

Лекция №2

РАЗДЕЛ
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦНС

Функции ЦНС

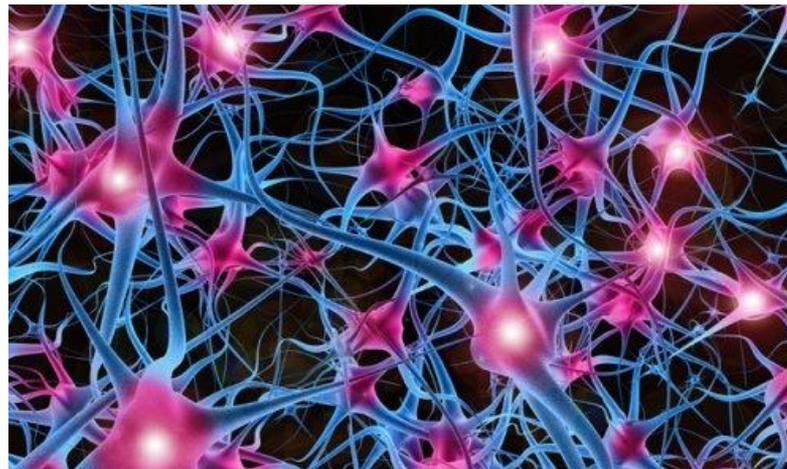
- 1. Управление деятельностью опорно-двигательного аппарата.**
- 2. Регуляция работы внутренних органов осуществляется посредством ВНС и эндокринными железами.**
- 3. Обеспечение сознания и всех видов психической деятельности.**
- 4. Формирование взаимодействия организма с окружающей средой.**



Эти сложнейшие и жизненно важные задачи решаются с помощью **нервных клеток** (нейронов), специализированных на

1) *восприятию*, 2) *обработке*, 3) *хранению* и 4) *передаче информации*.

- Нейроны объединены в *нейронные цепи и центры*, составляющие различные **функциональные системы мозга**.
- Объединение нервных клеток осуществляется с помощью **синаптических** соединений, важнейшей функцией которых является обеспечение перехода электрических сигналов с одного нейрона на другой.
- Число нервных элементов, будучи очень ограниченным у примитивных организмов, в процессе эволюционного развития нервной системы достигает многих миллиардов у приматов и человека. При этом количество синаптических контактов между нейронами приближается к астрономической цифре— 10^{15} — 10^{16} .



Нейронная теория

Синапс

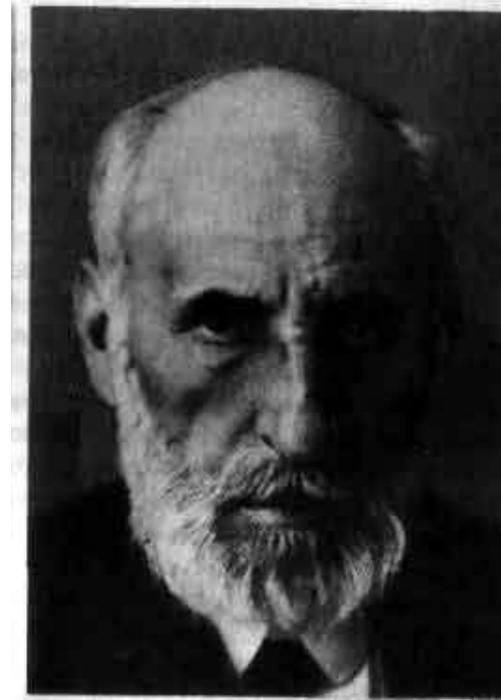
- В основе современного представления о структуре и функции ЦНС лежит *нейронная теория*, которая представляет собой частный случай клеточной теории.
- Клеточная теория была сформулирована еще в первой половине XIX столетия. Нейронная теория, рассматривающая мозг как результат функционального объединения отдельных клеточных элементов — нейронов, получила признание только на рубеже 19-20 вв. Ранее ЦНС рассматривали как непрерывный синцитий, все элементы которого соединены прямой цитоплазматической связью. Большую роль в признании нейронной теории сыграли исследования испанского нейробиолога Р. Кахала и английского физиолога Ч. Шеррингтона.
- Окончательные доказательства полной структурной обособленности нервных клеток были получены с помощью электронного микроскопа. Было установлено, что каждый нейрон на всем своем протяжении окружен пограничной мембраной и что между мембранами разных нейронов имеются свободные пространства.
- Нервная система построена из двух типов клеток: *нейронов и нейроглии*, *нейронов приблизительно в 8-10 раз меньше, но именно нейроны обеспечивают все многообразие процессов, связанных с передачей и обработкой информации.*

Нобелевская премия по физиологии и медицине 1906 г.



Камило Гольджи
(1844-1926) - профессор гистологии и общей патологии в Университете в Павии.

Разработал (1875 г.) метод избирательного окрашивания нервной ткани.



Сантьяго Рамон-и-Кахал
(1852-1934) – профессор Мадридского университета.

Посвятил свою жизнь тщательному изучению при помощи метода Гольджи нервной системы различных животных.

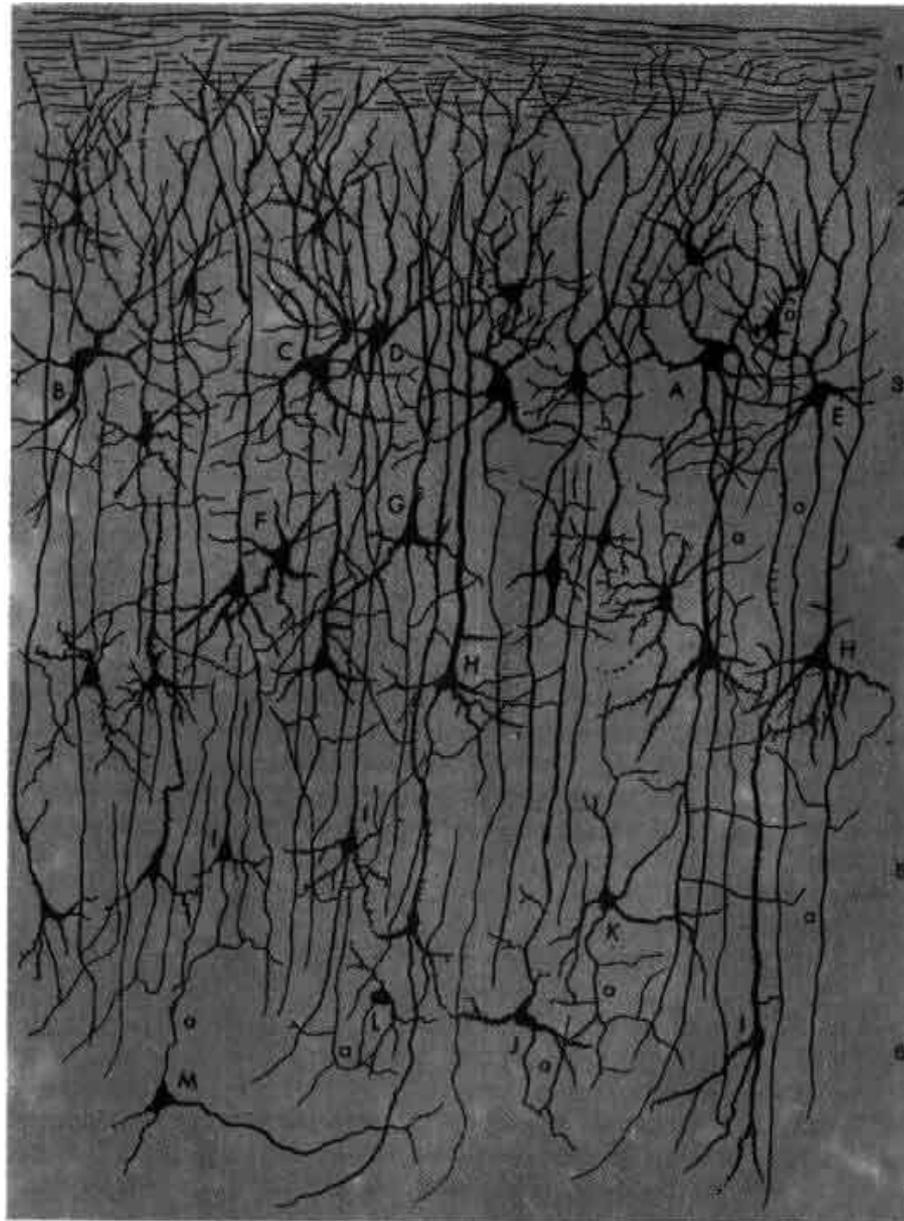
Окрашенная по Гольджи нервная ткань из зрительной коры крысы зарисована Рамон-и-Кахалом в 1888 г.

Одним из самых важных вкладов Рамон-и-Кахала в нейробиологию явилось доказательство того факта, что нейрон представляет собой отдельную, обособленную клетку, а не элемент непрерывной сети.

Нейрон – высокоспециализированная клетка, основная функция которой может быть сведена к формированию процесса возбуждения и проведению процесса возбуждения (нервного импульса).

В нервной системе человека примерно **10¹¹ нейронов**.

Нейрон развивается из эмбриональной нервной клетки – **нейробласта**.



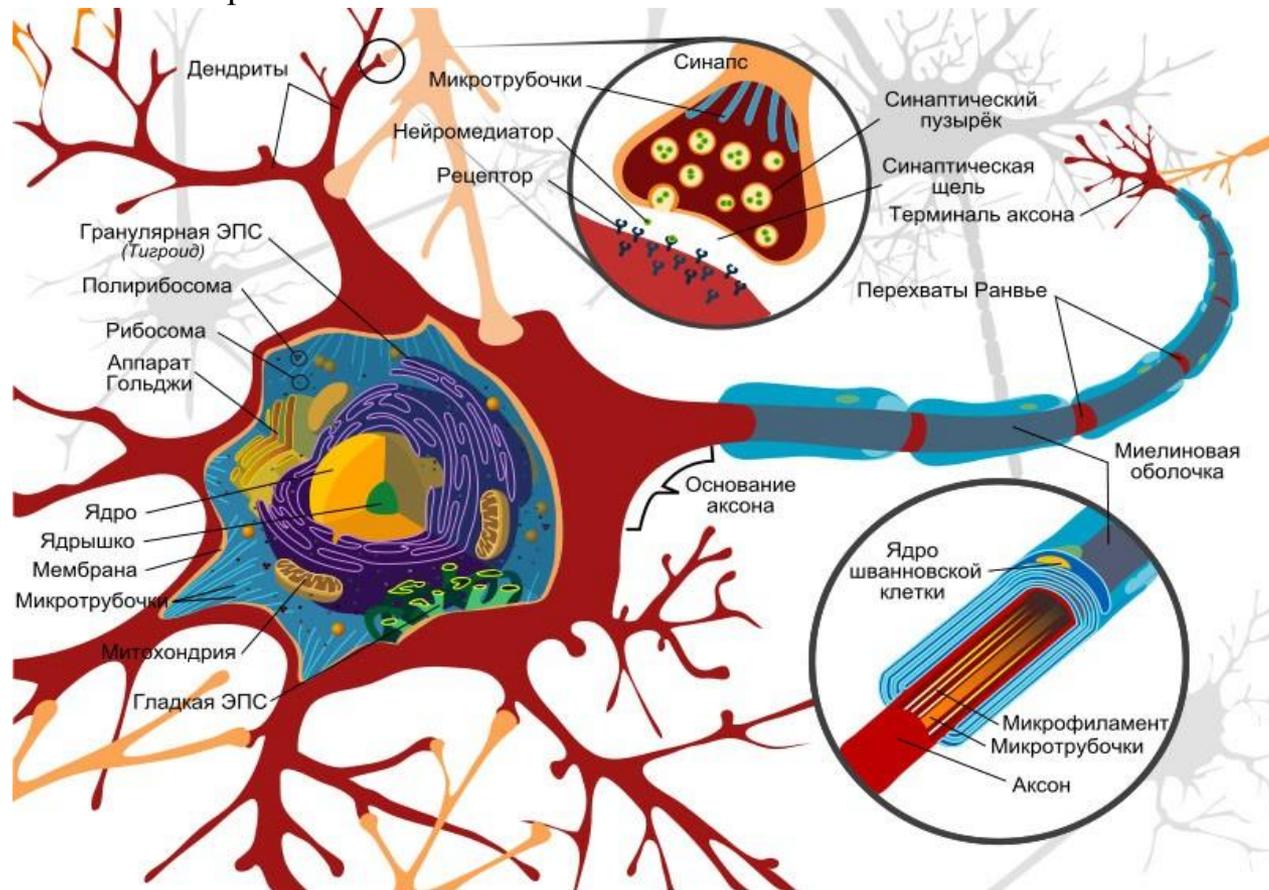
Функции клеток ЦНС и ликвора

А. Нервная клетка (нейрон):

- Сомы (тело)
- Отростки: дендриты, аксон

Функции нейрона:

Получение, переработка, хранение информации, передача сигнала другим нервным клеткам, регуляция деятельности органов и тканей организма.



Нейрон

Перикарион (сома) -

тело нейрона

Отростки нейрона -

это вырост от тела нейрона

дендрит

это отросток, по которому Н.И. идет к телу нейрона

аксон (нейрит)

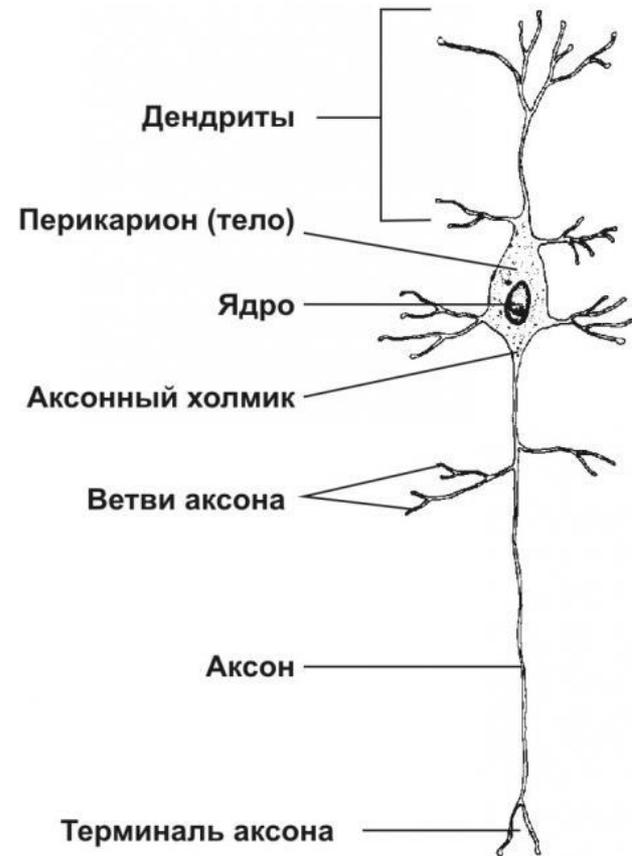
это отросток, по которому Н.И. идет от тела нейрона

Закон аксопетальной полярности: возбуждения – от дендрита к аксону.

