

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО
ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ИВАНОВСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ АКАДЕМИЯ»
ФЕДЕРАЛЬНОГО АГЕНТСТВА ПО ЗДРАВООХРАНЕНИЮ
И СОЦИАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ

Кафедра нормальной физиологии

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ В ВОПРОСАХ И ОТВЕТАХ

СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебно-методические разработки
для иностранных студентов

Иваново 2007

Составители: А.Н.Булыгин
И.Г.Колодина
С.Б.Назаров

Научный редактор – зав. кафедрой нормальной физиологии, физики, математики и информатики ГОУ ВПО ИвГМА Росздрава, доктор медицинских наук, профессор **С.Б.Назаров**

Это третий выпуск учебно-методических разработок, составленных сотрудниками кафедры для иностранных студентов 2 курса, изучающих курс нормальной физиологии. Круг рассматриваемых вопросов полностью соответствует учебной программе по нормальной физиологии для студентов высших медицинских учебных заведений (Москва, 1996). В данных разработках мы рассматриваем общие вопросы «Физиологии центральной нервной системы», а конкретнее принципы работы ЦНС, в понимании которых безусловно следует знать материал предыдущих выпусков – «Физиология возбудимых тканей» (2002, 2004), в частности физиологию нейрона.

Материалы разработок будут полезны в понимании функций ЦНС, а также механизмов регуляции работы различных висцеральных систем.

В ответах на вопросы использованы как основные учебные пособия для студентов, сведения из лекционного материала, так и дополнительная литература последних лет, недоступная широкому кругу студентов.

Рецензент:
заведующий кафедрой гистологии ИвГМА,
профессор

Ю.В.Погорелов

Свойства нервных центров

1. Что называется центральной нервной системой?

Это часть нервной системы, включающая головной и спинной мозг. Другая ее часть носит название – *периферическая нервная система*, то есть афферентные и эфферентные нервные волокна, а также нервные ганглии (спинальные, вегетативные).

2. Какую функцию выполняет центральная нервная система в организме человека?

Центральная нервная система (ЦНС) выполняет в организме *интегративную* функцию, то есть объединяет различные ткани, органы и физиологические системы для обеспечения нормальной работы организма как в условиях покоя, так и при воздействии на него различных раздражителей.

Таким образом, ЦНС обеспечивает как *гомеостатическую*, так и *адаптивную регуляцию* физиологических процессов.

Интегративная деятельность ЦНС может быть условно разделена на высшую и низшую:

- *высшая нервная деятельность (ВНД)* – это деятельность коры больших полушарий и ближайших подкорковых структур, которая направлена на обеспечение взаимосвязи организма с внешней средой;

- *низшая нервная деятельность* – это деятельность низших отделов ЦНС, направленная на реализацию безусловных рефлексов, обеспечивающих взаимосвязь отдельных частей организма.

Интегративная деятельность центральной нервной системы проявляется в реализации следующих ее функций: *рефлекторной, проводниковой, эндокринной и трофической*.

Более подробный анализ этих функций будет проведен в одном из последующих выпусков учебно-методических разработок, посвященных разделу «Физиология ЦНС».

3. Какие отделы выделяют в ЦНС?

В ЦНС выделяют два отдела: *соматический* и *вегетативный*, которые имеют самостоятельные задачи, но при этом обязательно взаимодействуют друг с другом.

В основе работы ЦНС лежит рефлекторный принцип. То есть основной механизм в работе ЦНС – это *рефлекс*, ответная реакция целостного организма на действие раздражителей, поступающих из внешней или внутренней среды, реализуемая посредством нервной системы. В рефлекторной дуге каждого рефлекса различают несколько звеньев, среди которых особое место занимает *центральное звено*. При реализации классических рефлексов, замыкающихся в центральной нервной системе, таким звеном является *нервный центр*.

4. Что называется нервным центром?

Нервный центр – это понятие физиологическое, и его следует отличать от анатомического понятия «ядро»:

- **ядро** – это скопление тел нейронов в различных отделах головного или спинного мозга, имеющее четкую топическую локализацию;
- **нервный центр** – это совокупность нейронов, обеспечивающих регуляцию какого-либо конкретного физиологического процесса или функции. В отношении к нервному центру различают два понятия: нервный центр в узком и в широком смысле.

