

ЛЕКЦИЯ 7. МЕХАНИЗМЫ И СПОСОБЫ ТОРМОЖЕНИЯ В ЦНС. КООРДИНАЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЦНС.

7.1. ПРОЦЕССЫ ТОРМОЖЕНИЯ В ЦНС: МЕХАНИЗМ
ПОСТСИНАПТИЧЕСКОГО И ПРЕСИНАПТИЧЕСКОГО
ТОРМОЖЕНИЙ, ПОСТТЕТАНИЧЕСКОЕ И ПЕССИМАЛЬНОЕ
ТОРМОЖЕНИЕ. ЗНАЧЕНИЕ ТОРМОЖЕНИЯ.

-
- Торможением называется процесс прекращения текущего возбуждения или предотвращение возможного возбуждения нервной структуры.
- Явление центрального торможения было открыто И.М.Сеченовым в 1862 г. Он обнаружил, что если на поперечный разрез зрительных бугров лягушки наложить кристаллик поваренной соли или подействовать электрическим слабым током, то время рефлекса Тюрка резко удлиняется (рефлекс Тюрка - сгибание лапки при погружении ее в кислоту). Вскоре были открыты новые факты, демонстрирующие явления торможения в ЦНС. Гольц показал, что рефлекс Тюрка затормаживается при сдавливании пинцетом другой лапки, Шеррингтон доказал наличие торможения рефлекторного сокращения разгибателя при осуществлении сгибательного рефлекса. Было доказано, что при этом интенсивность рефлекторного торможения зависит от соотношения силы возбуждающего и тормозящего раздражителей.
- История развития учения о тормозных процессах в центральной нервной системе начинается с открытия И. М. Сеченовым эффекта центрального торможения (химическое раздражение зрительных бугров тормозит простые спинномозговые безусловные реакции). Вначале предположение о существовании специфических тормозных нейронов, обладающих способностью оказывать тормозные влияния на другие нейроны, с которыми имеются синаптические контакты, диктовалось логической необходимостью для объяснения сложных форм координационной деятельности центральных нервных образований. Впоследствии это предположение нашло прямое экспериментальное подтверждение (Экклс, Реншоу), когда было показано существование специальных вставочных нейронов, имеющих синаптические контакты с двигательными нейронами. Активация этих вставочных нейронов закономерно приводила к торможению двигательных нейронов. В зависимости от нейронного механизма, способа вызывания тормозного процесса в ЦНС различают несколько видов торможения: постсинаптическое, пресинаптическое, пессимальное.
- В центральной нервной системе существует несколько способов торможения, имеющих разную природу и разную локализацию. но в принципе основанных на одном механизме - увеличении разницы между критическим уровнем деполяризации и величиной мембранного потенциала нейронов.

- **1. Постсинаптическое торможение.** Тормозные нейроны. В настоящее время установлено, что в ЦНС наряду с возбуждающими нейронами существуют и особые тормозные нейроны. Примером может служить т.н. клетка Реншоу в спинном мозге. Реншоу открыл, что аксоны мотонейронов перед вы-ходом из спинного мозга дают одну или несколько коллатералей, которые заканчиваются на особых клетках, чьи аксоны образуют тормозные синапсы на мотонейронах данного сегмента. Благодаря этому возбуждение, возникающее в мотонейроне, по прямому пути распространяется на периферию к скелетной мышце, а по коллатерали активирует тормозную клетку, которая подавляет дальнейшее возбуждение мотонейрона. Это механизм, автоматически охраняющий нервные клетки от чрезмерного возбуждения. Торможение, осуществляющееся при участии клеток Реншоу, получило название возвратного постсинаптического торможения. Тормозным медиатором у клетки Реншоу является глицин.
- Нервные импульсы, возникающее при возбуждении тормозящих нейронов, не отличаются от потенциалов действия обычных возбуждающих нейронов. Однако в нервных окончаниях тормозящих нейронов под влиянием этого импульса выделяется медиатор, который не деполяризует, а, наоборот, гиперполяризует постсинаптическую мембрану. Эта гиперполяризация регистрируется в форме тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП) - электро-положительной волны. ТПСП ослабляет возбудительный потенциал и препятствует тем самым достижению критического уровня деполяризации мембраны, необходимого для возникновения распространяющегося возбуждения. Пост-синаптическое торможение можно устранить стрихнином, который блокирует тормозные синапсы.
- **2. Посттетаническое торможение.** Особым видом торможения является такое, которое возникает в случае, если после окончания возбуждения в клетке возникает сильная гиперполяризация мембраны. Возбуждающий пост-синаптический потенциал в этих условиях оказывается недостаточным для критической деполяризации мембраны, и генерации распространяющегося возбуждения. Причина такого торможения в том, что следовые потенциалы способны к суммации, и после серии частых импульсов возникает суммация положительного следового потенциала.