векторное распространение

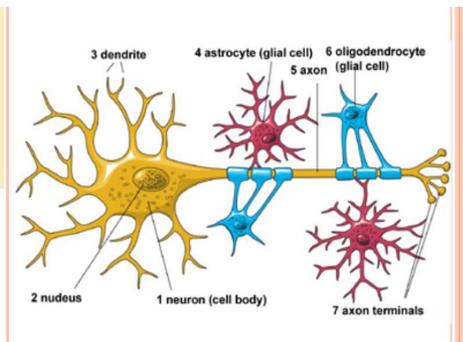
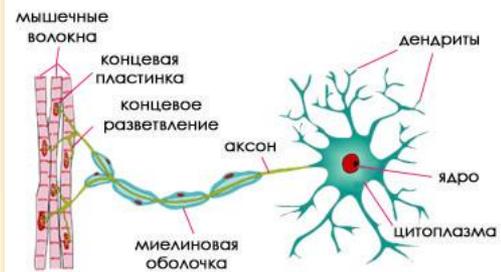
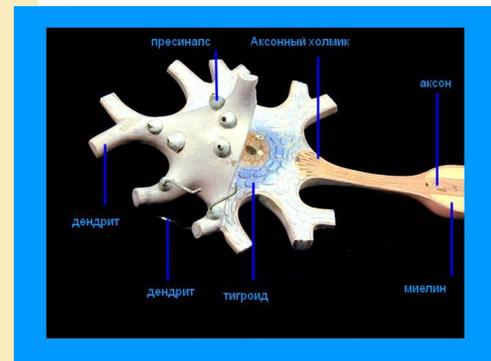
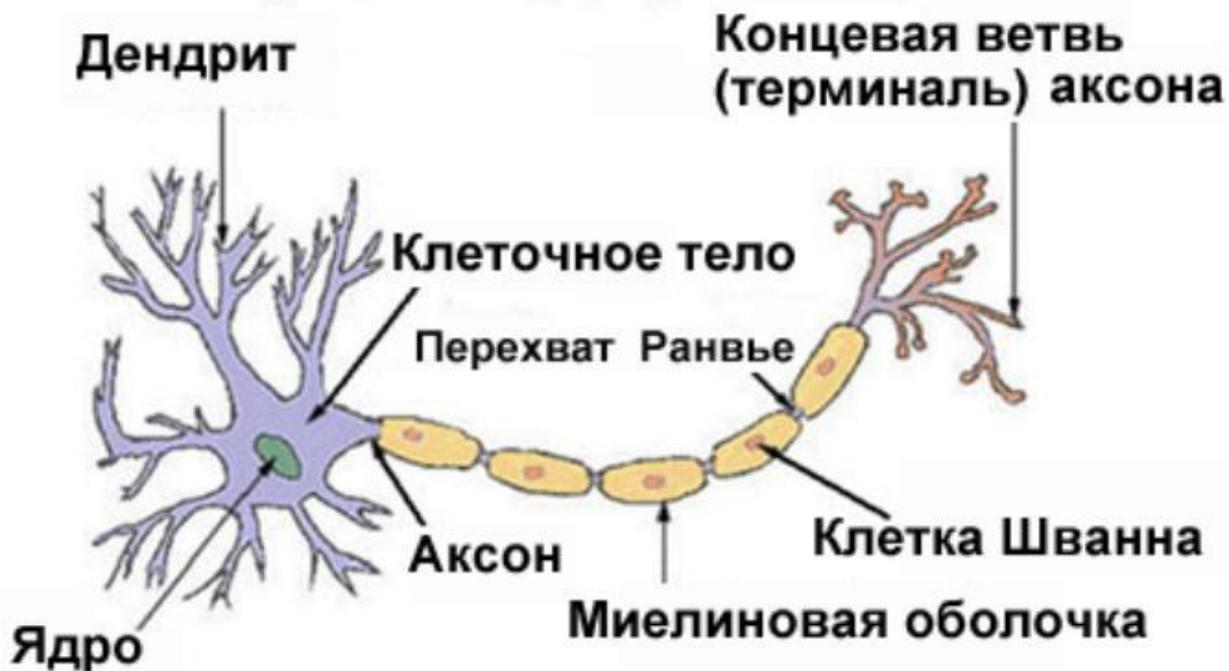
Функциональные структуры нейрона:

- Структура, обеспечивающая синтез макромолекул, которые транспортируются по аксону и дендритам – **сома (тело нейрона)**, выполняющая трофическую функцию по отношению к отросткам (аксону и дендритам) и клеткам – эффекторам. Отросток, лишенный тела дегенерирует.
- Структуры, воспринимающие импульсы от других нервных клеток, **тело и дендриты нейрона** с расположенными на них **шипиками**.
- Структура, где обычно возникает потенциал действия (генераторный пункт ПД) – **аксонный холмик**.
- Структура, проводящая возбуждение к другому нейрону или к эффектору – **аксон**.
- Структуры, передающие импульсы на другие клетки – **синапсы**.



Нейроны

Типичная структура нейрона

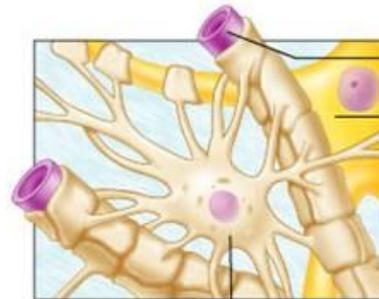
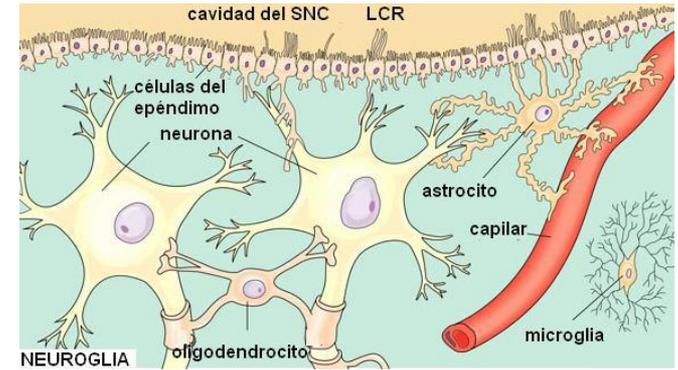


Б. Глиальные клетки

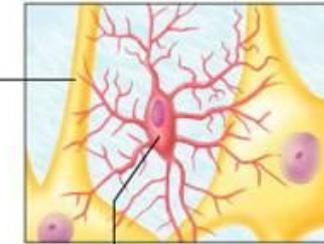
- Нейроглия – «нервный клей»
- 50% объема ЦНС
- $14 \cdot 10^{10}$

Функции:

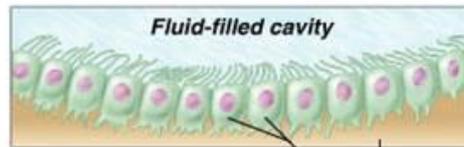
- Опорная
- Защитная
- Изолирующая
- Обменная



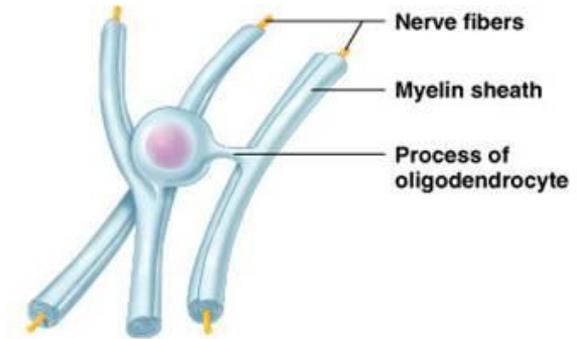
(a) Astrocyte



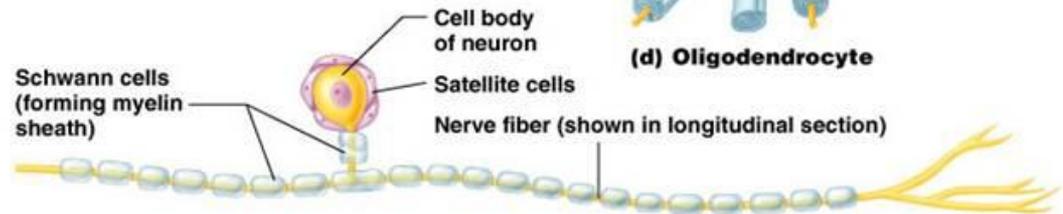
(b) Microglial cell



(c) Ependymal cells



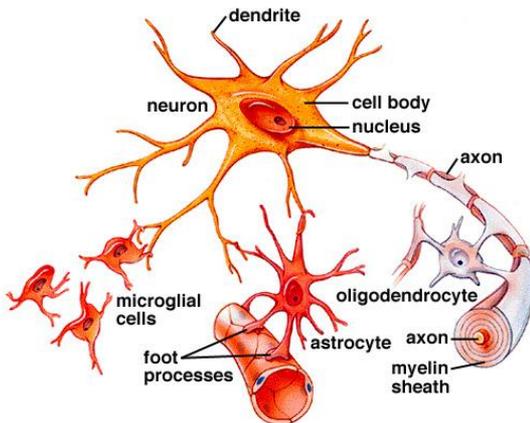
(d) Oligodendrocyte



(e) Sensory neuron with Schwann cells and satellite cells

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

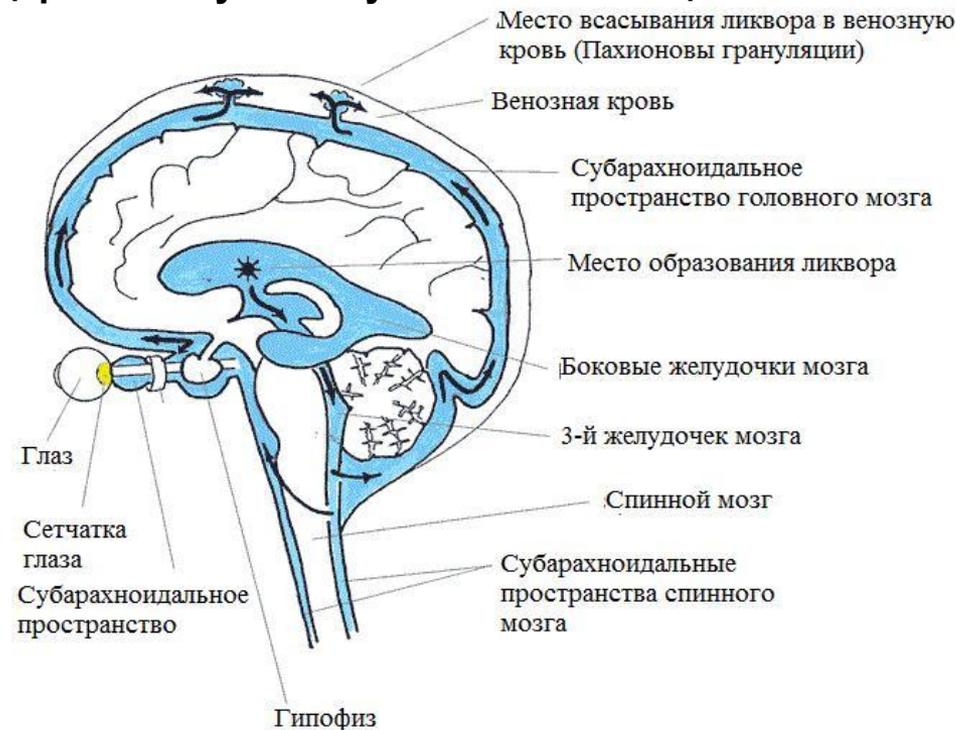
Neurons and neuroglia





В. Ликвор (цереброспинальная жидкость)

- 90% воды
- 10% сухого остатка (2% - орг. в-ва, 8% - неорг. в-ва)
- 100-200 мл (12-14% общего объема мозга)
- 600 мл в сутки
- Обновление – 4-8 раз в сутки
- Давление – 7-14 мм рт.ст.
- Функции: бактерицидные свойства – содержит иммуноглобулины **G M** моноциты лимфоциты и систему комплемента



Классификация нейронов

1. В зависимости от отдела ЦНС:

- Нейроны соматической НС
- Нейроны вегетативной НС

2. По источнику или направлению передачи информации:

- Афферентные
- Эфферентные

3. По виду медиатора

- Адренэргические
- Холинэргические
- Серотонинэргические и т. д.

4. По влиянию

- Возбуждающие
- Тормозные

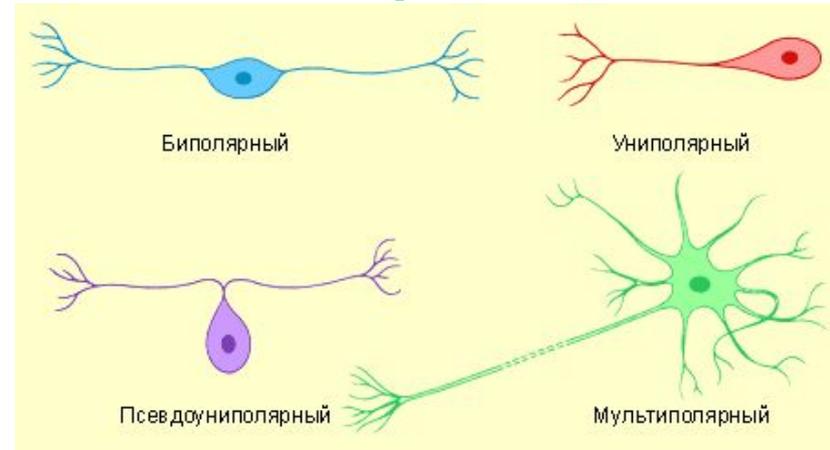
5. По активности

- Фоно-активные
- Молчащие

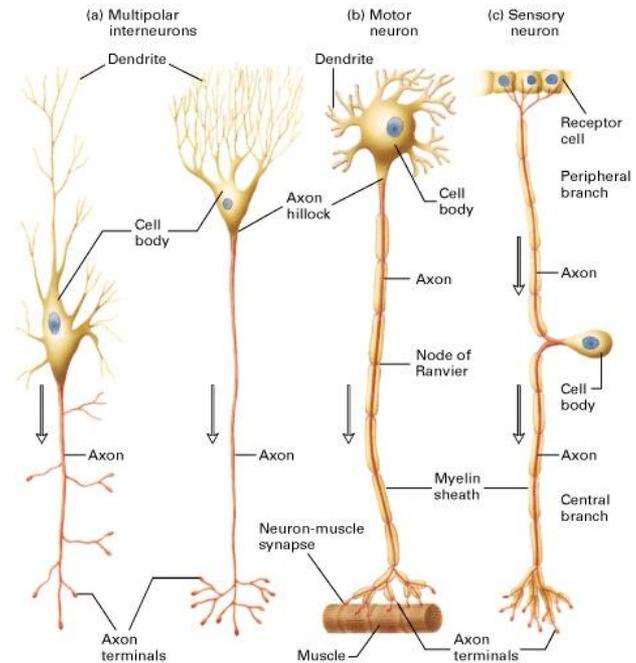
Классификация нейронов

6. По морфологии:

- Униполярные
- Биполярные
- Мультиполярные
- Ложноуниполярные



- **Биполярный нейрон** – имеет два отростка – дендрит и аксон; тело нейрона продолговатое; находится в специализированных сенсорных органах (сетчатка глаза, обонятельный эпителий, слуховой и вестибулярный ганглии);
- **Псевдоуниполярный нейрон** – имеет один отросток, который потом делится на два, принимая вид Т-образной вилки; имеет шарообразное или яйцевидное тело; располагается около СМ – в спинномозговых ганглиях;
- **Мультиполярный нейрон** – имеет много отростков; находится в ЦНС;
- **Ложноуниполярный нейрон** – в спинномозговом узле (ганглии)
- **Униполярный нейрон** – имеет всего один отросток, чаще всего аксон, встречается только в процессе развития; имеет шарообразное тело; находится в сенсорном ядре тройничного нерва в среднем мозге.



7. По выполняемым функциям:

1. **Рецепторные** аффлекторные, афферентные
2. **Вставочные**, ассоциативные
3. **Двигательные**, эффлекторные, эфферентные. Двигательный мотонейрон, иннервирующий мышцу – **МОТОНЕЙРОН!**

Чувствительный нейрон

(афферентный, центростремительный) - передают информацию от органов чувств в ЦНС;

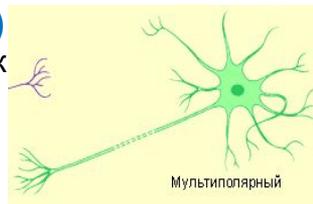
- чаще псевдоуниполярны



Двигательный нейрон

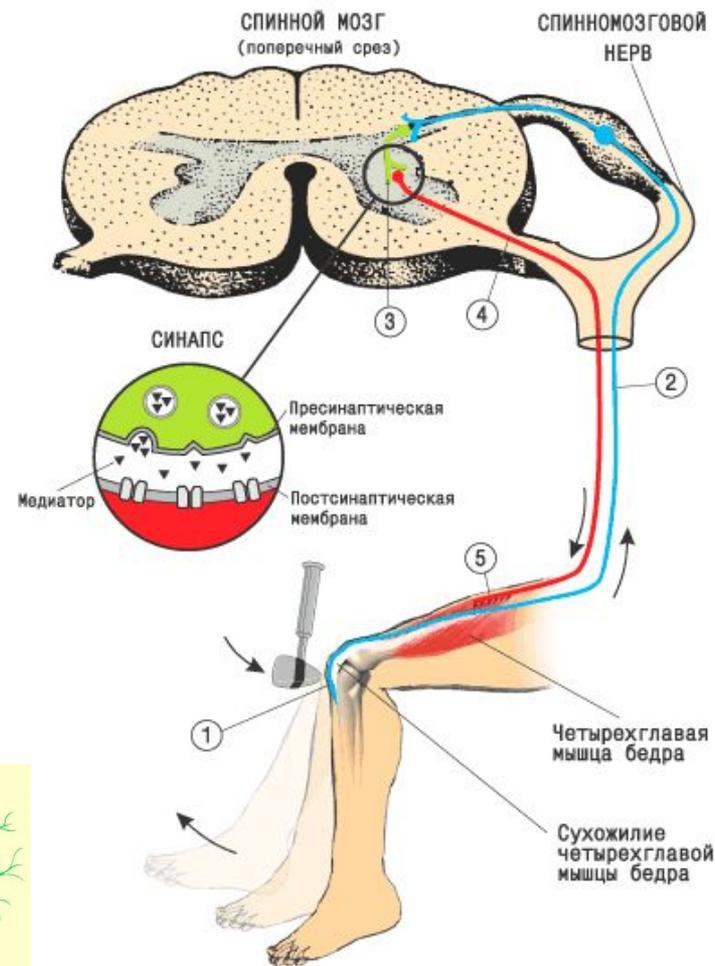
(эфферентный, центробежный) - передают информацию из ЦНС к рабочим органам (эффлекторам);

- чаще мультиполярны



Вставочный нейрон

(интернейроны, замыкательные, кондукторные) – их 90%; -они передают информацию с псевдоуниполярных на мультиполярные
- чаще всего биполярны

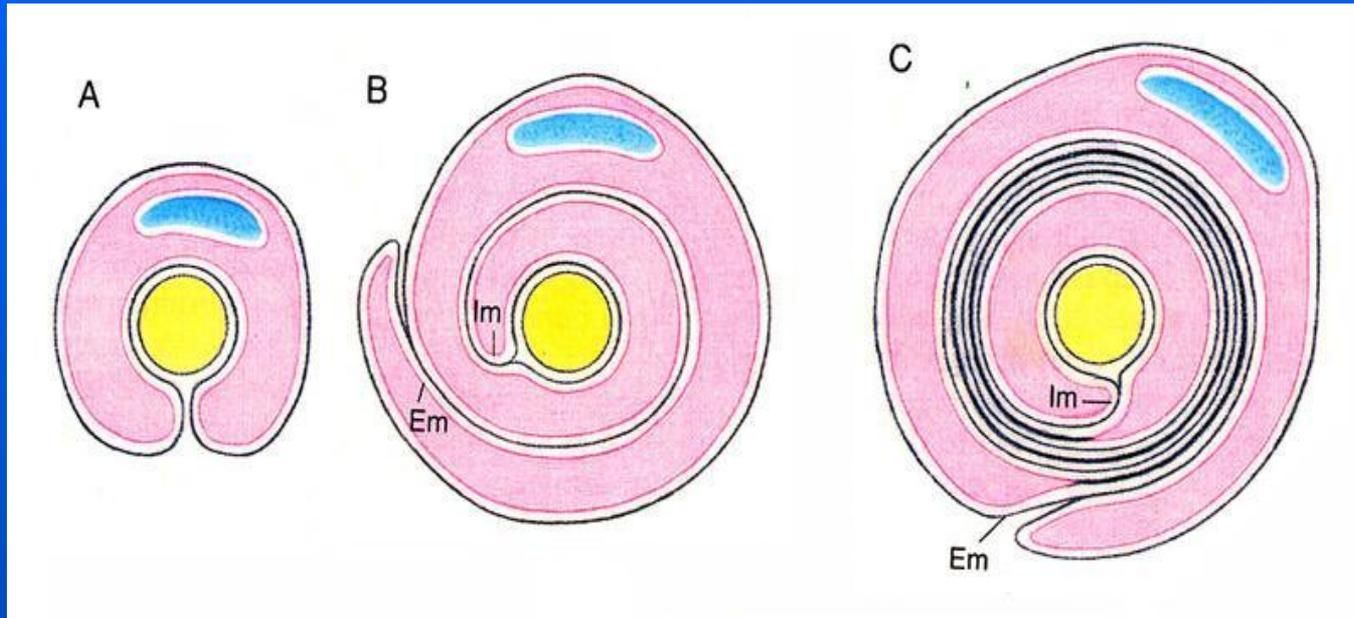


Нервный отросток – вырост от тела нейрона (дендрит или аксон).