Нервный центр в узком смысле – это совокупность нейронов, без которых данная конкретная функция *не может регулироваться*. Например, без нейронов дыхательного центра продолговатого мозга дыхание прекращается!

Нервный центр в широком смысле – это совокупность нейронов, которые *участвуют* в регуляции конкретной физиологической функции, *но не являются строго обязательными для ее осуществления!* Например, в регуляции дыхания кроме нейронов продолговатого мозга участвуют нейроны пневмотаксического центра варолиева моста, отдельные ядра гипоталамуса, кора больших полушарий и другие образования головного мозга.

Ясно, что первое понятие нервного центра ближе к анатомическому понятию «ядро», а второе понятие чисто физиологическое, так как включает нейроны нескольких ядер, взаимодействующие друг с другом.

Понятие «нервный центр» применяется как для соматического, так и для вегетативного отделов ЦНС.

5. Какова нейронная организация нервного центра?

Все нейроны нервного центра можно условно разделить на две неравные по количеству и качеству группы.

Первая группа – **нейроны центральной зоны**. Это наиболее возбудимые нейроны, которые возбуждаются в ответ на поступление порогового (для нервного центра) сигнала. Таких нейронов около 15-20%, и они не обязательно располагаются в середине нервного центра, как это изображено на рис.1. Особенностью их является то, что они имеют на своем теле больше синаптических терминалей от сенсорных или вставочных нейронов.

Вторая группа – **нейроны подпороговой каймы**. Это менее возбудимые нейроны, которые не возбуждаются в ответ на поступление пороговых импульсов, но при действии более сильных раздражителей они возбуждаются и включаются в работу нервного центра, обеспечивая ее усиление. Таких нейронов большинство (около 80-85%), и они не обязательно располагаются на периферии нервного центра, но все имеют значительно меньше синаптических терминалей от сенсорных или вставочных нейронов по сравнению с нейронами центральной зоны.

На рис. 1 нейроны центральной зоны условно поставлены в центр внутреннего круга (А), а нейроны подпороговой каймы – в пространство между внутренним и наружным кругами (Б). Таким образом, если к нервному центру по афферентному входу (В) придет пороговый импульс, то возбу-

дятся три нейрона центральной зоны, а на десяти нейронах подпороговой каймы потенциалы действия не возникнут, но появится местная деполяризация – возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП).

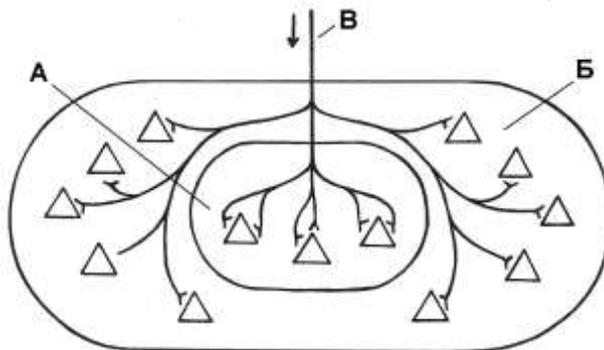


Рис. 1. Нейронная организация нервного центра

А – центральная зона; Б – зона подпороговой каймы; В – один из входов в нервный центр

6. Какое значение имеет нейронная организация нервного центра?

От структуры нервного центра зависят его свойства, а они, в свою очередь, влияют на процесс проведения возбуждения через нервный центр, на его скорость и степень выраженности.

От свойств нервных центров во многом зависит процесс распространения возбуждения по центральной нервной системе, что имеет важное значение в интегративной деятельности организма.

7. Чем обусловлены свойства нервных центров?

Они обусловлены описанной выше нейронной организацией нервного центра, а также *химическим способом передачи возбуждения в синапсах*. При электрическом способе передачи возбуждения нервные центры не имели бы подобных свойств.

8. Каковы свойства нервных центров?

В учебных пособиях разные авторы выделяют разный «набор» этих свойств. Часть из них характерна не только для нервного центра, но и для совокупности нервных центров, то есть фактически являются принципами (правилами) координации работы нервных центров. Исходя из учебных целей удобно, в достаточной степени условно, разделять **свойства нервных центров** и **принципы координации рефлекторной деятельности ЦНС**.

