембране терминали градиент ионов Cl— таков, что открытие хлорных каналов приводит к выходу Cl— из терминали и к ее частичной деполяризации. Деполяризация терминали и открытие хлорного шунта снижают ее ПД и в силу этого уменьшают квантовый состав передачи в возбуждающем синапсе.
- Существуют данные о том, что при пресинаптическом торможении в среде вокруг тормозимой терминали растет концентрация ионов K⁺. Они могут выбрасываться из самой терминали, мотонейрона и других близлежащих клеток. Рост наружной концентрации K⁺ опять—таки снижает МП терминали и ослабляет ее ПД. Пресинаптическое торможение представлено в различных отделах ЦНС позвоночных и беспозвоночных.
- Также выделяют понятие вторичное торможение, т. е. блокирование ПД постсинаптической клетки из—за избыточной активности возбуждающих синапсов. Возможность такого пессимального торможения обнаружил Н. Е. Введенский (1886) в опыте на нервно—мышечном препарате. Этот блок определяется развивающейся деполяризацией мембран, сопровождаемой инактивацией их натриевых каналов.

- Возвратное торможение — это торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным коллатералям к тормозным клеткам.
- Возвратное постсинаптическое торможение хорошо изучено в мотонейронах спинного мозга позвоночных. Аксоны этих клеток отдают возвратные коллатерали в мозг к тормозным вставочным нейронам Реншоу, которые образуют синаптические контакты на соседних или на этих же мотонейронах. Торможение десинхронизирует деятельность отдельных α —мотонейронов и обеспечивает ограничение их ритма разрядов, что важно для нормальной работы двигательного аппарата.
- Характерно, что как и в мионевральном синапсе, в контакте на клетке Реншоу медиатором служит Ах. Важную роль выполняет возвратное торможение и в других нервных сетях.
- Латеральное торможение — это торможение элементов соседних нервных цепочек в конкурирующих сенсорных каналах связи.
- Латеральное торможение, видимо, также осуществляется с помощью тормозных вставочных клеток. Такое торможение четко показано у мечехвостов (класс морских членистоногих) в сенсорных цепочках, идущих от фасеточного глаза к ЦНС. Оно наблюдается у соседних элементов сетчатки позвоночных, а также в их зрительных, слуховых и других сенсорных центрах.
- Во всех случаях латеральное торможение обеспечивает контраст, т. е. выделение существенных сигналов из фона.
- Прямым взаимным торможением можно назвать тормозное взаимодействие двух (или большего числа) командных нейронов, осуществляющееся без специальных вставочных клеток.
- Такое торможение предполагается у командных клеток L—10 и интернейрона II у моллюска аплизии. Прямое взаимное торможение в паре клеток делает эту пару склонной функционировать по принципу «или — или». Иначе говоря, такая «метастабильная» сеть разрешает работу либо клетке L—10, либо клетке II в силу того, что активная клетка прямо тормозит конкурента, чем освобождает себя от торможения с его стороны.

Рефлексы и рефлекторные дуги



Рефлекторные дуги кожного (А) и мышечного (коленного) (Б) рефлексов млекопитающих

- А — трехнейронная, дисинаптическая дуга кожного рефлекса;
 - Б — двухнейронная, моносинаптическая дуга коленного рефлекса:
- 1 — кожные рецепторы, 2 — мышечные веретена (рецепторы растяжения мышцы, реагирующие на удар по подколенному сухожилию).