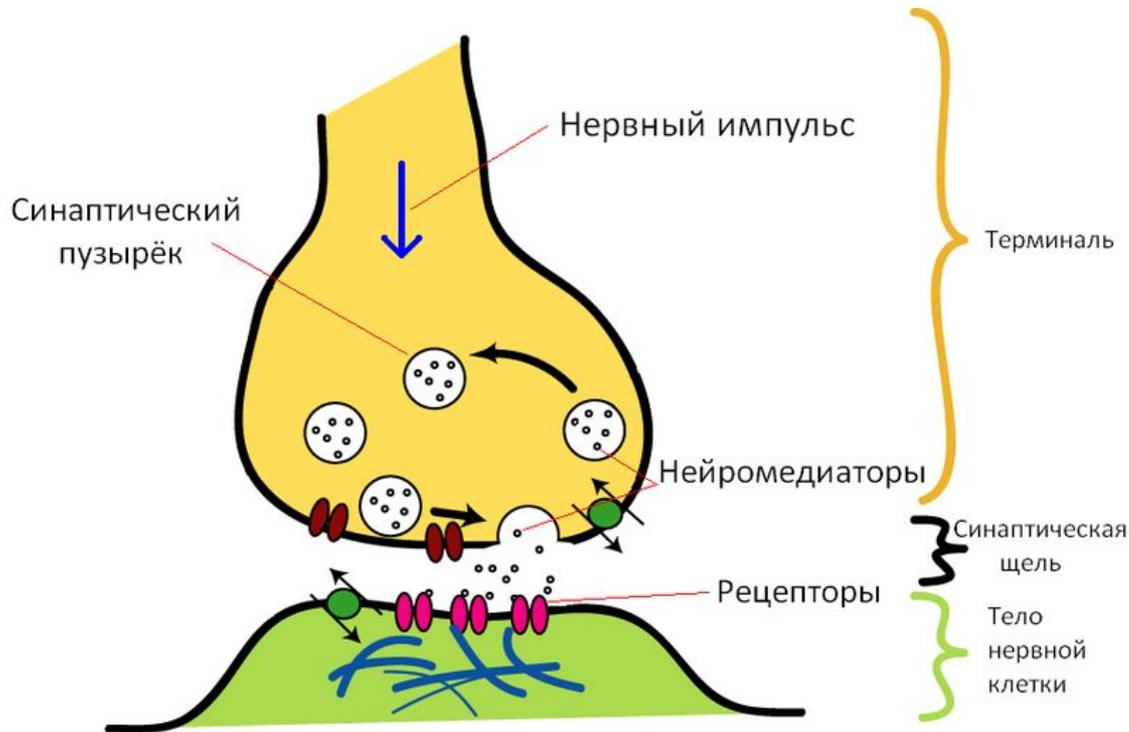
Нервное волокно – это отросток нервной клетки (чаще аксон), который покрыт сверху оболочкой из нейроглии.

Нерв – совокупность нервных волокон, которые сначала собраны в пучки, а они уже в нерв.

Стадии образования миелиновой оболочки Шванновской клеткой

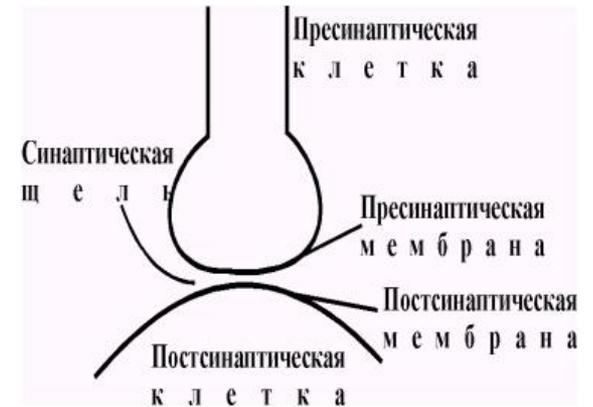


СИНАПСЫ



3 части:

- Пресинаптическое окончание
- Постсинаптическое окончание
- Синаптическая щель



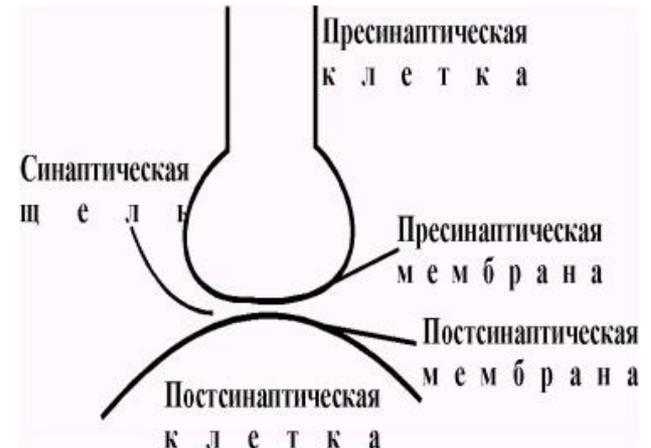
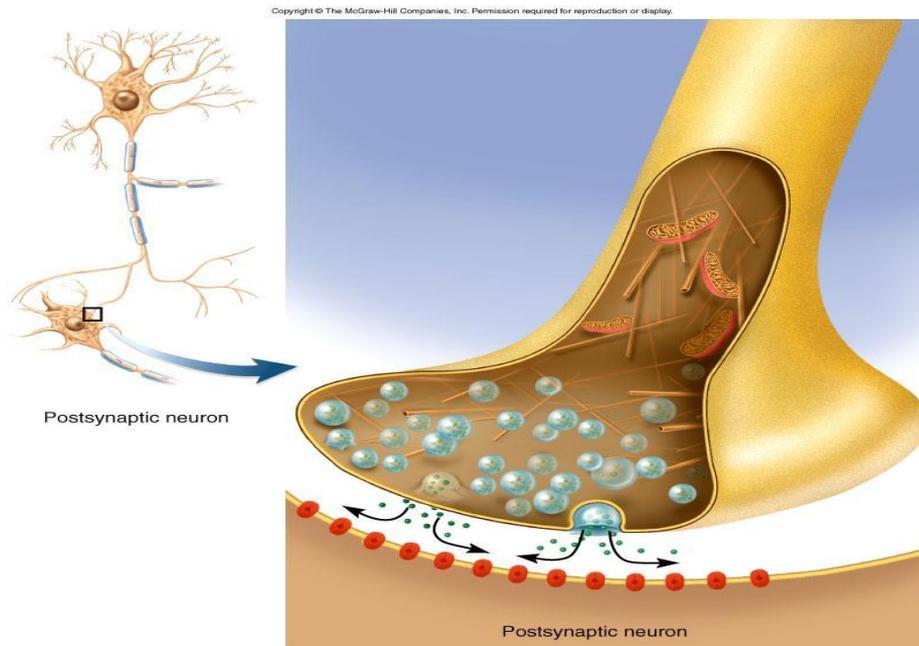
Пресинаптическое окончание

Пресинапс представляет из себя расширенные концы терминалей аксона (бляшка).

Мембрана бляшек называется **пресинаптической мембраной** (имеет такое же строение как и обычная мембрана, но с большим числом ионных каналов для **кальция**).

Цитоплазма синаптических бляшек содержит скопления синаптических пузырьков – **везикул** и большое количество митохондрий, поэтому здесь идут активные обменные процессы.

Везикулы – одномембранная структура, в полости которой находится **медиатор** (более 20 разных видов) или **трансммиттер** – особое химическое вещество. В каждом пресинапсе может присутствовать до **10000 везикул**, в каждой из которых может быть до 10000 молекул разных медиаторов.



Синаптическая щель

Синаптическая щель - это пространство, заполненное межклеточной жидкостью. В последнее время установили, что межсинаптическая щель представляет упорядоченно-ориентированное вещество, которое образует пути для распространения медиатора.

- ширина этой щели около 40-50 нм (для сравнения: толщина клеточной мембраны около 20 нм).

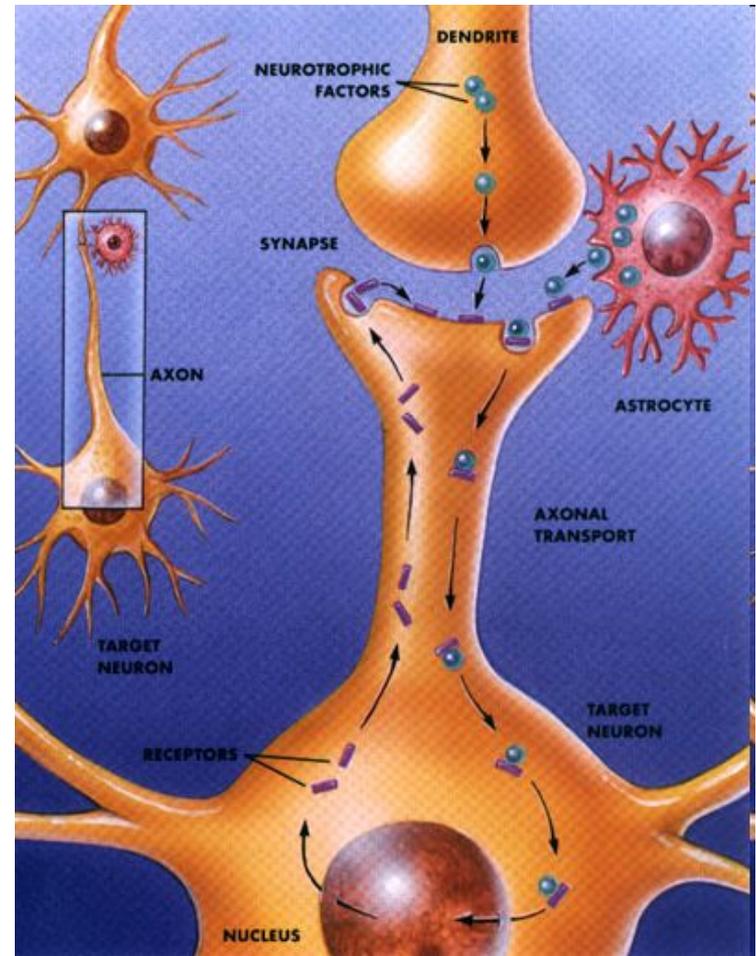
Постсинаптическое окончание

Постсинапс

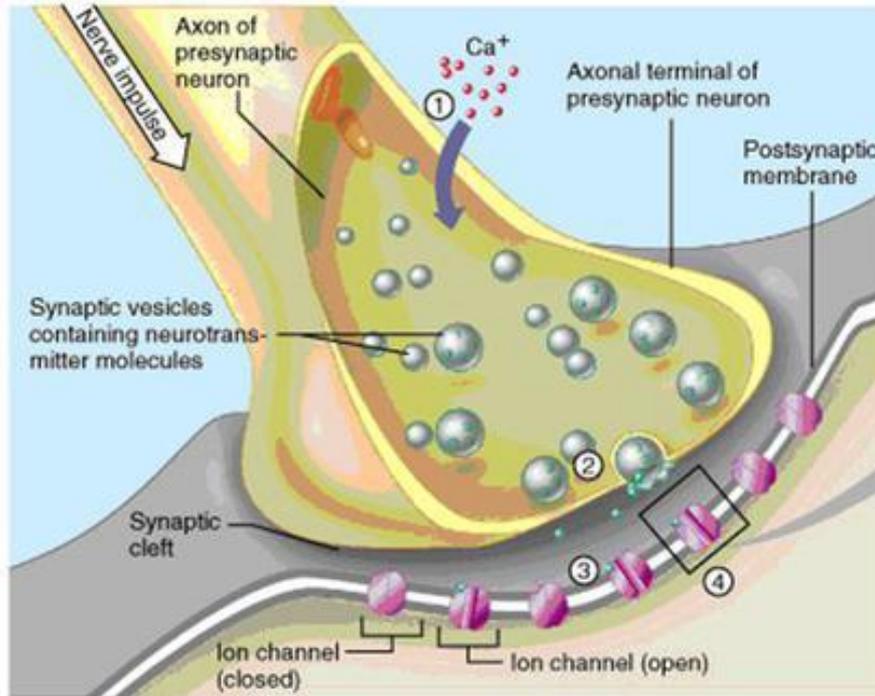
Постсинаптическая мембрана содержит большое количество белков-рецепторов с высоким сродством к медиатору.

Этапы синаптической передачи (трансмиссии)

- 1) Синтез медиатора
- 2) Транспорт медиатора
- 3) Накопление медиатора
- 4) Высвобождение медиатора
- 5) Инактивация медиатора



Этапы синаптической передачи (трансмиссии)



1. Поступление нервного импульса к пресинаптическому утолщению;

2. Деполяризация пресинаптической мембраны;

3. Открытие потенциалозависимых Ca^{2+} -каналов, и поступление ионов Ca^{2+} в пресинаптическое утолщение;

4. Выброс нейромедиатора в синаптическую щель;

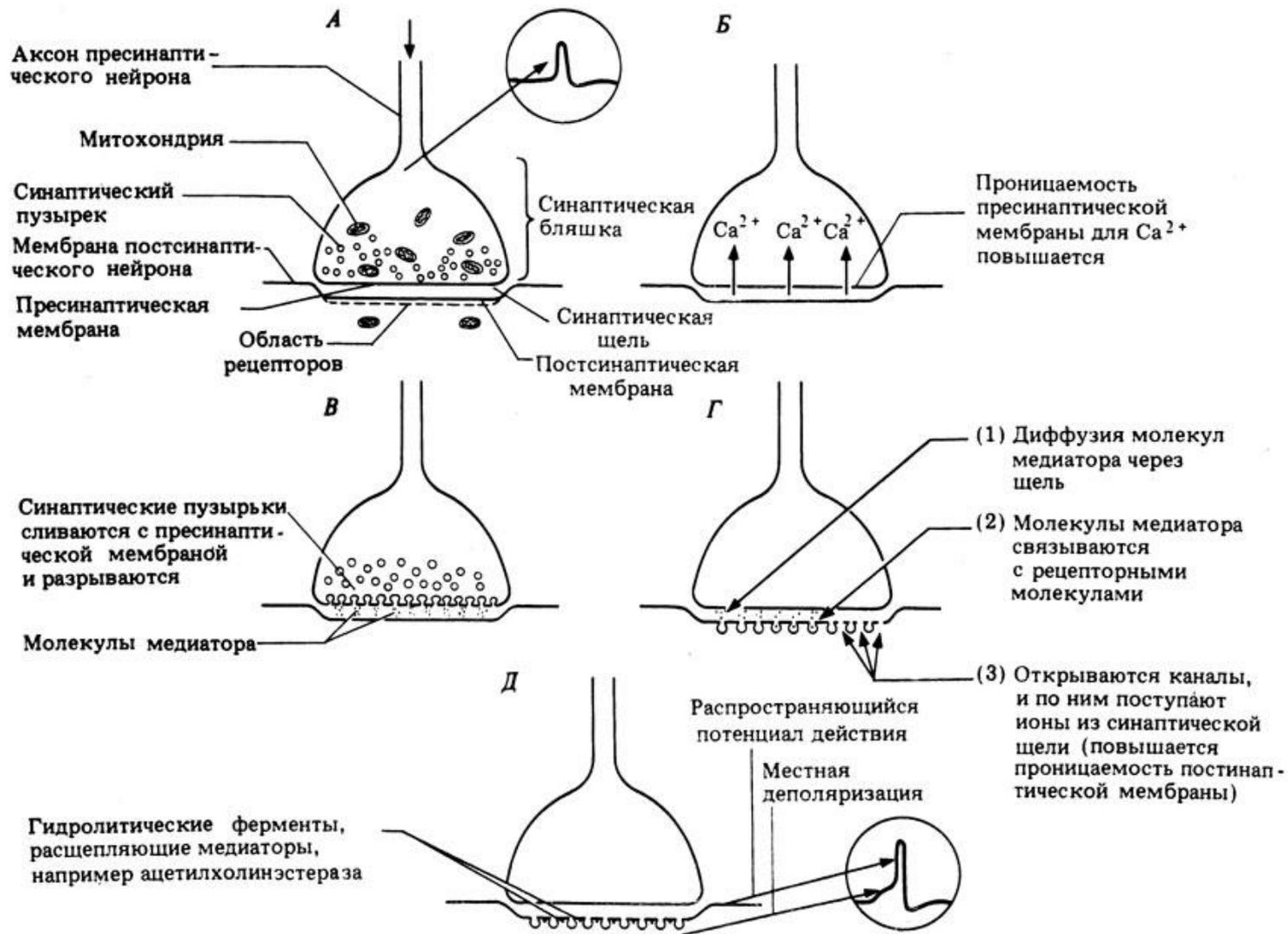
5. Связывание нейромедиаторов со специфичными для них рецепторами постсинаптической мембраны;

6. Открытие Na^{+} каналов, деполяризация постсинаптической мембраны, возникновение нервного импульса;

7. Инактивация нейромедиаторов (их ферментное расщепление, обратное поступление нейромедиатора в пресинаптическую мембрану).