Свойствами нервных центров мы будем считать следующие:

- одностороннее проведение возбуждения;
- задержка проведения возбуждения;
- суммация;
- облегчение;
- окклюзия;
- мультипликация;
- трансформация;

- последствие;
- посттетаническая потенциация;
- утомление;
- тонус;
- высокая чувствительность к изменению состояния внутренней среды организма;
- пластичность.

9. Как понимать свойство «одностороннее проведение возбуждения»?

Это свойство прямо связано со структурно-функциональными особенностями синапса. В синапсе медиатор выделяется из пресинаптического аппарата и поступает на постсинаптическую мембрану, на которой находятся белки-рецепторы, чувствительные к этому медиатору (они закрывают различные ионные каналы на постсинаптической мембране). Следовательно, возбуждение через синапс, а значит, и через нервный центр проходит только в одну сторону.

10. Объясните свойство «задержка проведения возбуждения»?

Это свойство также связано с химическим способом передачи возбуждения в синапсах. В отличие от электрического, при этом способе на передачу возбуждения в синапсе, а значит, и в нервном центре затрачивается больше времени (выделение медиатора из пресинаптического аппарата, поступление его на постсинаптическую мембрану, контакт с белками-рецепторами и т.д.), чем на проведение возбуждения по нервному волокну. Это впервые показал русский физиолог А.Ф.Самойлов (1924) в опытах на нервно-мышечном препарате лягушки, измеряя скорость проведения возбуждения по нервному волокну и через синапс. Он определил, что скорость проведения возбуждения по нервному волокну в 1,5 раза больше, чем через синапс. На основании этого факта ученый высказал предположение, что в основе проведения возбуждения по нервному волокну лежат физические процессы, а в основе синаптического способа передачи – химические.

На сегодняшний день известно, что время проведения возбуждения («синаптическая задержка») через синапсы соматической нервной системы составляет 0,5-1 мс, а через синапсы вегетативной нервной системы – до 10 мс.

11. Как понимать свойство «суммация»?

Суммация – это возникновение возбуждения в нервном центре при поступлении к нему нескольких допороговых импульсов, каждый из которых в отдельности не может вызвать возбуждения (рис. 2). Фактически этот процесс происходит на нейронах подпороговой каймы (см. вопрос 5).

Различают два вида суммации:

- **пространственную;**
- **временную.**

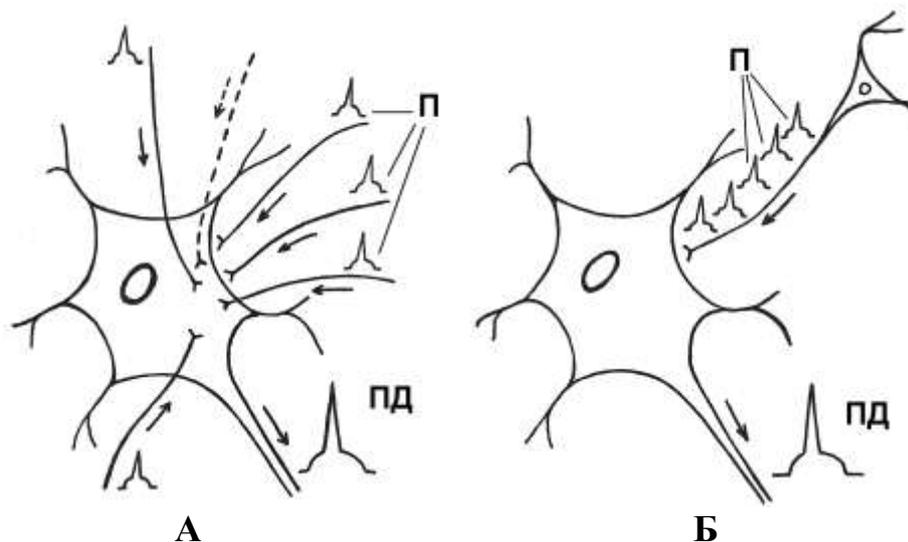


Рис. 2. Пространственная (А) и временная (Б) суммация
 П – потенциалы действия, являющиеся подпороговыми по отношению к нейрону;
 ПД – потенциал действия, формирующийся на нейроне за счет суммации; другие разъяснения см. в тексте