- **3. Пессимальное торможение.** Торможение деятельности нервной клетки может осуществляться и без участия особых тормозных структур. В этом случае оно возникает в возбуждающих синапсах в результате сильной деполяризации постсинаптической мембраны под влиянием слишком частых импульсов (как пессимум в нервно-мышечном препарате). К пессимальному торможению особо склонны промежуточные нейроны спинного мозга, нейроны ретикулярной формации. При стойкой деполяризации в них наступает состояние, подобное катодической депрессии Вериге.
- **4. Пресинаптическое торможение.** Оно открыто в ЦНС сравнительно недавно, поэтому изучено меньше. Пресинаптическое торможение локализуется в пресинаптических терминалях перед синаптической бляшкой. На пресинаптических терминалях располагаются окончания аксонов других нервных клеток, образующих здесь аксо-аксональные синапсы. Медиаторы их деполяризуют мембрану терминалей и приводят в состояние, подобное катодической депрессии Вериге. Это обуславливает частичную или полную блокаду проведения по нервным волокнам возбуждающих импульсов, идущих к нервным окончаниям. Пресинаптическое торможение обычно длительное.
- **Торможение в центральной нервной системе** — активный процесс, проявляющийся внешне в подавлении или в ослаблении процесса возбуждения и характеризующийся определенной интенсивностью и длительностью. Торможение в норме неразрывно связано с возбуждением, является его производным, сопутствует возбудительному процессу, ограничивая и препятствуя чрезмерному распространению последнего. При этом торможение часто ограничивает возбуждение и вместе с ним формирует сложную мозаику активированных и заторможенных зон в центральных нервных структурах. Формирующий эффект тормозного процесса развивается в пространстве и во времени. Торможение — врожденный процесс, постоянно совершенствующийся в течение индивидуальной жизни организма. При значительной силе фактора, вызвавшего торможение, оно может распространяться на значительное пространство, вовлекая в тормозной процесс большие популяции нервных клеток.
- Описанные способы обеспечивают реализацию нескольких видов без-условного торможения: реципрокного, возвратного, латерального, для реализации которых существуют специальные нервные структуры.
- Возвратным торможением называют нейронную цепь, в которой тормозные вставочные нейроны действуют на те же нервные клетки, которые их возбуждают. Характерный пример возвратного торможения существует в мотонейронах. Мотонейроны посылают коллатерали к вставочным нейронам, аксоны которых образуют тормозные синапсы на мотонейронах. Такая тормозная цепь называется торможением Реншоу, а тормозной вставочный нейрон клеткой Реншоу. В такой цепи усиление возбуждения, поступающего к мышце, усиливает торможение мотонейрона под действием клетки Реншоу. Это пример торможения по принципу обратной связи.
- Реципрокное торможение развивается в центрах противоположной деятельности - например, в центрах сгибателей при возбуждении центра разгибателей. Возвратное торможение осуществляет мотонейрон через клетку Реншоу, обеспечивая готовность воспринять новую команду от пирамидной клетки.
- Латеральное торможение возникает в центре рефлекса, когда возникает посторонний достаточно сильный сигнал, который через тормозные клетки тормозит текущую деятельность.
-