Возбуждающий нейромедиатор – возбуждение;

Тормозный нейромедиатор – торможение;



СИНАПСЫ. ВИДЫ.

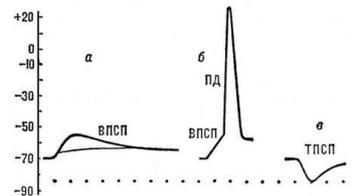
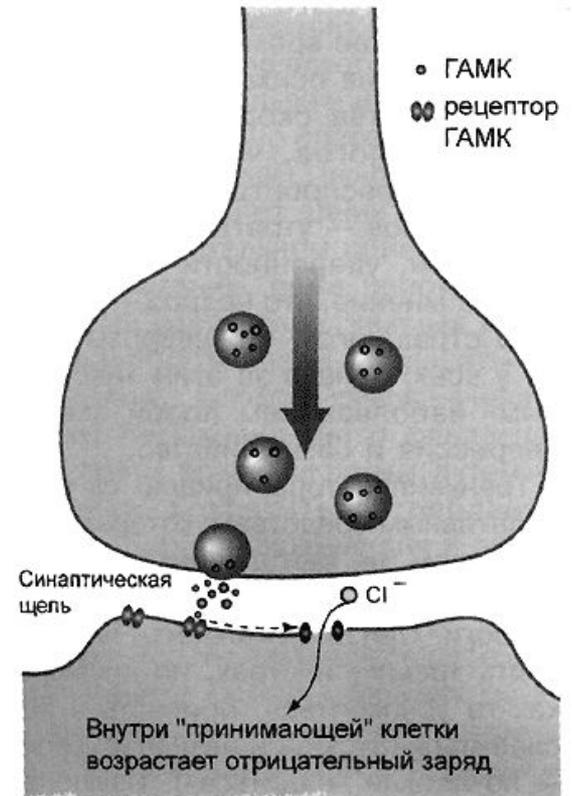
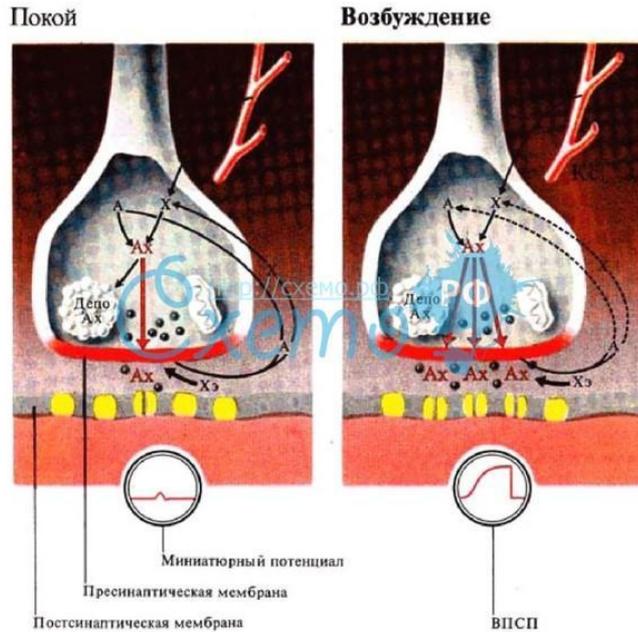
По знаку действия

- Возбуждающие

Медиатор **Ацетилхолин**

- Тормозные

Медиатор **Гамма-аминомасляная кислота, глицин**



СИНАПСЫ. ВИДЫ.

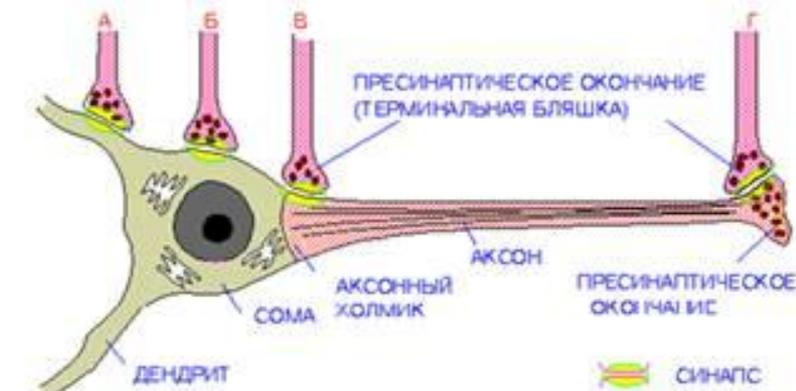
По локализации:

- Нервно-мышечный
- Нейро –нейрональный

аксосоматические

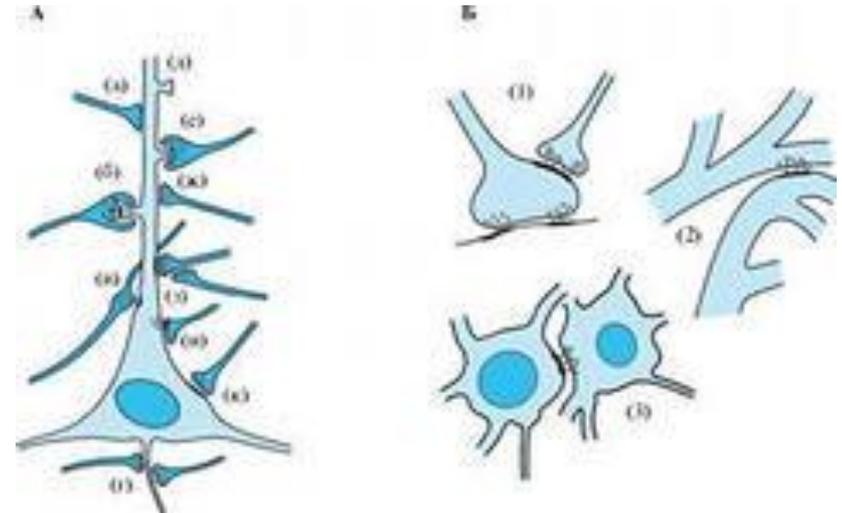
Аксо-аксональные

аксодендритические



Синапсы на нейроне. **А** Аксо-дендритный синапс.
Б Аксо-соматический синапс.
В Проксимальный аксо-аксонный синапс - обычно тормозной
Г дистальный аксо-аксонный синапс, который всегда бывает тормозным (пресинаптическое торможение).

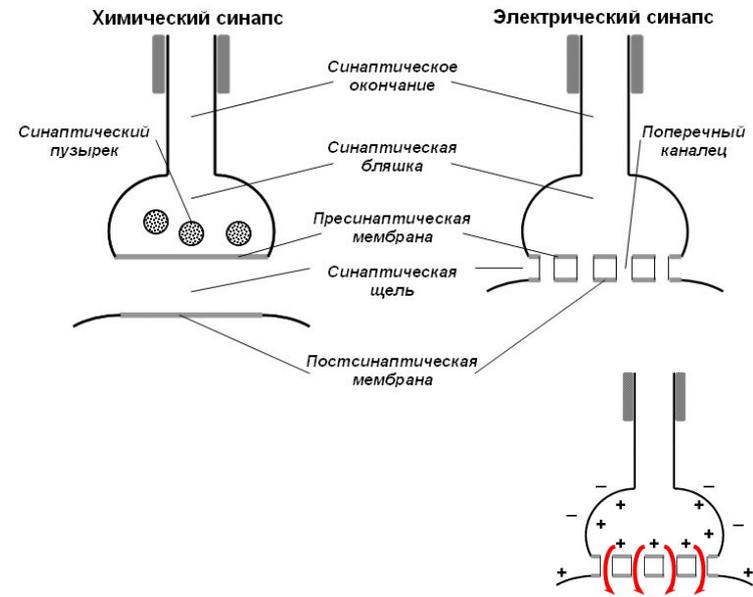
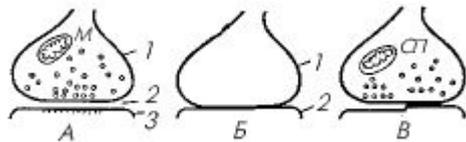
(Schmidt R.F., Thews G., "Human Physiology", 1983.)



Синапсы. виды

По способу передачи сигнала

- Электрические
- Химические
- Электро-химические



	электрический	химический
Синаптическая задержка	нет	0,2-0,5 мс у теплокровных
Направление проведение импульса	Двустороннее	одностороннее
Процесс	возбуждение	Возбуждение Торможение
Отношение к температуре	Менее чувствительны	Более чувствительны (Для пойкилотермных)

Отличия электрических и химических синапсов

1. В синапсах с химическим механизмом передачи продолжительность *синаптической задержки* у теплокровных составляет 0,2—0,5 мс. В электрических синапсах синаптическая задержка, т. е. интервал между приходом импульса в пресинаптическое окончание и началом постсинаптического потенциала, отсутствует.
2. Химические синапсы отличаются *односторонним проведением*: медиатор, обеспечивающий передачу сигналов, содержится только в пресинаптическом звене. В электрических синапсах *проведение чаще двустороннее*, хотя геометрические особенности синапса делают проведение в одном направлении более эффективным.
3. Ввиду того что в химических синапсах возникновение постсинаптического потенциала обусловлено изменением ионной проницаемости постсинаптической мембраны, они эффективно обеспечивают как *возбуждение*, так и *торможение* электрические синапсы могут обеспечить передачу только одного процесса — *возбуждения*.
4. Химические синапсы значительно лучше, чем электрические, сохраняют *следы предшествующей активности*. Поэтому химическая передача значительно более подвержена модуляции под влиянием разных факторов.
5. Химические синапсы значительно *более чувствительны* к изменениям температуры, чем электрические.

Медиаторы и рецепторы ЦНС

- А. Ацетилхолин
- Б. Амины (дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин)
- В. Аминокислоты(глицин, Гамма-аминомасляная кислота)
- Г. Полипептиды
- Д. АТФ
- Е. Химические вещества, циркулирующие в крови
- Ж. Гипоталамические нейрогормоны

Тема: РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЦНС

ПЛАН:

1. Рефлекс.
2. Виды рефлексов
3. Рефлекторная дуга
4. Торможение, виды.

ЦНС осуществляет **две функции**
рефлекторную и проводниковую.

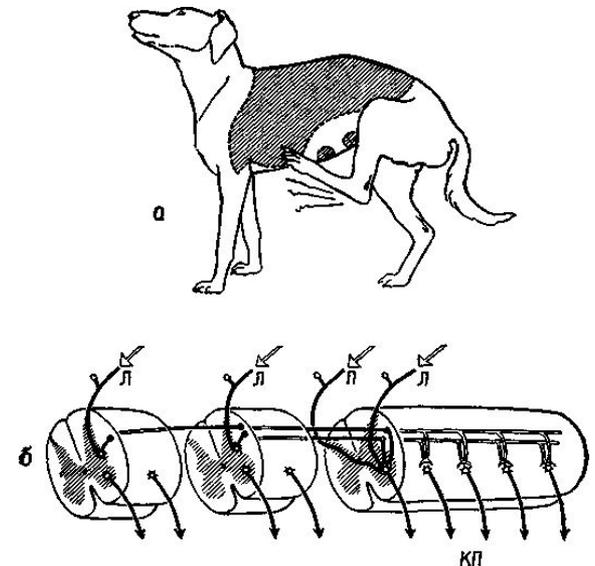
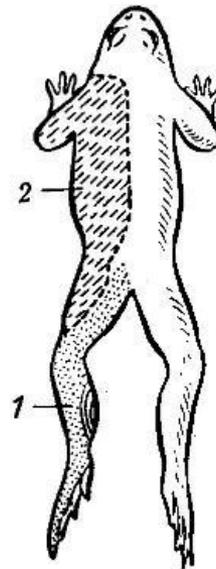
Рефлекторная деятельность осуществляется за счет рефлексов.

РЕФЛЕКС – реакция организма, возникающая на раздражение рецепторов и осуществляемая с участием ЦНС.

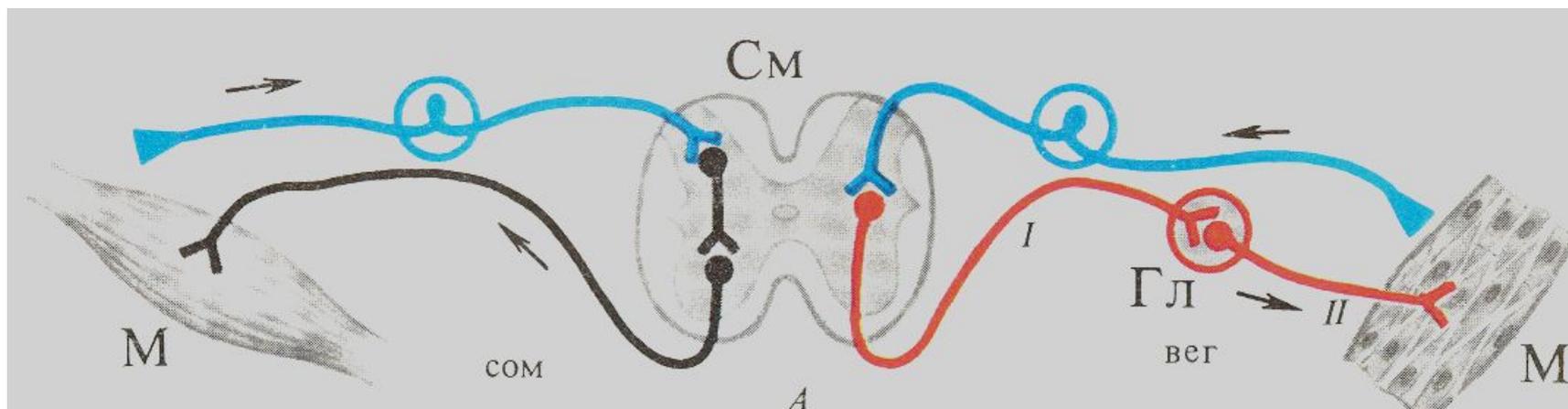
В естественных условиях рефлекторная реакция происходит при пороговом и надпороговом раздражении входа рефлекторной дуги – рецептивного поля.

РЕЦЕПТИВНОЕ ПОЛЕ - определенный участок с рецепторными клетками, раздражение которых инициирует рефлекторную реакцию.

Рецептивные поля разных рефлексов имеют определенную локализацию, а рецепторные клетки - соответствующую специализацию.