Пространственная суммация возникает в том случае, когда к нервному центру (к его нейронам) приходят *одновременно* несколько допороговых импульсов. Рассмотрим это на примере только одного нейрона нервного центра (рис. 2А). На рисунке видно, что к нейрону подпороговой каймы, имеющему пороговый потенциал 30 мВ, одновременно по пяти различным афферентным входам (их аксоны обозначены сплошной линией) приходят пять импульсов, каждый из которых деполяризует мембрану нейрона на 5 мВ (то есть возникают пять отдельных ВПСП). В этом случае возбуждение нейрона не наступает, так как суммарная деполяризация мембраны нейрона составляет лишь 25 мВ (суммированный ВПСП мал для достижения КУД). Но если к нейрону придет еще один подобный импульс по шестому входу (его аксон обозначен пунктирной линией), то суммированный ВПСП будет достаточен по величине и мембрана нейрона в зоне аксонного холмика деполяризуется до критического уровня, в результате чего нейрон из состояния покоя перейдет в состояние возбуждения. *То есть на постсинаптической мембране происходит суммация ВПСП в пространстве.*

Временная суммация (ее еще называют последовательной) возникает в том случае, когда к нервному центру (к его нейронам) по одному афферентному входу приходит не один, а серия импульсов с очень небольшими по времени межимпульсными промежутками (рис. 2Б). Есть два объяснения механизма временной суммации:

1) интервалы между отдельными импульсами (в серии импульсов) настолько малы, что за это время медиатор, выделившийся в синаптическую щель, не успевает полностью разрушиться и вернуться в пресинаптический аппарат. В этом случае возникает постепенное **накопление медиатора** до критического объема, необходимого для возникновения достаточного по амплитуде ВПСП, а значит, и для возникновения возбуждения;

2) интервалы между отдельными импульсами (в серии импульсов) настолько малы, что возникший за это время на постсинаптической мембране ВПСП не успевает исчезнуть и усиливается за счет новой порции медиатора, а значит, суммируется. *То есть на постсинаптической мембране происходит суммация ВПСП во времени.*

12. В чем заключается свойство «облегчение»?

Облегчение – это увеличение количества возбужденных нейронов в нервном центре (по сравнению с ожидаемым) *при одновременном* поступлении к нему возбуждения не по одному, а по двум или более афферентным входам (рис. 3).

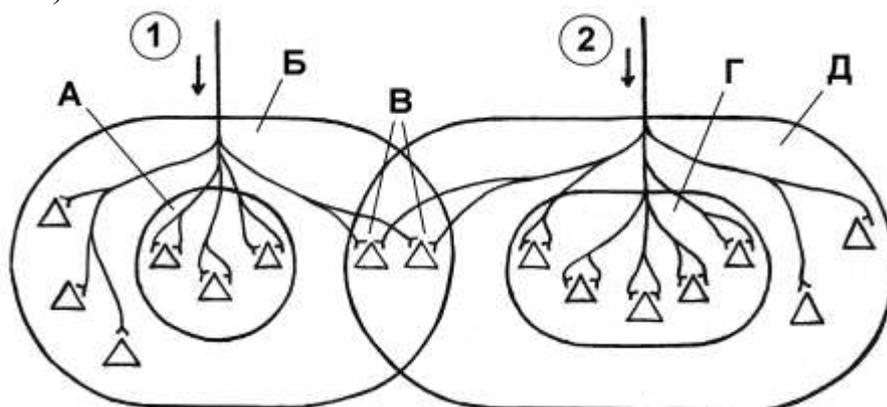


Рис. 3. Облегчение в нервном центре

А, Г – нейроны центральной зоны; Б, Д – нейроны подпороговой каймы; В – нейроны подпороговой каймы, являющиеся общими для первого (1) и второго (2) афферентных входов