Схема коленного рефлекса

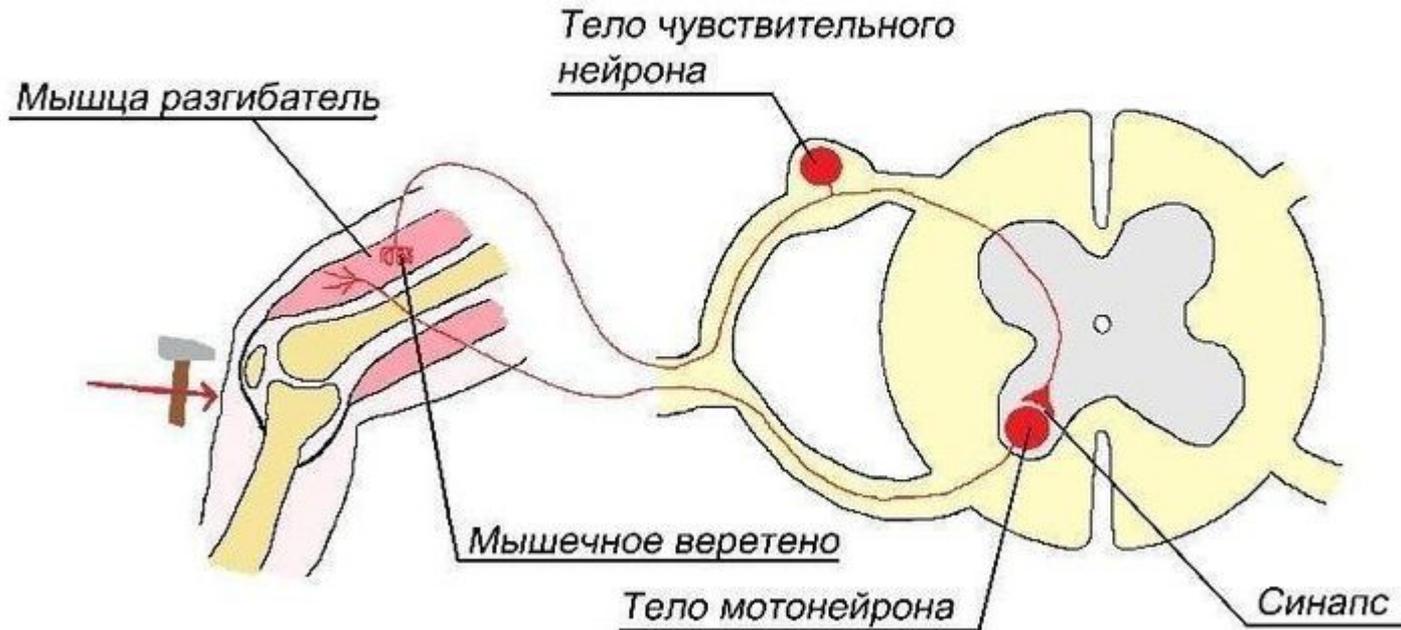
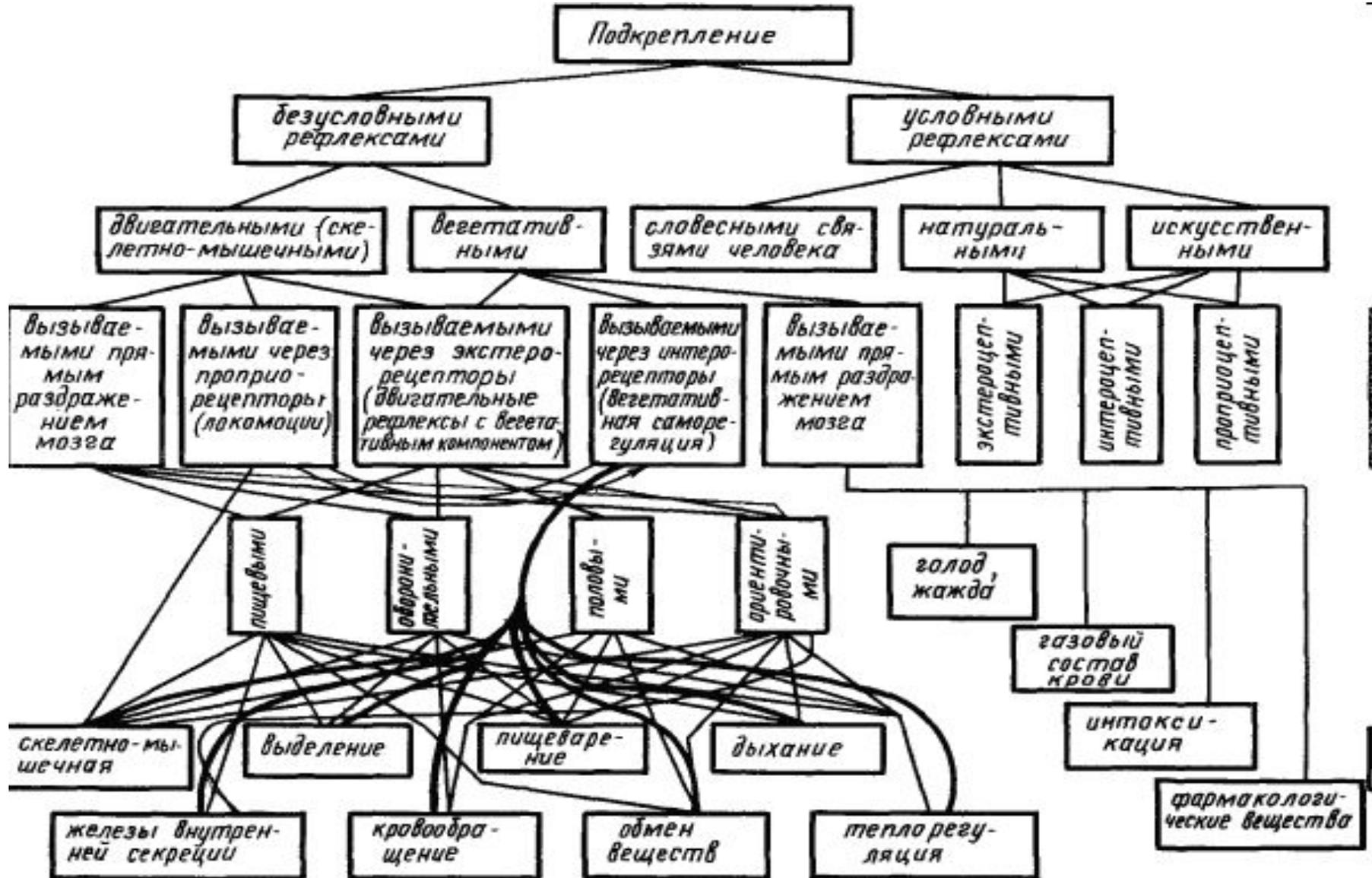