Структурной основой рефлекса является **рефлекторная дуга** – последовательно соединенная цепочка нервных клеток



ВРЕМЯ РЕФЛЕКСА - это время, необходимое для осуществления рефлекса, складывается из 5 компонентов:

- латентный период рецептора
- время для прохождения возбуждения по афферентным нервным волокнам
- центральное время рефлекса (время передачи возбуждения в ЦНС от афферентного нейрона к эфферентному)
- время прохождения возбуждения по эфферентным нервным волокнам
- латентный период эффектора

КЛАССИФИКАЦИЯ РЕФЛЕКСОВ

1. По способу вызывания:

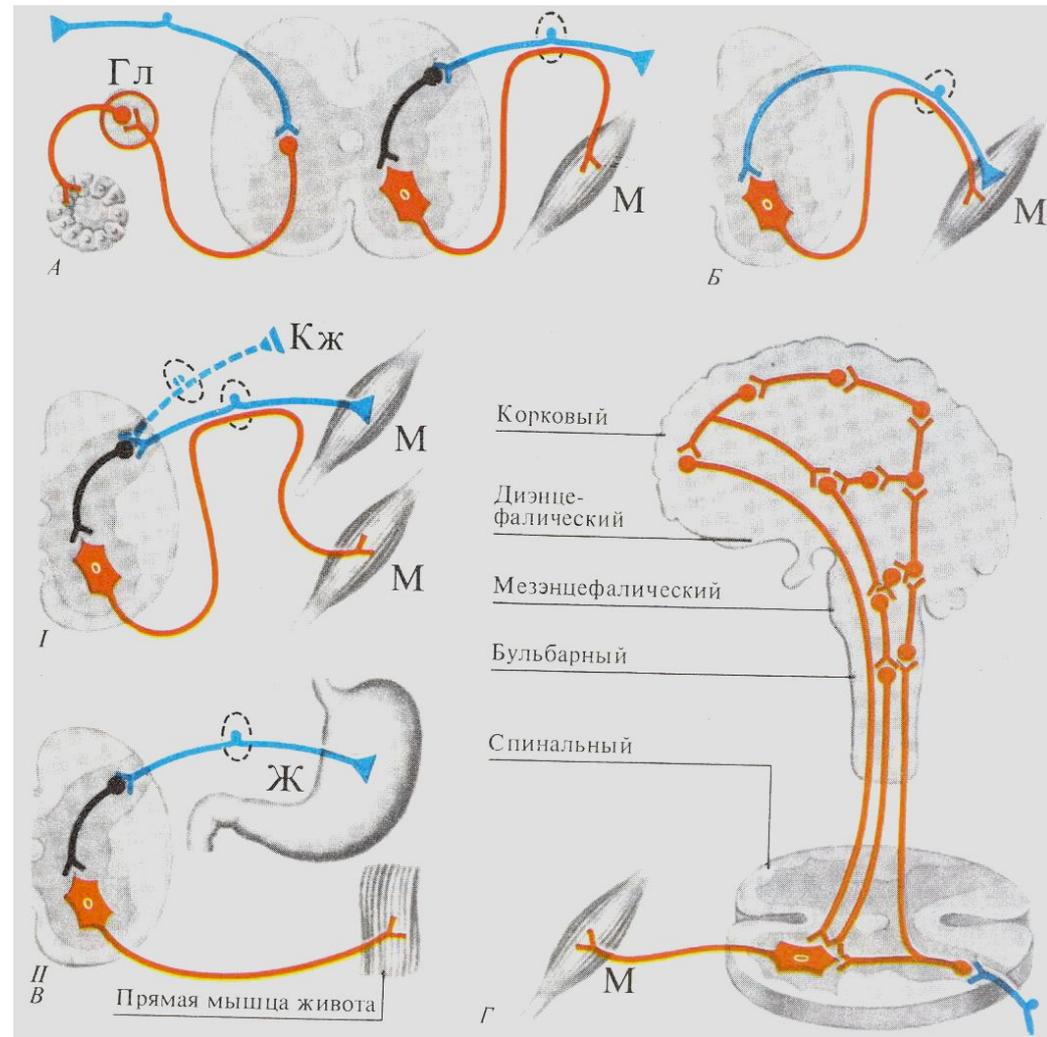
- безусловные рефлексy
- условные

2. По месту расположения рецептора:

- экстероцептивные (болевые, температурные, тактильные)
- интероцептивные
- проприоцептивные

3. В зависимости от расположения центров рефлексов уровня активации части мозга:

- спинномозговые
- бульбарные -
мезенцефальные
- диэнцефальные
- кортикальные



4. По биологическому значению

- пищевые
- оборонительные
- половые и др.

5. По характеру ответной реакции:

- моторные
- секреторные
- сосудодвигательные

6. По длительности ответной реакции

- фазические
- тонические

7. По количеству нейронов:

- двухнейронные
- трехнейронные и более

8. По количеству синапсов

- моносинаптические
- полисинаптические

9. Истинные, ложные

Нервный центр: определение

Рефлекторная деятельность организма во многом определяется общими свойствами нервных центров.

Нервный центр – *«ансамбль» нейронов, согласованно включающихся в регуляцию определенной функции или в осуществление рефлекторного акта.*

Нейроны ЦНС (нервных центров): преимущественно, *вставочные* (интернейроны);

Мультиполярные (дендритное дерево ! шипики);

Разнообразные по химизму: разные нейроны секретируют различные медиаторы (АХ, ГАМК, глицин, эндорфины, дофамин, серотонин, нейропептиды и др.)

Классификация нервных центров

1. Морфологический критерий (локализация в отделах ЦНС):

- Спинальные центры (в спинном мозге);
- Бульбарные (в продолговатом мозге);
- Мезэнцефальные (в среднем мозге);
- Диэнцефальные (в промежуточном мозге);
- Таламические (в зрительных буграх);
- Кортиковые и подкорковые.

2. Органы регуляции:

- Сосудодвигательный центр;
- Дыхательный;
- Сердечный и др.

Афферентный приток:

- Зрительный;
- Слуховой и т.п.

Мотивационное состояние:

- Центр голода;
- Жажды и т.п.

Целостные:

- Половые центры и т.д.

Нервные центры

В основе нервной деятельности лежат *активные* и *противоположные* по своим функциональным свойствам процессы:

Возбуждение;

Торможение.

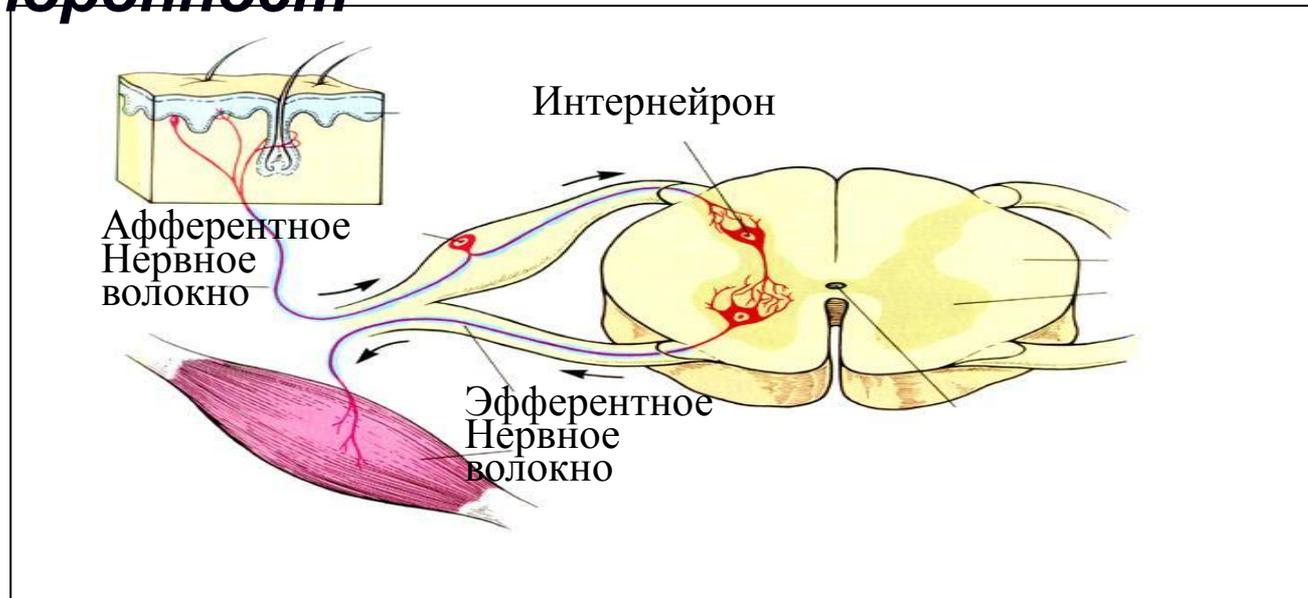
Функциональное значение *торможения*:

Координирует функции, т.е. *направляет возбуждение* по определенным путям, к определенным нервным центрам, *выключая* те пути и нейроны, активность которых в данный момент *не нужна* для конкретного приспособительного результата.

Выполняет *охранительную* (защитную) функцию, предохраняя нейроны от перевозбуждения и истощения при действии сверхсильных и длительных раздражителей.

•ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ В ЦНС:

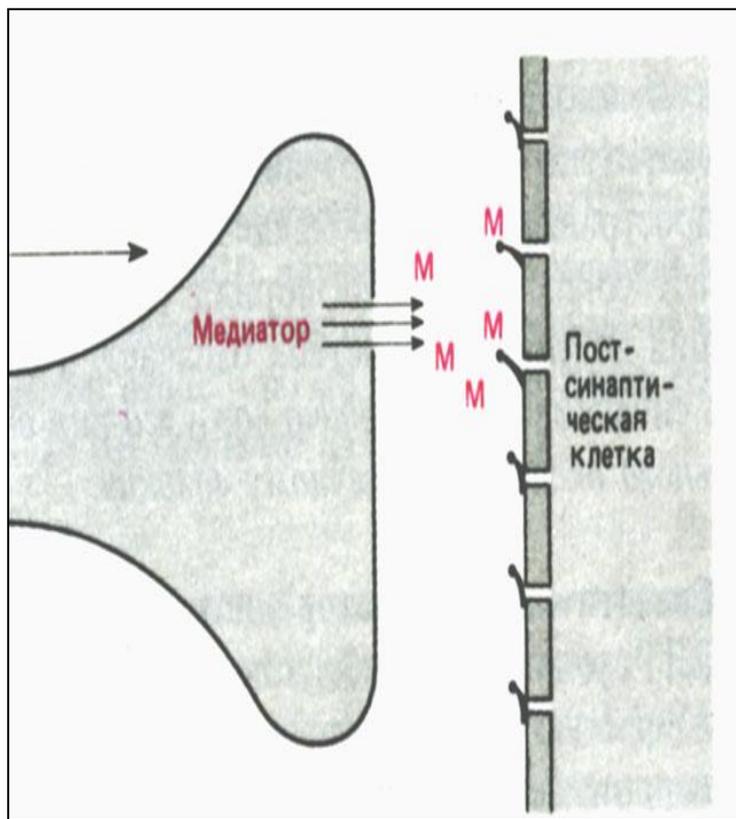
1. односторонность в



В ЦНС, внутри рефлекторной дуги и нейронных цепей возбуждение идет, как правило, в одном направлении: от *афферентного нейрона к эфферентному*.

Это обусловлено особенностями структуры химического синапса: медиатор выделяется *только* пресинаптической частью.

2.замедленное проведение



Известно, что возбуждение по нервным волокнам (периферия) проводится быстро, а в ЦНС— относительно медленно (синапсы!).

Время, в течение которого возбуждение проводится в ЦНС с афферентного на эфферентный путь —*центральное время рефлекса* (3 мс).

Чем *сложнее* рефлекторная реакция, тем *больше* время ее рефлекса.

У детей время центральной задержки больше, оно увеличивается также при различных воздействиях на организм человека.

- При утомлении водителя оно может превышать 1000 мс, что приводит в опасных ситуациях к замедленным реакциям и дорожным авариям.

3. суммация

Это свойство впервые описал И.М. Сеченов (1863):

При действии ряда подпороговых стимулов на рецептор или афферентный путь возникает ответная реакция.

Виды суммации:

Последовательная (временная);

Пространственная.

Один подпороговый афферентный стимул не вызывает ответной реакции, а создает в ЦНС местное возбуждение (локальный ответ) – недостаточное для ПД количество медиатора).

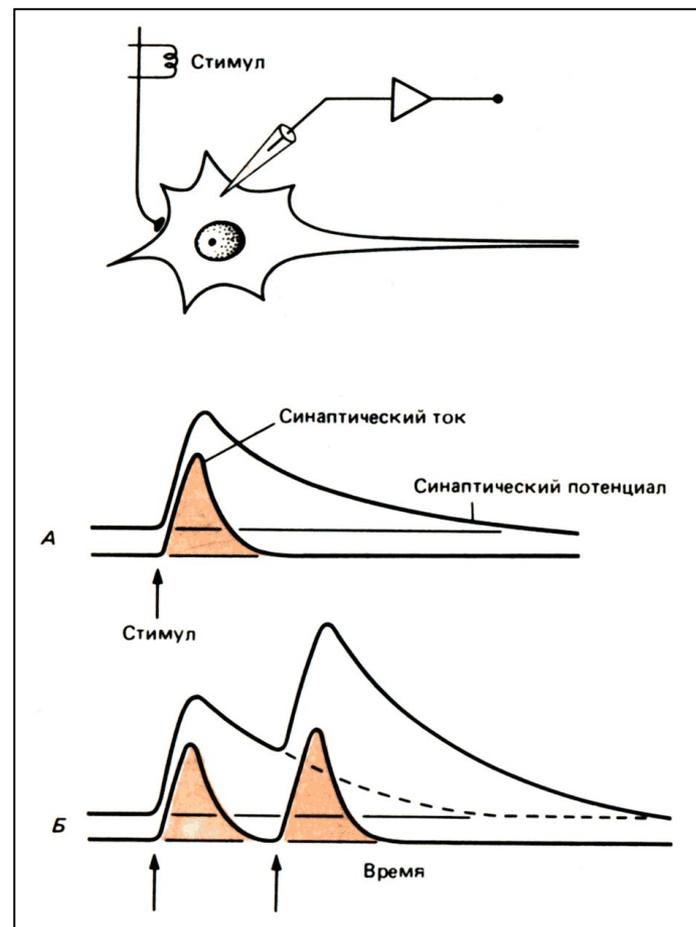
временная суммация

А. В ответ на одиночный раздражитель возникает синаптический ток (затененная область) и синаптический потенциал

Б. Если вскоре после одного постсинаптического потенциала возникает другой, то он складывается с ним.

Это явление называется **временной суммацией**.

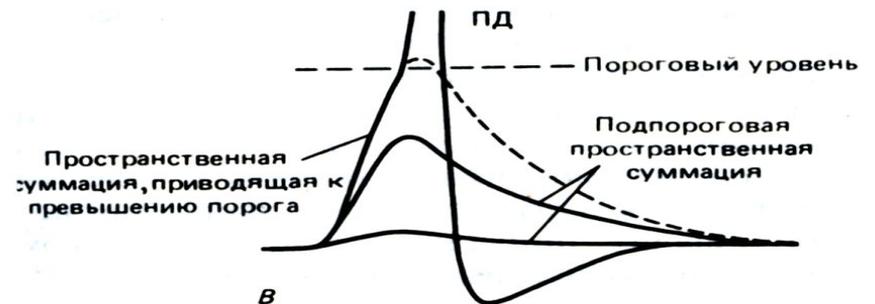
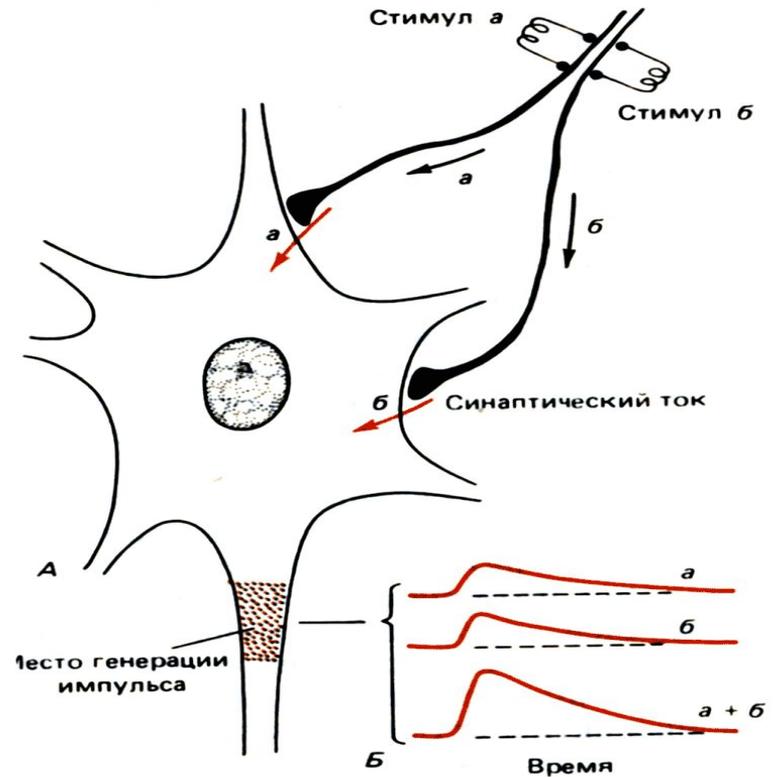
Чем короче при этом будет интервал между двумя последовательными синаптическими потенциалами, тем выше будет амплитуда суммарного потенциала.