- 7.2. **КООРДИНАЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЦНС: ПОНЯТИЕ О КООРДИНАЦИИ, ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦНС.**
- Принципы координации рефлекторных процессов.
- 1. **Иррадиация и концентрация возбуждения** и торможения и их взаимная индукция. Изучение особенностей течения возбуждения и торможения в ЦНС выявило, что эти процессы не остаются только в тех центрах, где они вызваны, а распространяются (иррадируют) на другие нервные центры, а также вызывают (индуцируют) друг друга в сопряженно работающих центрах. Иначе говоря, возбуждение и торможение движутся в пространстве ЦНС и во времени. Законы движения возбуждения и торможения определяют координацию т.е. согласованное течение всей сложной рефлекторной деятельности животного и человеческого организма.
- Нервные процессы, возникая в тех или иных центрах, имеют тенденцию широко распространяться в нервной системе. При некоторых искусственных условиях (стрихнинизация) эта особенность выступает весьма рельефно. Показано (Орбели), что если деафферентировать нервные центры, ведающие сокращением конечности (освободить их от занятости тоническими и др. реакциями), то такая конечность начинает сокращаться в ритме деятельности дыхательного центра.
- В норме распространение иррадиированной волны возбуждения ограничивается торможением, которое и определяет течение возбуждения в пространственно определенных участках нервной системы. Этот процесс взаимного ограничения возбуждения и торможения был назван законом концентрирования возбуждения и торможения.
- Иррадиация и концентрация нервных процессов усложняется индукцией - наведением в нервных центрах, одновременно работающих с возбужденным или заторможенным в данный момент, противоположного процесса.
- 2. **Реципрокная иннервация.** Для центров безусловно-рефлекторной деятельности взаимная индукция наиболее рельефно выступает в центрах сопряженно работающих сгибателей и разгибателей конечностей. Работами Шеррингтона был установлен закон т.н. реципрокной (соотносительной) иннервации мышц-антагонистов. В соответствии с этим законом мышцы антагонисты не противодействуют друг другу в работе, а содействуют - в то время, когда происходит сокращение сгибателей, соответствующие им разгибатели расслабляются. Данный эффект обусловлен тем, что при возбуждении центров сгибателей в центрах разгибателей одноименной стороны индуцируется процесс торможения.
- Приведенный пример относится к одновременной (пространственной) индукции. Помимо ее, существует и индукция последовательная. Она проявляется в том, что возбуждение в том или ином центре сменяется торможением и наоборот, торможение в центре как бы подготавливает почву для более легкого возникновения в нем возбуждения (отрицательная и положительная индукция).

- **Принцип обратной связи.** Рефлекторные акты животных и человека не протекают изолированно один от другого, и деятельность ЦНС нельзя понимать как сумму рефлексов. Уже при рассмотрении законов движения нервных процессов можно было убедиться, что рефлекторные дуги увязаны между собой в работе. Аналогичная увязка рефлекторных дуг осуществляется при более сложных рефлексах спинного мозга, например, при рефлексе потирания, почесывания и др. Все это указывает на наличие координации рефлексов, на их взаимную увязку в целостную реакцию нервной системы на раздражения внешней и внутренней среды. Координация осуществляется и на уровне спинного мозга (по словам Джексона, спинной мозг "думает" не рефлекторными дугами, а цельными рабочими актами - сгибанием, почесыванием, локомоцией и т.п.). Она же является настоящей необходимостью, когда рефлекторная деятельность сильно усложняется включением в нее вышележащих отделов мозга, когда все отделы НС работают как единое целое.
- Эксперименты на животных с перерезкой всех чувствительных нервов (деафферентацией) показали, что в осуществлении рефлекторных реакций и их координации огромное значение принадлежит т.н. обратной связи, которая осуществляется в результате раздражения проприорецепторов, осморецепторов и др. Импульсы, текущие от них в центры, сигнализируют о степени выполнения действия, могут усилить или затормозить осуществляемый рефлекс.
- Обратные связи могут быть положительными и отрицательными. Положительные обратные связи имеются в тех случаях, когда импульсы с периферии, возникающие в результате какой-либо рефлекторной реакции, ее усиливают. Отрицательные обратные связи - когда эти импульсы угнетают рефлекторную реакцию. Чаще всего отрицательные и положительные обратные связи сосуществуют. Например, вторичные афферентные импульсы, возникающие при осуществлении сокращения скелетной мускулатуры, вызывают или усиливают возбуждение одних центров, и тормозят другие. Благодаря существованию обратной связи между нервными центрами и рабочими органами интенсивность возбуждения и торможения в нервном центре и последовательность включения различных его элементов становятся строго согласованными с рабочими эффектами.
- Особенно важную роль вторичные афферентные импульсы играют в поддержании постоянного уровня АД, регуляции вдоха и выдоха, постоянства осмотического давления, т.е. в деятельности любой функциональной системы.