Рис. 3.9. Разновидности рефлексов



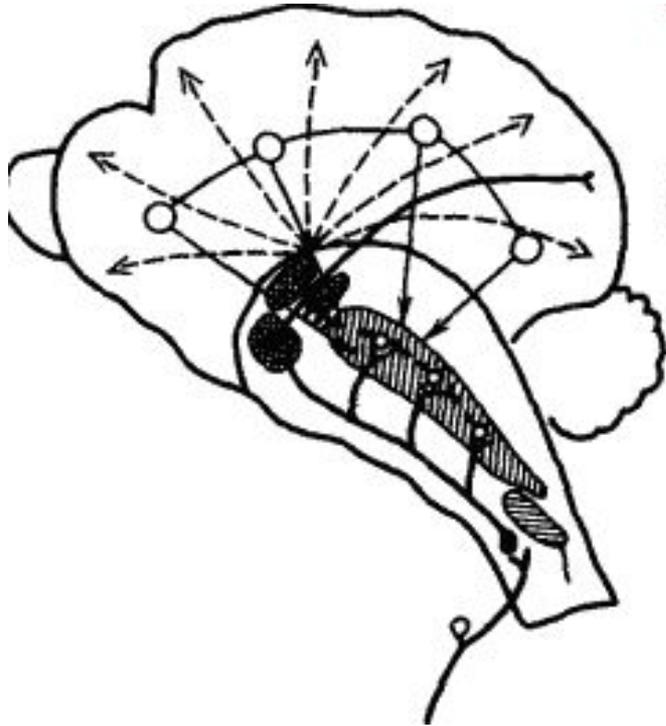
Классификация подкреплений, на которые могут образовываться условные рефлексy



Условия выработки временных связей

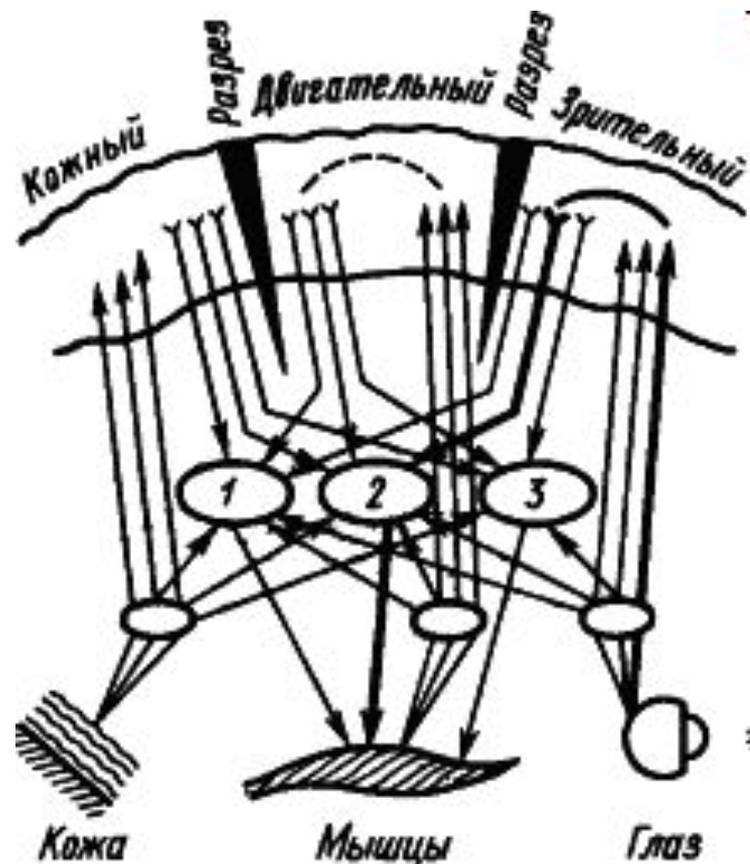
- Сочетание сигнального раздражителя с подкреплением
- Индифферентность сигнального раздражителя
- Преобладание силы возбуждения, вызванного подкреплением
- Отсутствие посторонних раздражителей
- Нормальная работоспособность нервной системы