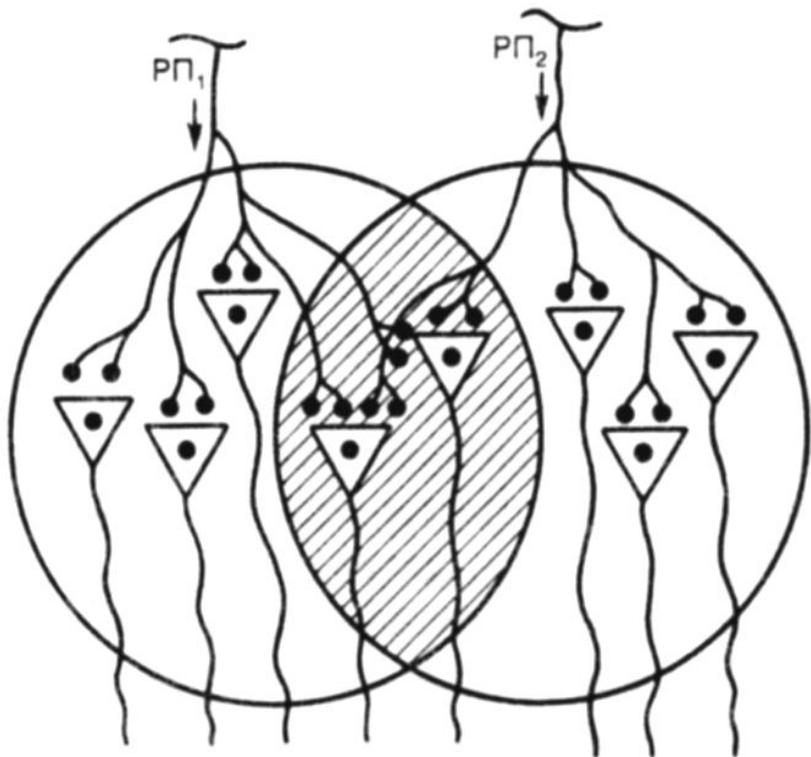
пространственная сумм

два или несколько подпороговых импульсов приходят в ЦНС по *разным* афферентным путям и вызывают ответную рефлекторную реакцию.

Для возникновения импульса в нейроне необходимо, чтобы *начальный сегмент аксона*, обладающий низким порогом возбуждения, был деполяризован до **критического уровня**



4.ОККЛЮЗИЯ



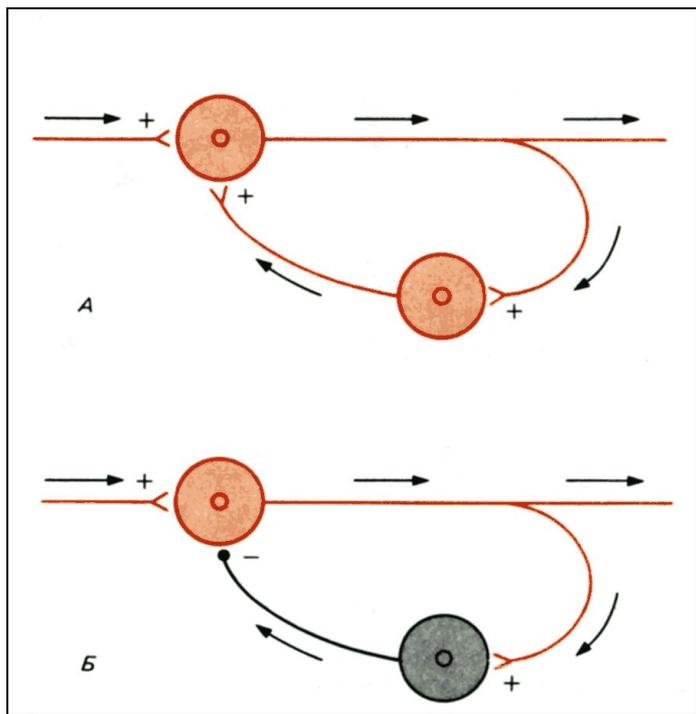
Феномен окклюзии (по Шеррингтону).
 RP_1 , RP_2 – рецептивные поля.

Феномен **окклюзии** (<лат. *occlusus* запертый) – уменьшение (ослабление) ответной реакции при совместном раздражении двух рецептивных полей по сравнению с арифметической суммой реакций при изолированном (раздельном) раздражении каждого из рецептивных полей.

Причина феномена – *перекрывание путей* на вставочных или эфферентных нейронах благодаря конвергенции.

5. последствие

Последствие означает, что *после прекращения* раздражения к рабочему органу от ЦНС *продолжают* поступать импульсы – рефлекторная реакция *не прекращается сразу* после выключения раздражения



Причина:

Длительное последствие связано с наличием в ЦНС *кольцевых связей* между нейронами

Структурная основа для *последствия* – *нейронная ловушка* (по Лоренто де Но);

6. проторение (постактивационное облегчение)

Проторение (постактивационное облегчение):

- *После* возбуждения, вызванного ритмической стимуляцией, последующий стимул вызывает *большой* эффект;
- Для поддержания *прежнего* уровня ответной реакции требуется *меньшая* сила последующего раздражения.

Объяснение: Структурно-функциональные изменения в синаптическом контакте:

Накопление у пресинаптической мембраны везикул с медиатором;

•Свойства нервных центров:

высокая утомляемость

Длительное повторное раздражение рецептивного поля рефлекса
→ослабление рефлекторной реакции вплоть до полного
исчезновения – *утомление*.

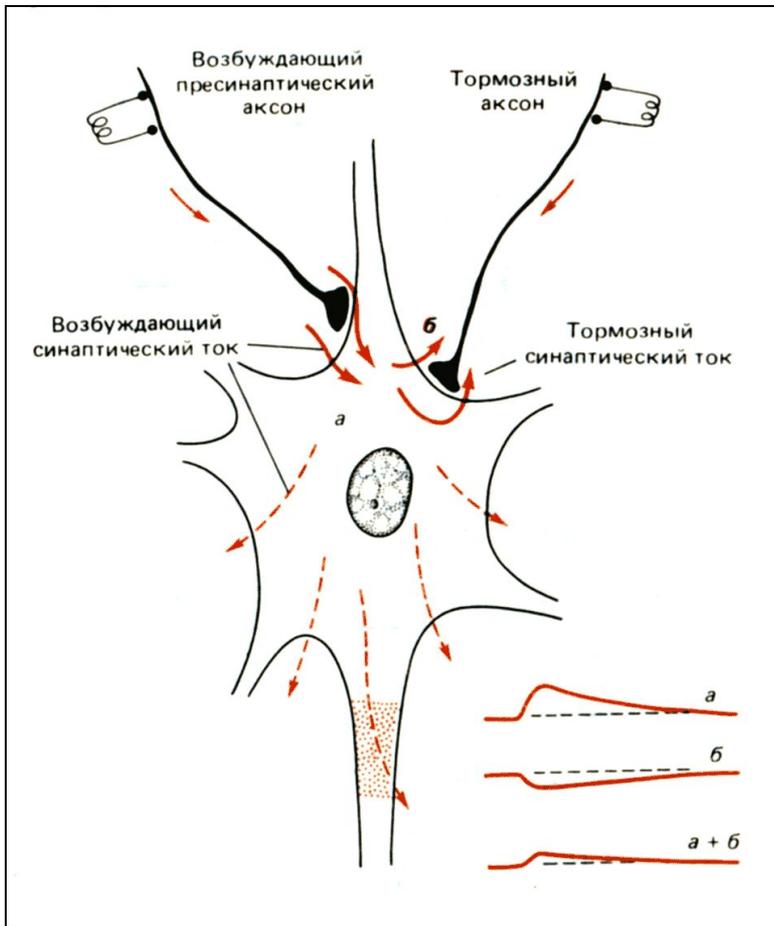
Объяснение:

В синапсах:

- истощается запас медиатора,
- уменьшаются энергетические ресурсы,
- происходит адаптация постсинаптических рецепторов к медиатору;

Малая *лабильность* центра → нервный центр функционирует с максимальной нагрузкой, так как получает стимулы от высоколабильного нервного волокна, превышающие лабильность нерва→утомление.

трансформация ритма возбуждения



На нейронах в ЦНС сходятся синаптические влияния разного функционального значения. Это приводит к *трансформации* ритма поступающих импульсов: ЦНС к рабочему органу посылает импульсы с частотой, относительно независимой от частоты раздражений (по афферентам) → как в сторону *увеличения*, так и *уменьшения*.

повышенная чувствительность к недостатку кислорода

Обусловлена высокой интенсивностью обменных процессов:

100 г нервной ткани (головной мозг собаки) использует O_2 в 22 раза больше, чем 100 г мышечной ткани.

Мозг человека поглощает 40 – 50 мл O_2 в минуту: 1/6 – 1/8 часть всего O_2 , потребляемого телом в состоянии покоя.

Чувствительность нейронов разных отделов мозга:

Смерть нейронов коры больших полушарий - через 5 – 6 мин. после полного прекращения кровоснабжения;

Восстановление функций нейронов ствола мозга возможна после 15 – 20 мин полного прекращения кровоснабжения;

Функции нейронов спинного мозга сохраняется и после 30 минутного отсутствия кровообращения.

пластичность и тонус

Пластичность – *функциональная подвижность* нервного центра: возможность его включения в регуляцию различных функций.

Тонус – *наличие определенной фоновой активности.*

Объяснение: определенное количество нейронов мозга в покое (в отсутствие специальных внешних раздражителей) находится в состоянии постоянного возбуждения – генерирует фоновые импульсные потоки.

Обнаружено наличие в высших отделах мозга «сторожевых нейронов» даже в состоянии физиологического сна

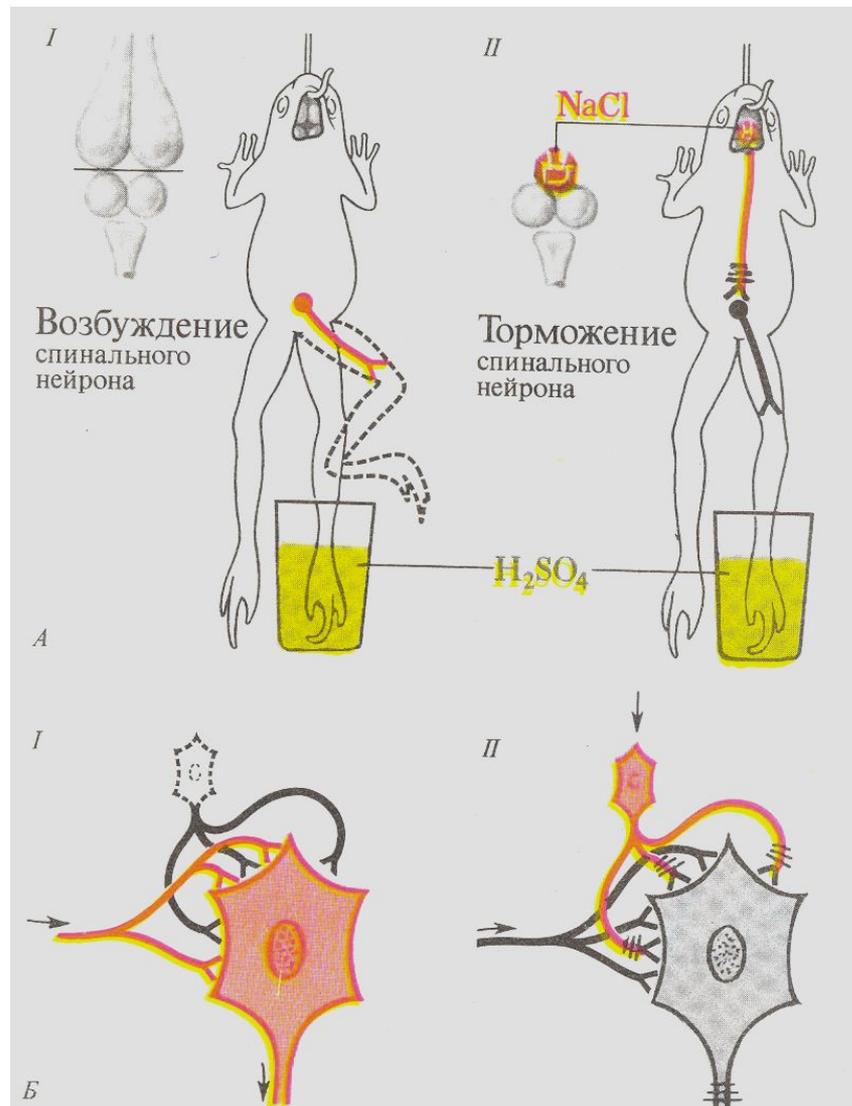
Торможение в ЦНС (И.М. Сеченов), его виды и роль. Современное представление о механизмах центрального торможения. Тормозные синапсы и их медиаторы. Ионные механизмы ТПСР.

Торможение – активный процесс, возникающий при действии раздражителей на ткань, проявляется в подавлении другого возбуждения, функционального отправления ткани нет. Торможение может развиваться только в форме локального ответа.

ТОРМОЖЕНИЕ В ЦНС

Интегративная деятельность в ЦНС осуществляется при участии возбуждающих и тормозных процессов.

Явление торможения в 1863 году открыл акад. И.М. Сеченов. В 1862 г. И. М. Сеченов открыл явление *центрального торможения*. Он доказал в своем опыте, что раздражение кристалликом хлорида натрия зрительных бугров лягушки (большие полушария головного мозга удалены) вызывает торможение рефлексов спинного мозга. После устранения раздражителя рефлекторная деятельность спинного мозга восстанавливалась. Результат этого опыта позволил И. М. Сеченову сделать заключение, что в ЦНС наряду с процессом возбуждения развивается **процесс торможения, который способен угнетать рефлекторные акты организма**. Н. Е. Введенский высказал предположение, что в основе явления торможения лежит принцип отрицательной индукции: более возбудимый участок в ЦНС тормозит



Современная трактовка опыта И. М. Сеченова (И. М. Сеченов раздражал ретикулярную формацию ствола мозга): возбуждение ретикулярной формации повышает активность тормозных нейронов спинного мозга – клеток Реншоу, что приводит к торможению α -мотонейронов спинного мозга и угнетает рефлекторную деятельность спинного мозга.

Ч. Шеррингтон, Н. Е. Введенский, А.А. Ухтомский, И.П. Павлов показали, что торможение имеет место в работе всех отделов мозга.

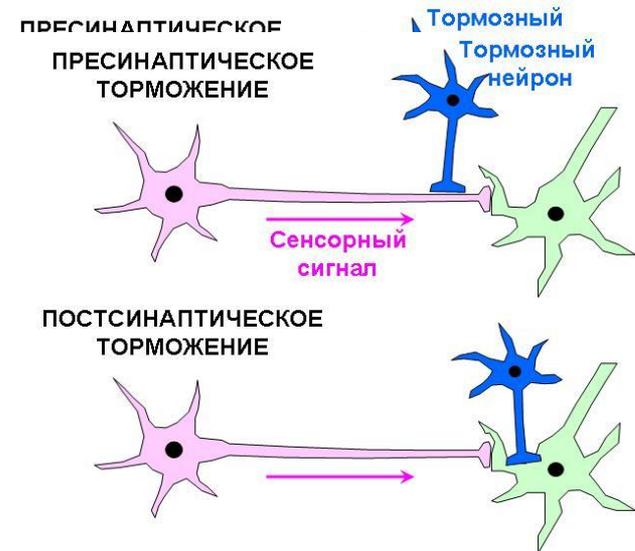
Выделяют два типа торможения:

- 1) первичное. Для его возникновения необходимо наличие специальных тормозных нейронов. Торможение возникает первично без предшествующего возбуждения под воздействием тормозного медиатора.

Виды вторичного торможения:

пресинаптическое в аксо-аксональном синапсе;

постсинаптическое в аксодендрическом синапсе



Постсинаптическое торможение

(лат. post позади, после чего-либо + греч. sinapsis соприкосновение, соединение) - нервный процесс, обусловленный действием на постсинаптическую мембрану (ПСМ) специфических тормозных медиаторов (глицин, гамма-аминомасляная кислота), выделяемых специализированными пресинаптическими нервными окончаниями.

Тормозный медиатор временно повышает проницаемость постсинаптической мембраны к ионам K^+ и (или) Cl^- (в большей степени):

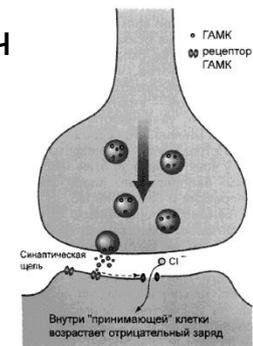
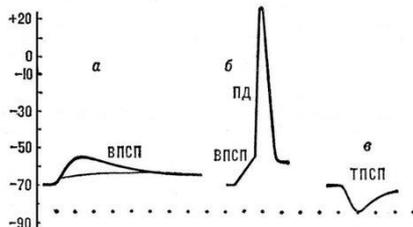
- увеличивая выход K^+ из клетки и (или),
- увеличивая вход Cl^- в клетку.

!!! В любом случае формируется гиперполяризация постсинаптической мембраны (МП возрастает). Механизм - концентрационный градиент преобладает над электрическим.

В этот момент на постсинаптической мембране регистрируются тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП).

Гиперполяризация мембраны снижает ее чувствительность к возбуждающему медиатору.