- **4. Принцип общего поля.** В осуществлении координации рефлекторной деятельности проявляется т. н. принцип общего поля, исходящий из анатомических отношений в НС. Он был открыт в 1904 г. Шеррингтоном.
- В объяснении того, как обеспечивается координирование рефлексов в пределах ЦНС, Шеррингтон исходил из факта, что число афферентных нейронов преобладает над эфферентными. Если иметь в виду только чувствующие нейроны, несущие импульсы к спинному мозгу, то их количество примерно в 5 раз превышает число мотонейронов. Если же учесть количество вставочных нейронов, которые по существу тоже относятся к воспринимающим раздражение нейронам НС, то количество воспринимающих и анализирующих раздражение внешней среды нервных клеток колоссально возрастает по сравнению с числом нейронов-исполнителей - мотонейронов, сосудодвигательных, секреторных, трофических и т.д..
- С этих позиций ЦНС можно представить себе в качестве "воронки", с весьма широким входным отверстием, куда поступают раздражения с различных рецепторов, и весьма узким выходным отверстием - узким пучком эфферентных нейронов, через которые возбуждение покидает НС. В эту воронку одновременно вступают импульсы, возникающие при раздражении многих рецепторов. Все они "претендуют" на то, чтобы вызвать возбуждение одной и той же группы мотонейронов, использовать их для осуществления рефлекторного акта, соответствующего раздражению разных рецепторов (холодовых, так-тильных, болевых и т.д.). Данная группа мотонейронов одновременно не может подчиняться всем тем влияниям, которые на нее воздействуют, которые к ней адресованы. В каждый данный момент рабочее значение приобретают только определенные импульсы. Импульсы со всех остальных рецепторов тормозятся в ЦНС, чем и обуславливается использование общего пути только для определенных влияний. Торможение происходит на стыке двух нейронов перед третьим, составляющим для данных нейронов общий путь. Считается, что актуальным становится самый сильный раздражитель.
- Таким образом, НС имеет такое строение, что по необходимости волны возбуждения сталкиваются между собой и к исполнительным механизмам может быть проведен только результат столкновения разнообразных импульсов возбуждения. Принцип общего поля обеспечивает использование одних и тех же исполнительных механизмов - мотонейронов с их рабочей периферией - в самых разнообразных направлениях, для разных целей. Например, передние конечности животных могут быть использованы и для защитных реакций, и для почесывания, плавания, и т.п.. Человек же, помимо этого, использует верхние конечности для письма, жестикуляции, рисования, игры на музыкальных инструментах и т.д. Координация в соответствии с принципом общего поля происходит на любых

- Принцип доминанты. Однако, анатомический принцип Шеррингтона недостаточен для того, чтобы понять, почему на одних путях возникает торможение, и почему возбуждение свободно проходит на других путях - тех, которые составляют рефлекторную дугу для рефлекторного акта, осуществляющегося в данный отрезок времени. На этот вопрос отвечает физиологический принцип координации, открытый А.А.Ухтомским - принцип доминанты. Этот принцип исходит из учета состояния нервных центров, их возбудимости, физиологической лабильности и занятости или покоя в момент прихода к нему разных импульсов. В результате предшествующих событий, происходящих в ЦС (работы, подпороговых раздражений, действия гуморальных агентов и т.п.) повышается возбудимость определенных нервных центров. Поэтому импульсы, адресованные в эти, более других подготовленные к реакции нервные центры, получают предпочтение перед другими и свободно проходят к месту назначения. Остальные же импульсы, не имеющие таких преимуществ, тормозятся на общих путях. Очаг, более других подготовленный к реакции, получает значение господствующего очага, доминирующего над всеми остальными центрами ЦС.
- По А.А.Ухтомскому, для доминантного очага характерны следующие черты:
 - 1) повышенная возбудимость и лабильность;
 - 2) способность к суммированию возбуждений;
 - 3) стойкость возбуждения в доминантном очаге;
 - 4) способность подкреплять в себе возбуждение за счет импульсов, приходящих в другие центры;
 - 5) способность тормозить при этом другие центры.
- Примером может служить обнимательный рефлекс у весенних лягушек-самцов. За счет сокращения сгибателей передних конечностей самец крепко обхватывает самку, удерживая ее в таком положении в течение всего периода метания икры, который может продолжаться до 10 дней. Доминантный очаг этот тормозит все другие центры, поэтому нанесение раздражения на кожу нижних конечностей самца не вызывает отдергивания лапки, а усиливает сгибание передних лап.
- В естественных условиях существования животных и человека доминанта охватывает большие системы рефлексов - так возникает пищевая, половая, оборонительная, гестационная и прочие доминанты. Доминирует всегда определенная функциональная система с важным, наиболее биологически значимым в данный момент приспособительным результатом.
- **6. Принцип субординации нервных центров.** В нервной системе выше расположенный центр всегда контролирует и в случае необходимости тормозит деятельность нижележащего.