Корково-подкорковые отношения в процессах высшей нервной деятельности



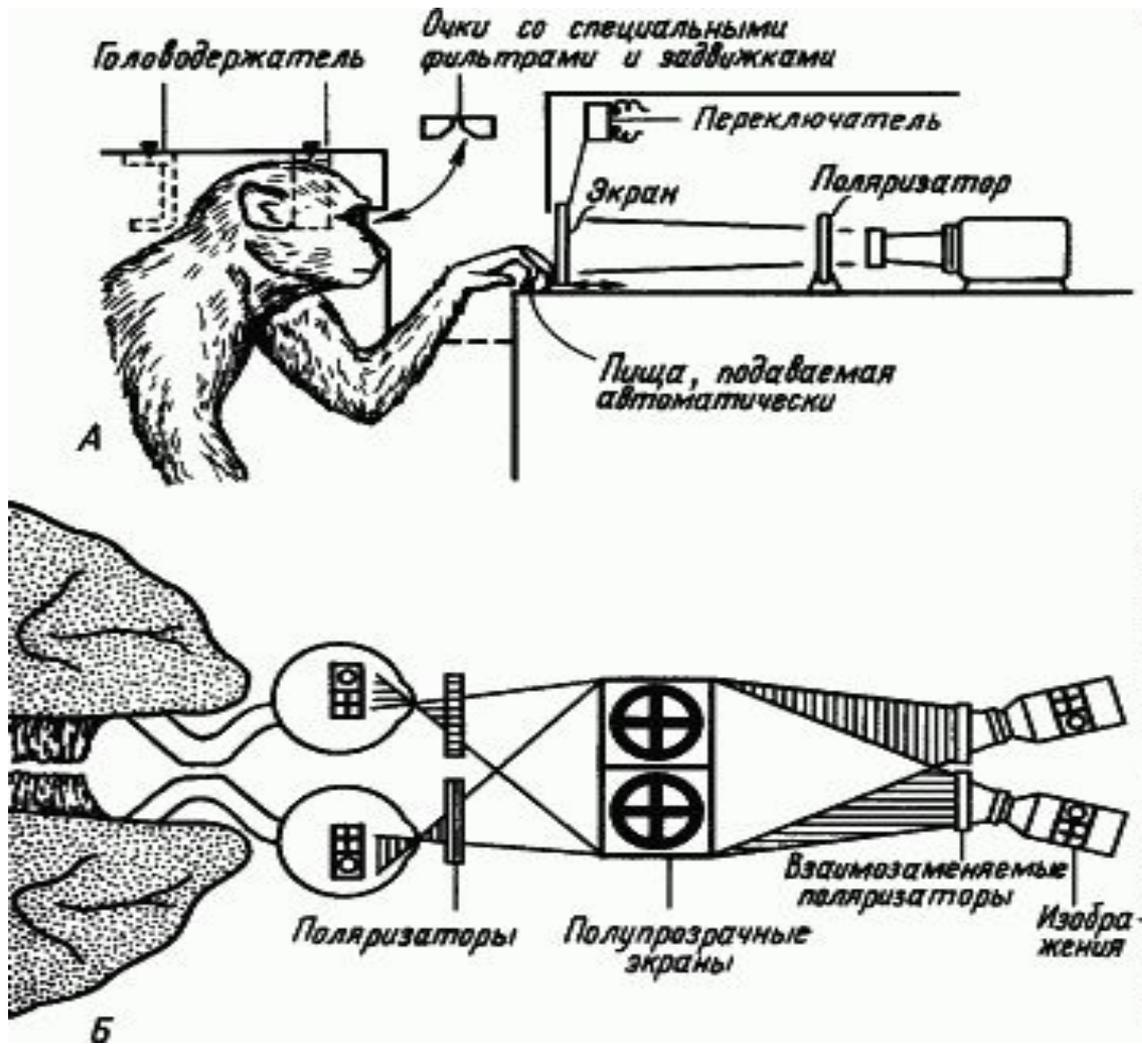
Взаимодействие ретикулярной формации среднего мозга и коры (по Л.Г. Воронину):

жирными линиями обозначены афферентные специфические пути с коллатералью к ретикулярной формации, прерывистыми — восходящие пути к коре, тонкими — влияние коры на ретикулярную формацию, вертикальной штриховкой — облегчающая зона, горизонтальной — тормозная зона, клеточной штриховкой — таламические ядра



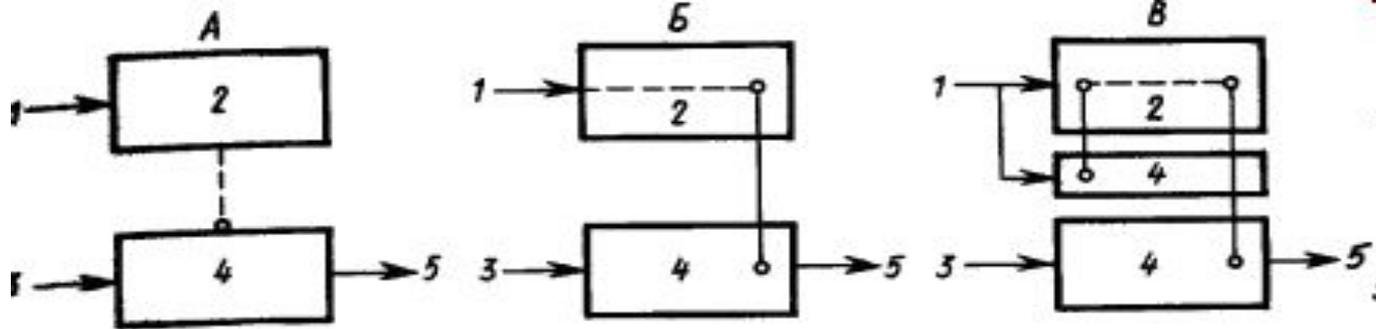
Множественное замыкание временных связей в коре (показано пунктиром), которым не препятствуют ее разрезы (по А.Б. Когану):