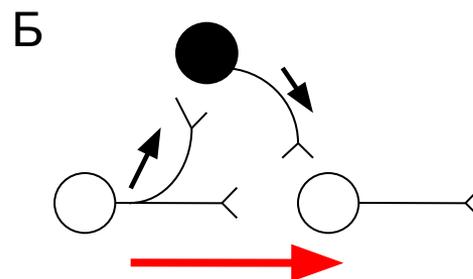
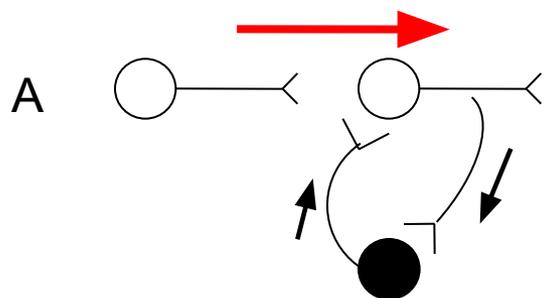
Специфика тормозных постсинаптических эффектов впервые была изучена на мотонейронах млекопитающих (Д. Экклс, 1951).



Разновидности постсинаптического торможения

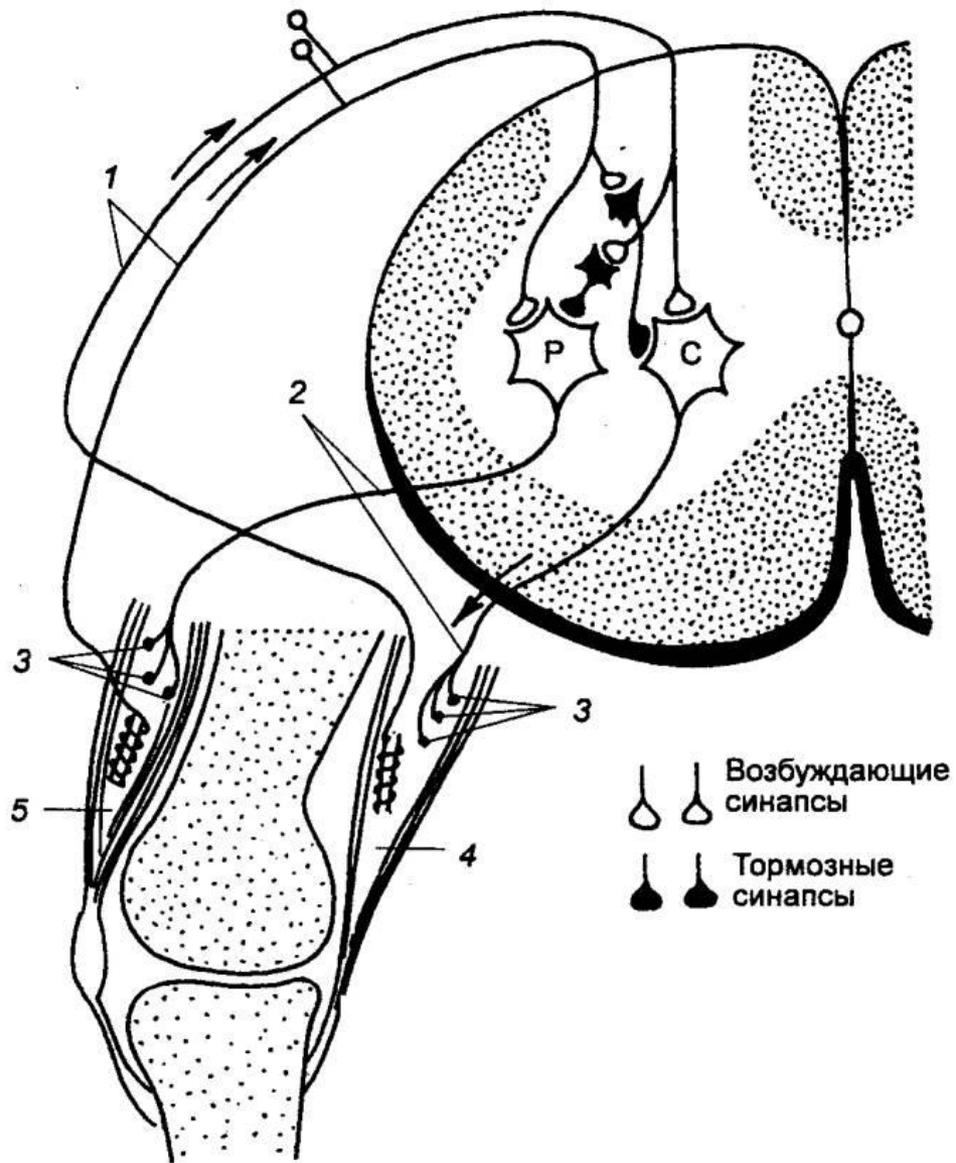
1. Возвратное (А):

- ТН действуют на те же нейроны, которые их активируют.
- Поэтому развивающееся торможение тем глубже, чем сильнее было предшествующее возбуждение.
- Типичный пример – торможение в мотонейронах спинного мозга.
- ТН спинного мозга называются клетками Реншоу.
- Это торможение широко представлено при работе мышц сгибателей и разгибателей, обеспечивая поочередное сокращение и расслабление мышцы.
- ТН Реншоу возбуждается при действии ацетилхолина, на мышце находятся N-холинорецепторы.



2. Параллельное (Б):

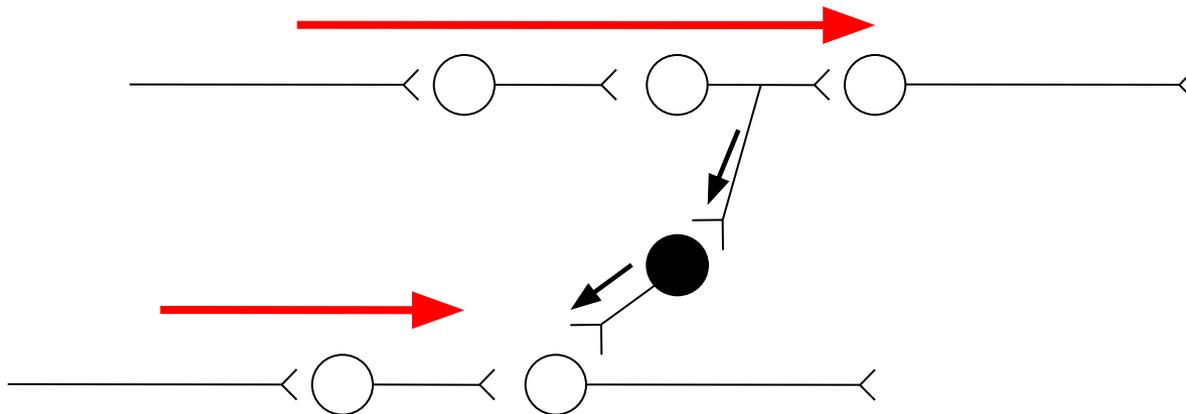
- По эффекту аналогично возвратному, т.к. возбуждение блокирует само себя за счет дивергенции по коллатерали с включением ТН.



Разновидности постсинаптического торможения (продолжение)

3. Латеральное:

- ТН активирются импульсами от возбужденного центра и влияют на соседние ВН с такими же функциями. В результате в соседних клетках развивается торможение.
- Зона торможения находится «сбоку» относительно ВН и инициируется им (отсюда название этого вида торможения).
- Чаще встречается в афферентных системах.
- Латеральное торможение образует тормозную зону, которая окружает возбужденный центр.



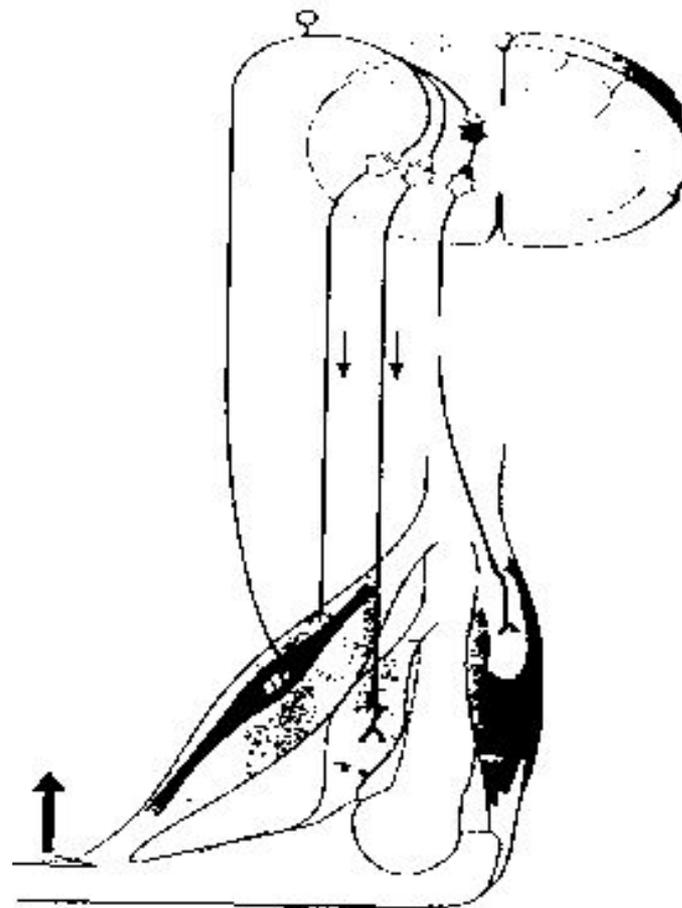
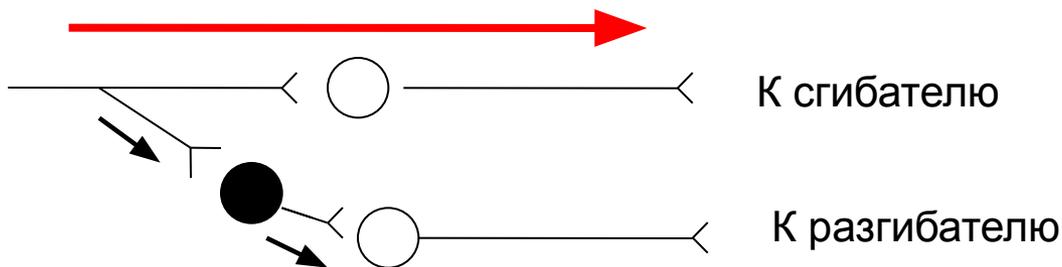
Разновидности постсинаптического торможения (продолжение)

4. Прямое торможение (реципрокное):

Оно вызывает угнетение центра антогониста.

Обеспечивает согласованную работу мышц сгибателей и разгибателей.

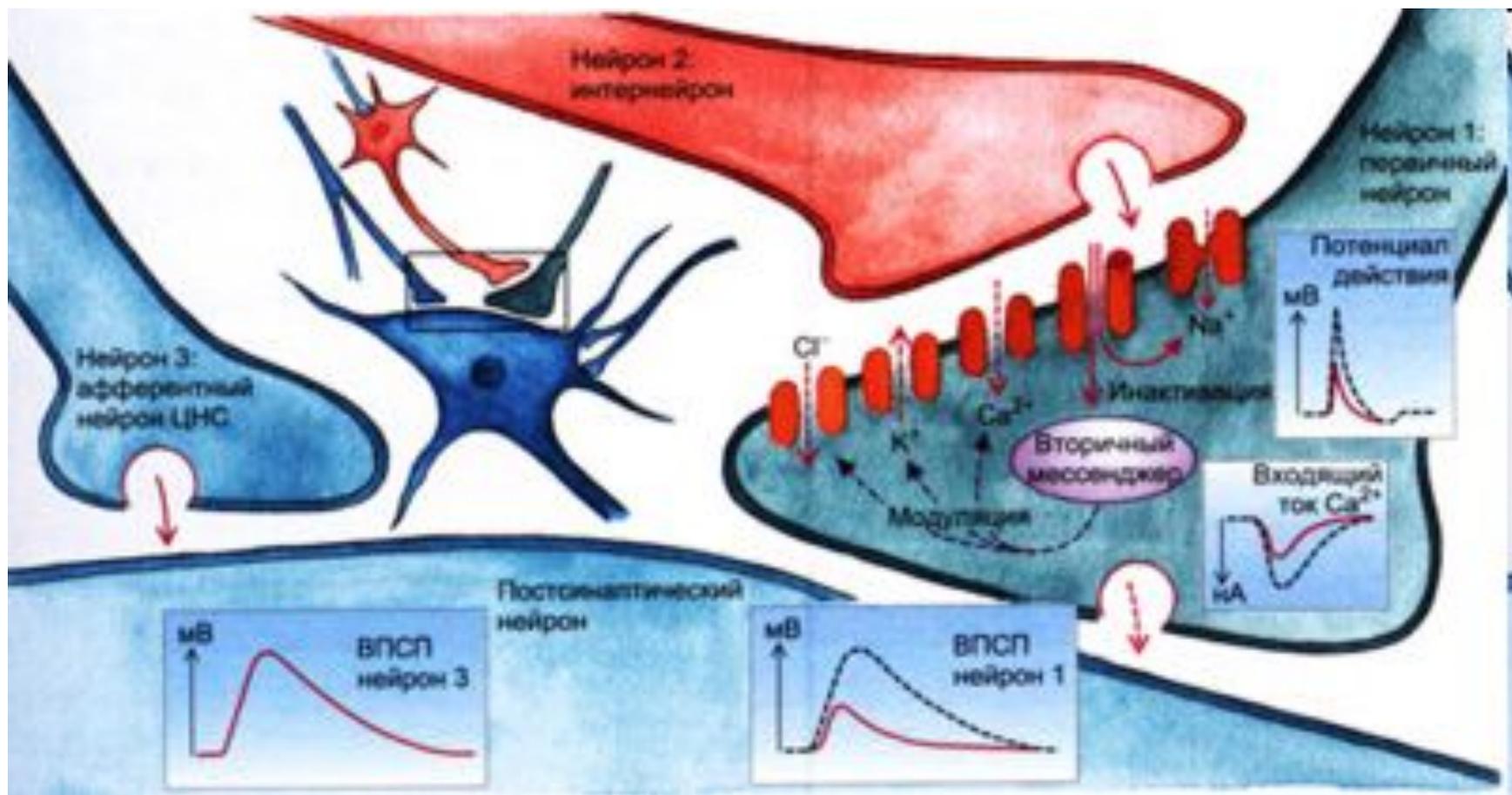
Например, при раздражении кожных рецепторов возникает защитный сгибательный рефлекс – центр сгибания возбужден, а центр разгибания заторможен. Возбуждение поступает в центр сгибания и одновременно через тормозную клетку Реншоу – к центру мышцы антогониста – разгибателю, что предотвращает ее сокращение.



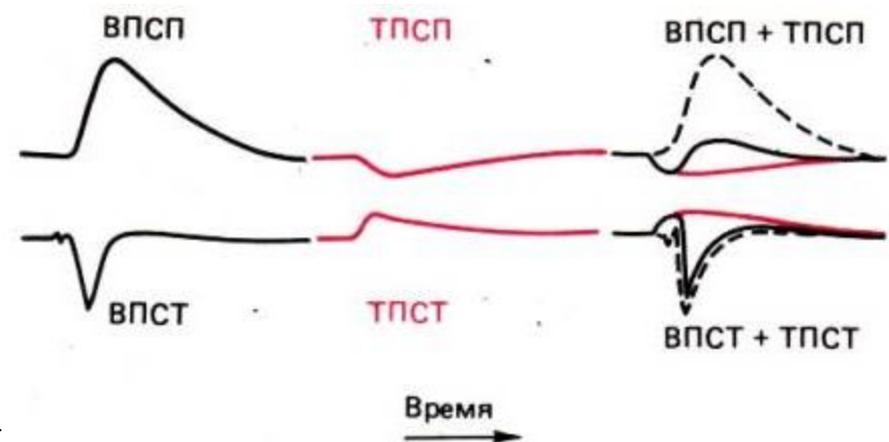
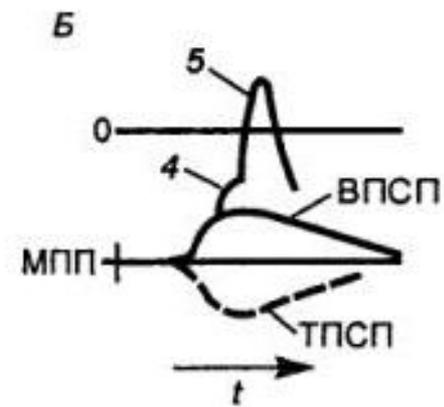
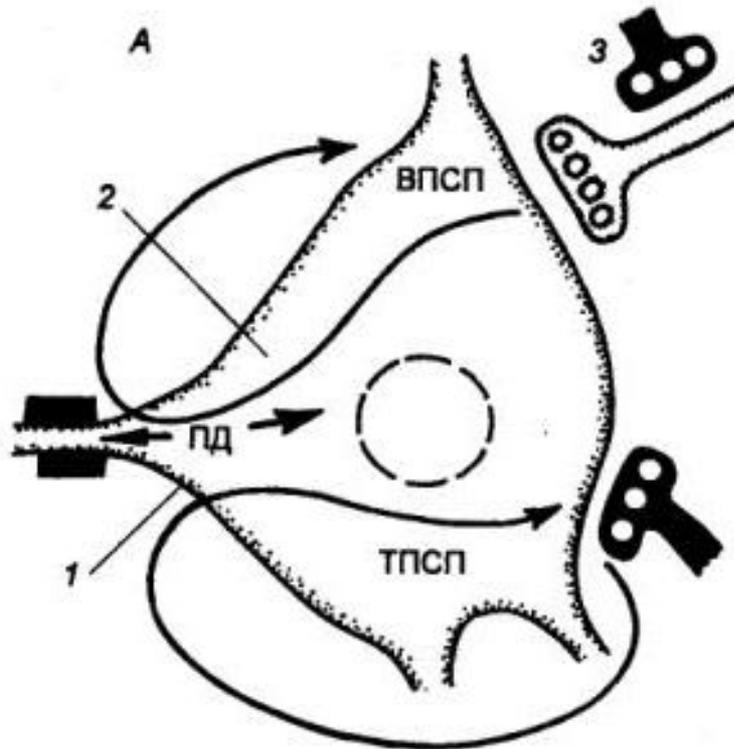
Пресинаптическое торможение

- Развивается на пресинаптической мембране.
- Осуществляется посредством специальных тормозных нейронов.
- Его структурной основой являются аксо-аксональные синапсы, при этом окончание аксона тормозного нейрона является пресинаптическим по отношению к терминали возбуждающего нейрона, которая оказывается постсинаптической по отношению к тормозному окончанию и пресинаптической по отношению к активируемой им нервной клетки.
- В окончаниях пресинаптического тормозного аксона освобождается медиатор, который вызывает гиперполяризацию возбуждающих окончаний за счет увеличения проницаемости их мембраны для Cl^- .
- Гиперполяризация вызывает «угнетение» деполяризации, возникающей под влиянием, приходящего в возбуждающее окончание аксона ПД.
- В результате происходит угнетение процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями и снижение амплитуды возбуждающего постсинаптического потенциала.

Передача возбуждения в синапсе на фоне пресинаптического торможения



Конвергенция «возбуждающего возбуждения» и «тормозящего возбуждения» на теле нейрона



2) вторичное. Не требует специальных тормозных структур, возникает в результате изменения функциональной активности обычных возбудимых структур, всегда связано с процессом возбуждения.

Виды вторичного торможения:

- запредельное, возникающее при большом потоке информации, поступающей в клетку. Поток информации лежит за пределами работоспособности нейрона;
- пессимальное, возникающее при высокой частоте раздражения; парабииотическое, возникающее при сильно и длительно действующем раздражении;
- торможение вслед за возбуждением, возникающее вследствие снижения функционального состояния нейронов после возбуждения;
- торможение по принципу отрицательной индукции;
- торможение условных рефлексов.

Процессы возбуждения и торможения тесно связаны между собой, протекают одновременно и являются различными проявлениями единого процесса. Очаги возбуждения и торможения подвижны, охватывают большие или меньшие области нейронных популяций и могут быть более или менее выраженными. Возбуждение непременно сменяется торможением, и наоборот, т. е. между торможением и возбуждением существуют индукционные отношения.

Торможение лежит в основе координации движений, обеспечивает защиту центральных нейронов от перевозбуждения. Торможение в ЦНС может возникать при одновременном поступлении в спинной мозг нервных импульсов различной силы с нескольких раздражителей. Более сильное раздражение тормозит рефлексы, которые должны были наступать в ответ на более слабые.

Значение торможения

- Торможение выполняет охранительную роль, его отсутствие привело бы к истощению медиаторов и прекращению деятельности ЦНС.
- Играет важнейшую роль в обработке поступающей в ЦНС информации (избирательность вовлечения мозговых структур в обработку информации, блокирование широкой иррадиации возбуждения, выделение существенных сигналов на фоне шума и многое другое).

• Принципы координации нервных центров

- ❑ **Координация** (лат. со - вместе+ ordinatio – расположение в порядке) – согласование деятельности различных нейронов (групп нейронов) для достижения полезного результата.
- ❑ Координация способствует реализации всех функций ЦНС.
- ❑ *Принципы*, лежащих в основе координационной деятельности ЦНС:
 - общего конечного пути;
 - доминанты;
 - иерархии и субординации (соподчинения);
 - иррадиации;
 - индукции;
 - обратной связи.

• Принципы координации нервных центров: «общий конечный путь» (конвергенция)

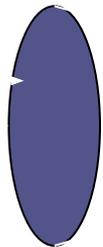
Выдвинут Ч.С. Шеррингтоном в 1906

г.

Конвергенция – морфологическая основа координации, – исходит из анатомического соотношения между афферентными и эфферентными нейронами (5:1).

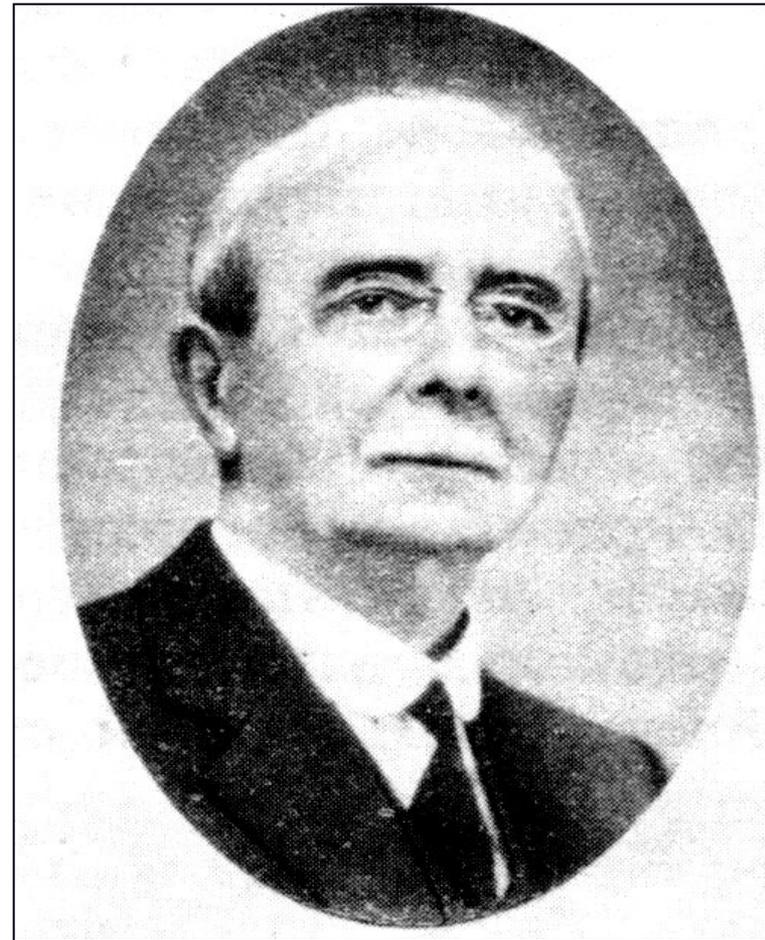
Такое соотношение Шеррингтон схематически представил в виде воронки:

К
Ц
Н
С



Из
ЦНС к
рабочи
м
органа
м

Воронка Шеррингтона

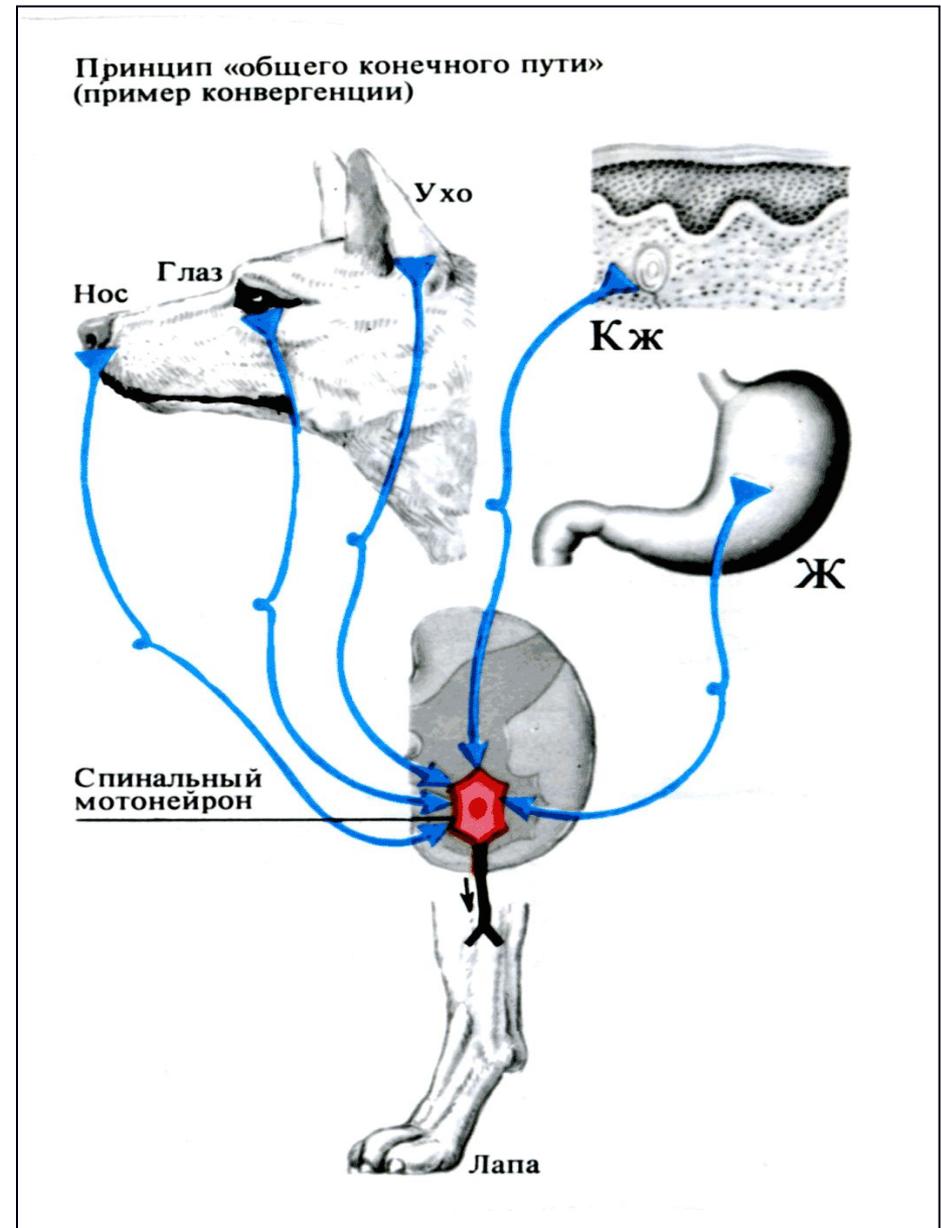


• Принципы координации нервных центров: «общий конечный путь»

Согласно этому принципу к *одному* мотонейрону приходит множество импульсов от различных рефлексогенных зон, но только некоторые из них приобретают рабочее значение.

Самые разнообразные стимулы могут стать причиной одной и той же рефлекторной реакции, т. е. происходит *борьба* за «общий конечный путь».

Функциональные особенности нервных центров определяют какой из импульсов, сталкивающихся на пути к мотонейрону, окажется победителем и завладеет общим конечным путем.



• **Принципы координации нервных центров: доминанта**

Принцип доминанты (лат. *dominare* господствовать) – установлен А. А. Ухтомским (1923).

По Ухтомскому: **доминанта** – *господствующий очаг возбуждения, предопределяющий характер текущих реакций нервных центров в данный момент.*

Доминантный центр (очаг) может возникнуть в различных этажах ЦНС при длительном действии гуморальных или рефлекторных раздражителей.

«...Внешним выражением доминанты является стационарно поддерживаемая работа или рабочая поза организма...». (А.А.Ухтомский. Т.1. С. 165. 1950)



**Алексей Алексеевич
Ухтомский**

• *Доминанта*

Свойства доминантного очага:

1. Повышенная возбудимость;
2. Инерционность;
3. Способность к суммации;
4. Способность к торможению центров, функционально несовместимых с деятельностью центров доминантного очага.

Доминанта определяет вероятность возникновения той или иной рефлекторной реакции в ответ на текущие раздражители

Доминанта

- А.А. Ухтомский о (+) и (–) доминанты:

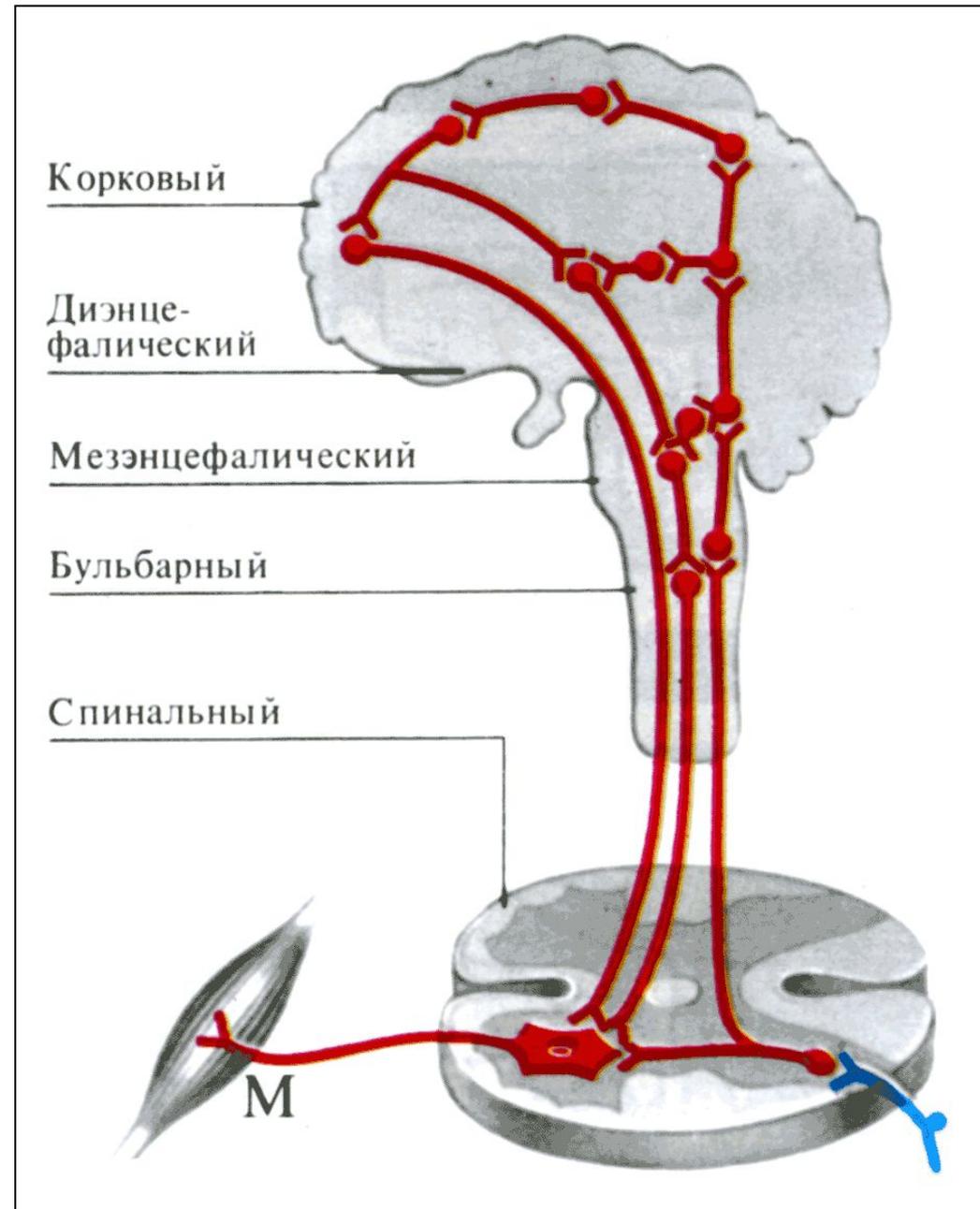
«... *Доминанта*, как общая формула, ещё ничего не обещает. Как общая формула, *доминанта* говорит лишь то, что из самых умных вещей глупец извлечет повод для продолжения глупостей, а из самых неблагоприятных условий умный извлечет умное.»

• *Принципы координации нервных центров:*
иерархия и субординация

В ЦНС имеют место:

Иерархические
взаимоотношения (греч.
hierarchia < **hieros** –
священный + **arche** –
власть) – высшие
отделы мозга
контролируют
нижележащие;

Субординация
(соподчинение) –
нижележащий отдел
подчиняется
вышележащим отделам.



• Принципы координации нервных центров: **иррадиация**

- ❑ **Иррадиация** (лат. *irradio* освещать, озарять) – распространение процессов возбуждения (торможения).
- ❑ Иррадиация тем шире, чем сильнее и длительнее афферентное раздражение.
- ❑ В основе иррадиации – многочисленные связи *аксонов афферентных* нейронов с *дендритами и телами вставочных* нейронов, объединяющих нервные центры.
- ❑ Иррадиация лежит в основе формирования временной (условно-рефлекторной) связи.
- ❑ Иррадиация (как возбуждения, так и торможения) имеет свои пределы: → *концентрация* (формирование доминанты, исключение хаотичности).

• Принципы координации нервных центров: **индукция**

Индукция («наведение») – один из важных принципов координации:

при возникновении возбуждения в одном из участков ЦНС по индукции в сопряженных центрах возникает противоположный процесс – *торможение*.

И наоборот:

при возникновении торможения в одних центрах в одном из участков ЦНС по индукции в сопряженных центрах возникает *возбуждение*.

Пример: центры мышц-сгибателей правой и левой конечностей