1, 2, 3 — центральные механизмы оборонительных, пищевых и ориентировочных реакций соответственно; путь условного пищевого рефлекса на световой сигнал показан жирными линиями



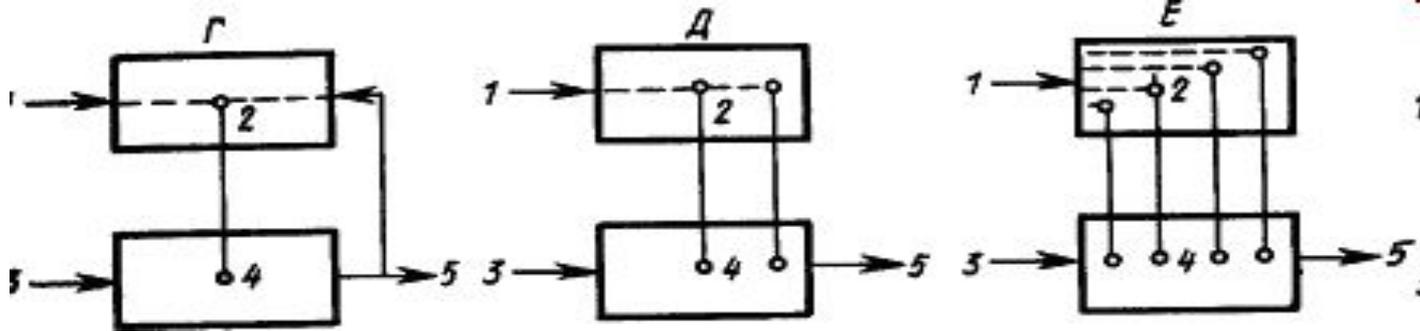
Исследования процессов обучения у обезьян, подвергнутых операции «расщепления» мозга.

А — устройство, направляющее в правый глаз одно изображение, а в левый — другое; Б — специальная оптика для проецирования зрительных образов в разные глаза (по Р. Сперри)



Различные предположения о структуре временной связи условного рефлекса: 1 — условный раздражитель, 2 — корковые структуры, 3 — безусловный раздражитель, 4 — подкорковые структуры, 5 — рефлекторная реакция; прерывистыми линиями показаны временные связи

- И.П. Павлов сначала предположил, что временная связь является «вертикальной связью» между зрительной, слуховой или иными частями коры больших полушарий и подкорковыми центрами безусловных рефлексов, например пищевого — корково-подкорковая временная связь (А).
- Однако многочисленные факты дальнейшей работы привели затем к выводу, что временная связь — это «горизонтальная связь» между очагами возбуждения, находящимися в пределах коры. Например, во время образования условного слюнного рефлекса на звук звонка замыкание происходит между клетками слухового анализатора и клетками, которые представляют в коре безусловный слюноотделительный рефлекс (Б). Такие клетки назвали представителями безусловного рефлекса.
- Наличие в коре больших полушарий собаки представительства безусловных рефлексов доказывается следующими фактами. Если применять в качестве пищевого раздражителя сахар, то слюноотделение на него вырабатывается лишь постепенно. Если какой-либо условный раздражитель не подкреплять, то следующее за ним «сахарное» слюноотделение уменьшается. Значит, этот безусловный рефлекс имеет нервные клетки, расположенные в сфере протекания корковых процессов. Дальнейшие исследования показали, что если удалить у собаки кору, то ее безусловные рефлексy (слюнные, отделение желудочного сока, движения конечностей) претерпевают стойкие изменения. Следовательно, безусловные рефлексy кроме подкоркового центра имеют центры и на корковом уровне. Вместе с тем раздражитель, который сделан условным, также имеет представительство в коре. Отсюда возникло предположение, что временные связи условного рефлекса замыкаются между этими представительствами (В).



Различные предположения о структуре временной связи условного рефлекса: 1 — условный раздражитель, 2 — корковые структуры, 3 — безусловный раздражитель, 4 — подкорковые структуры, 5 — рефлекторная реакция; прерывистыми линиями показаны временные связи

- Рассмотрение процессов замыкания временных связей как центральных звеньев формирования функциональной системы относит замыкание к структурам коры, где происходит сопоставление содержания сигнала — афферентный синтез — и результата условно-рефлекторного ответа — акцептор действия (Г).
- Изучение двигательных условных рефлексов показало сложную структуру образующихся при этом временных связей. Каждое совершающееся по сигналу движение само становится сигнальным для складывающихся при этом двигательных координаций. Образуются две системы временных связей: на сигнал и на движение (Д).
- Наконец, исходя из того, что условные рефлексы сохраняются при хирургическом разделении сенсорных и моторных корковых областей и даже после множественных разрезов коры, а также учитывая, что кора обильно снабжена как входящими, так и выходящими путями, было высказано предположение, что замыкание временных связей может происходить в каждом ее микроучастке между его афферентными и эфферентными элементами, которые активируют центры соответствующих безусловных рефлексов, служащих подкреплением (Е). Такое предположение соответствует представлению о возникновении временной связи в пределах анализатора условного раздражителя, мнению о возможности «местных» условных рефлексов, замыкающихся внутри проекционных зон, и заключению, что в замыкании временной связи ключевую роль играет всегда афферентное звено

ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

- Торможение — главнейшее средство упорядочения и совершенствования условных рефлексов. Благодаря торможению достигается сосредоточенность на наиболее важной в данный момент для организма деятельности и задерживается все второстепенное (безусловное торможение). Благодаря торможению условные рефлексы непрерывно уточняются и совершенствуются применительно к меняющимся условиям среды (условное торможение); благодаря торможению тончайший механизм условных рефлексов оберегает себя от непосильных напряжений (охранительное торможение).
- Взаимодействие всех этих видов торможения обеспечивает замечательную точность и гибкость высшей нервной деятельности.

1. Безусловное (внешнее) торможение

- Постоянный тормоз
- Гаснущий тормоз

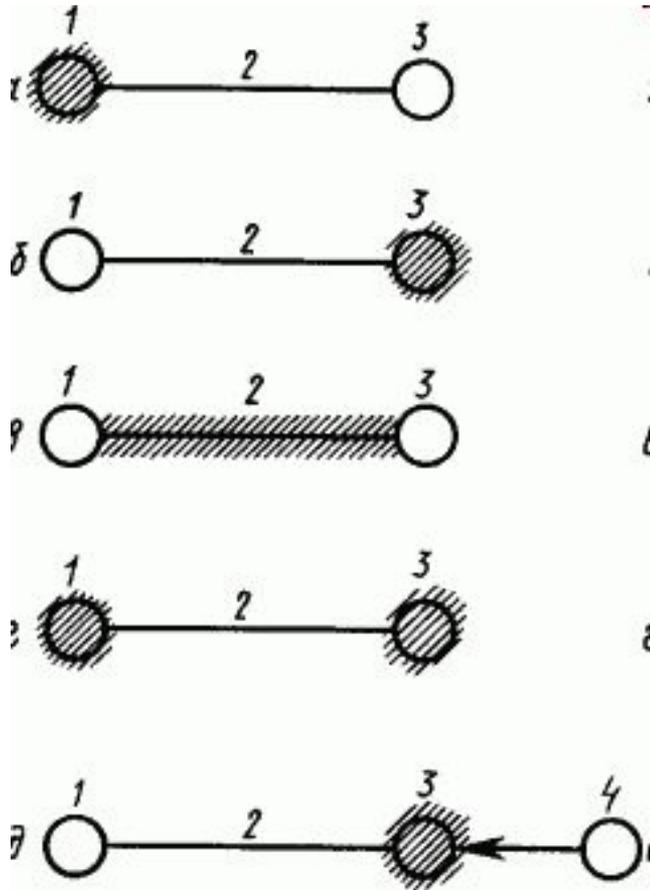
2. Условное (внутреннее) торможение

- Угасательное торможение
- Дифференцировочное торможение
- Условный тормоз
- Торможение запаздывания

Взаимодействие разных видов торможения

- Раствормаживание угашенного условного рефлекса
- Раствормаживание дифференцировок
- Раствормаживание условного тормоза
- Раствормаживание запаздывающего условного рефлекса
- Суммация торможения

Физиологический механизм условного торможения



- Локализация внутреннего торможения (заштриховано) по представлениям различных авторов (по Л.Г. Воронину):

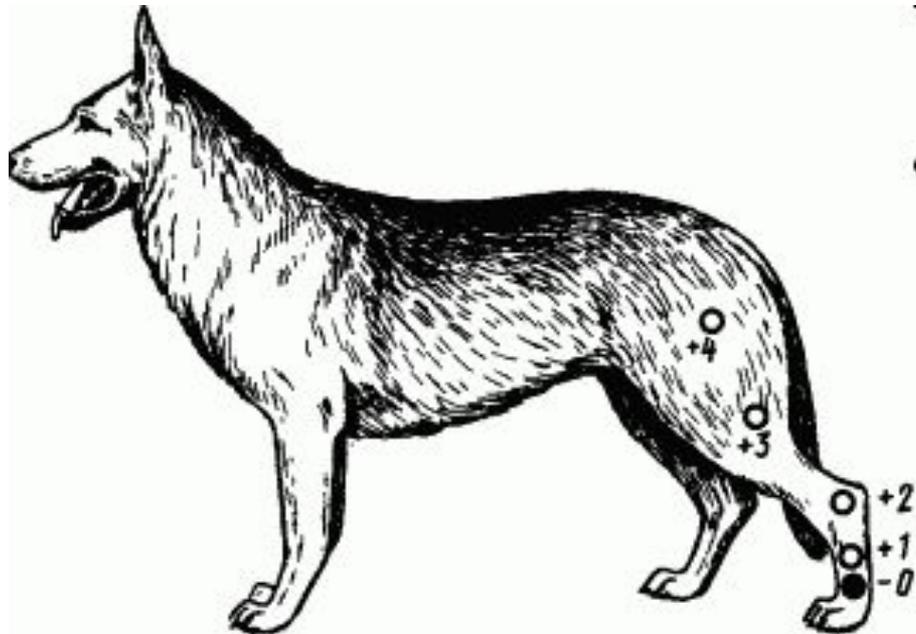
- а — по Б.В. Бабкину,
 - б — по И.Я. Перельцвейгу,
 - в — по Э.А. Асратяну,
 - г — по П.С. Купалову,
 - д — по П.К. Анохину;
- 1 — корковая проекция условного раздражителя,
2 — временная связь,
3 — корковое представительство безусловного рефлекса,
4 — биологически отрицательная реакция

ДИНАМИКА ПРОЦЕССОВ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

- Вся сложная и разнообразная деятельность высших отделов нервной системы построена на работе двух основных нервных процессов — возбуждения и торможения. Протекая в подвижных пространственных и временных отношениях друг с другом, эти процессы то разливаются (иррадируют), то сосредоточиваются (концентрируются), то возбуждение порождает торможение (отрицательная индукция), то торможение дает начало возбуждению (положительная индукция).

Иррадиация и концентрация нервных процессов

- Возбуждение или торможение, возникшие в какой-либо клетке или группе клеток мозга, не остаются неподвижными, а всегда склонны к распространению. Распространение нервного процесса из очага его возникновения на окружающие нервные клетки называется иррадиацией.
- **Иррадиация торможения.** Иррадиацию условного торможения удобно наблюдать в кожном анализаторе. Широко развернутая кожная поверхность тела является как бы увеличивающим зеркалом, в котором можно ясно видеть, как по последовательно расположенным проекционным полям будет иррадиировать тормозное состояние, например дифференцировочное торможение.



Опыт с иррадиацией дифференцировочного торможения по корковым клеткам кожного анализатора:

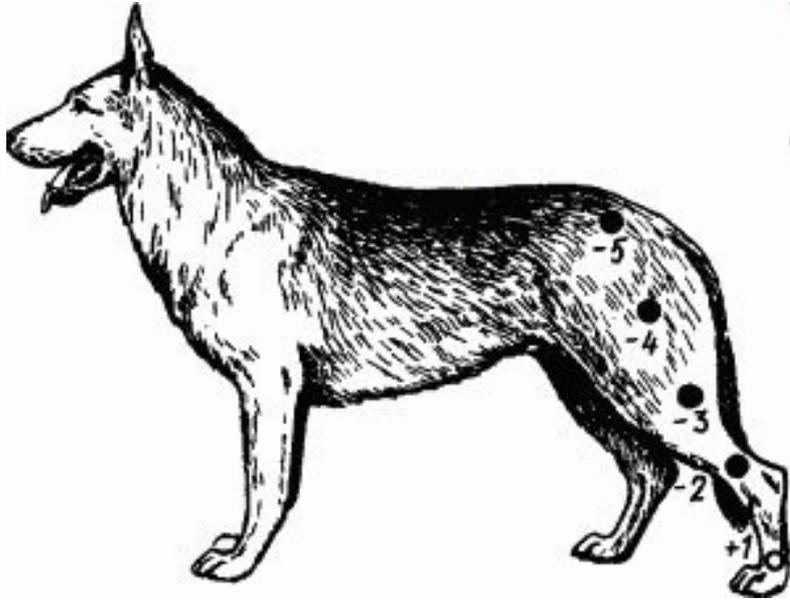
0 — дифференцировочный раздражитель, 1, 2, 3, 4 — положительные условные раздражители (прикладываются к пунктам кожи ноги на расстоянии от дифференцировочного раздражителя соответственно на 3, 9, 15 и 22 см)

- Вдоль задней ноги собаки от стопы до бедра наклеивали пять «касалоков» — приборов для механического раздражения кожи. Четыре верхние касалки использовали как сигналы условных пищевых слюноотделительных рефлексов. Эти рефлексы укрепляли, пока их слюноотделительный эффект не стал приблизительно одинаковым. Нижняя касалка служила дифференцировочным раздражителем и применялась без подкрепления едой, пока не перестала вызывать даже малейшего слюноотделения. Если теперь, вслед за применением дифференцировочной касалки, попробовать положительные раздражители, то оказывается, что слюногонное действие последних претерпевает закономерные изменения.

Концентрация торможения.

- После широкой иррадиации наступает сосредоточение, концентрация торможения в месте своего возникновения. Этот процесс тоже удобно проследить на примере дифференцировочного торможения в кожном анализаторе. Опыты проводили так же, как и при наблюдении иррадиации, но положительные рефлексы с каждого пункта кожи испытывали в различные сроки после окончания действия тормозного раздражителя. При помощи такого приема можно увидеть, как сначала далеко распространившееся тормозное состояние начинает сосредоточиваться, возвращаясь к исходному пункту.
- При своем концентрировании торможение проходит в обратной последовательности все те пункты проекционных полей анализаторов, которые оно захватывало в своем поступательном движении.
- Что собой представляет процесс концентрации торможения? Здесь не исключены две возможности. Первая заключается в том, что распространившееся торможение рассеивается, затухает на периферии и занимаемая им территория постепенно уменьшается. Вторая возможность — это подъем обратной волны торможения к тому месту, откуда оно распространилось. Последнее более вероятно, как, например, упрочение дифференцировки сопровождается усилением тормозного процесса. Следовательно, концентрация торможения связана не с рассеиванием и ослаблением, а с его сосредоточением и усилением.

Иррадиация возбуждения



Опыт с иррадиацией возбуждения по корковым клеткам кожного анализатора:

1 — положительный условный раздражитель, 2, 3, 4, 5 — дифференцировочные раздражители

- У собаки вдоль задней ноги от плюсны до таза на примерно одинаковом расстоянии друг от друга приклеивали пять касалок. На действие самой нижней касалки (№ 1) вырабатывали условный рефлекс слюноотделения, подкрепляемый вливанием раствора кислоты в рот собаки. При первом испытании и другие касалки (№ 2, 3, 4 и 5) как сходные раздражители тоже вызывали слюноотделение. Поэтому необходимо было выработать дифференцирование этих касалок, применяя многократно касалку № 1 с подкреплением, а остальные касалки — без подкрепления. Теперь только касалка № 1 вызывала слюноотделение, а остальные превратились в тормозные сигналы.
- После такой подготовки приступали к главной части опыта. Включали положительную касалку № 1 на 15 с и сразу после ее выключения действовали отдифференцированной касалкой № 2. Однако ее действие тоже вызывало слюноотделение. Это означало, что пункт кожного анализатора, соответствующий касалке № 2, обычно находящийся в тормозном состоянии, сразу после возникновения очага возбуждения в пункте, соответствующем касалке № 1, тоже оказался в возбужденном состоянии. Иначе говоря, возбуждение из пункта касалки № 1 в это время распространилось на пункт касалки № 2. Если испытать таким образом и какой-либо другой, более удаленный пункт кожного анализатора, то можно судить о районе такой иррадиации. Эти опыты показали, что иррадирующее возбуждение по мере удаления от очага своего развития постепенно ослабевает.

Индукция нервных процессов

- Движение основных процессов высшей нервной деятельности определяется не только свойствами иррадиации и концентрации, но и свойствами их взаимной индукции. Индукцией называется свойство каждого из основных нервных процессов вызывать вокруг себя и после себя противоположный процесс.
- Положительная индукция из очагов угасательного и дифференцировочного торможения. В опытах с иррадиацией угасательного торможения по кожному анализатору часто наблюдают такое явление: повторение раздражения какой-либо одной касалкой без подкрепления способствует полному угасанию условного рефлекса с раздражаемого пункта кожи. Однако сразу после этого раздражение касалкой с другого отдаленного пункта выявляет этот рефлекс в резко усиленном виде. Возникший в первом пункте очаг сильного торможения индуцировал в отдаленном пункте возбуждение, привел этот пункт в состояние повышенной возбудимости.
- Еще более четко явление положительной индукции было выявлено в специальных опытах на примере индукции, развиваемой дифференцировочным торможением. Так, у собаки вырабатывали условный пищевой рефлекс слюноотделения, в котором сигналом служило раздражение касалкой кожи передней лапы. Другая касалка была установлена на задней ноге. Ее применяли без подкреплений, так что скоро она приобрела тормозное значение дифференцировочного раздражителя. На включение дифференцировочной касалки слюноотделения не наступало, однако испробованный сразу после нее положительный раздражитель давал резко усиленный рефлекс

- **Отрицательная индукция** из очага возбуждения в очаг торможения. Явления отрицательной индукции можно продемонстрировать в следующем опыте. У собаки образован условный пищевой рефлекс на метроном 120 ударов/мин. К этому положительному раздражителю выработана дифференцировка метронома 60 ударов/мин.
- Как известно, дифференцировку очень легко разрушить, если начать сопровождать дифференцировочный раздражитель подкреплением. И действительно, после того как несколько раз метроном 60 ударов/мин применили с подкармливанием, он сам начал вызывать слюноотделение.
- Это простой способ уничтожения тормозного очага.