На рис. 3 рассмотрен случай, когда при отдельном раздражении первого афферентного входа возбуждается только три нейрона центральной зоны (А), а на пяти нейронах подпороговой каймы (Б) возникают ВПСП. Если раздражать отдельно только второй афферентный вход, то возбуждены будут пять нейронов (Г), а четыре нейрона подпороговой каймы (Д) не возбудятся. Раздражая и первый, и второй афферентные входы *одновременно* (!), мы ожидаем вовлечения в процесс возбуждения восьми нейронов. И они, естественно, будут возбуждаться, но кроме них (сверх ожидания!) могут возбуждаться еще некоторые нейроны подпороговой каймы. Это произойдет потому, что один или несколько нейронов подпороговой каймы являются *общими* как для первого, так и для второго афферентных входов (в нашем случае это два нейрона, обозначенные буквой В), и при одновременном поступлении возбуждения к этим нейронам они возбуждятся за счет возникновения *пространственной суммации*.

13. Что такое окклюзия?

Окклюзия – это уменьшение количества возбужденных нейронов в нервном центре (по сравнению с ожидаемым) при одновременном поступле-

нии к нему возбуждения не по одному, а по двум или более афферентным входам (рис. 4).

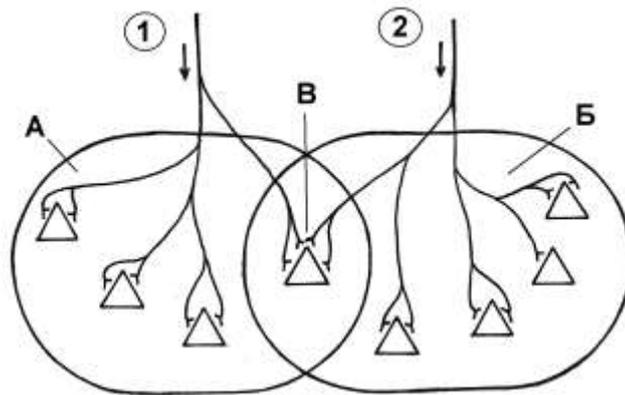


Рис. 4. Окклюзия в нервном центре

А, Б – нейроны центральной зоны первого (1) и второго (2) афферентных входов; В – нейрон центральной зоны, являющийся общим для первого и второго афферентных входов

На рис. 4 видно, что при поступлении возбуждения только по первому афферентному входу возбуждаются четыре нейрона, а при раздражении только второго афферентного входа – пять нейронов, так как и в том, и другом случае они относятся к центральным зонам. Понятно, что при одновременном поступлении возбуждения по первому и второму входам мы ожидаем увидеть девять возбужденных нейронов, но на самом деле таких нейронов будет только восемь. Это произойдет потому, что нейрон, обозначенный буквой В, является общим для обоих входов и по закону «все или ничего» будет возбуждаться в любом случае независимо от того, сколько пороговых импульсов к нему придет одновременно.

14. Объясните свойство мультипликации возбуждения?

Для понимания сущности этого и ряда последующих свойств (трансформация, последствие, посттетаническая потенция) представим обычную рефлекторную дугу следующим образом (рис. 5):

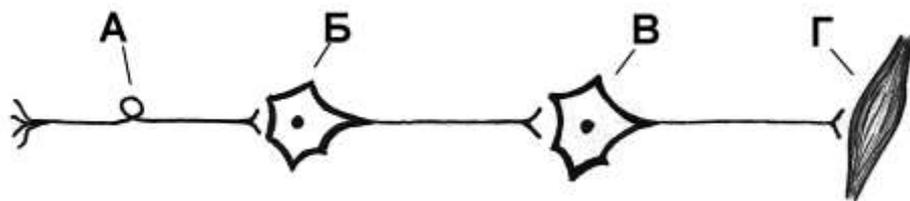


Рис. 5. Схема рефлекторной дуги

А – афферентный нейрон; Б – вставочный нейрон; В – моторный нейрон; Г – рабочий орган

Мультипликация заключается в том, что по разветвлениям аксона вставочного нейрона возбуждение поступает одновременно не на один, а на несколько моторных нейронов (рис. 6). В связи с этим эффект на рабочем органе усиливается в несколько раз, или в работу вовлекаются не одна, а не-

сколько рабочих структур. Это свойство особенно ярко проявляется в ганглиях автономной (вегетативной) нервной системы.

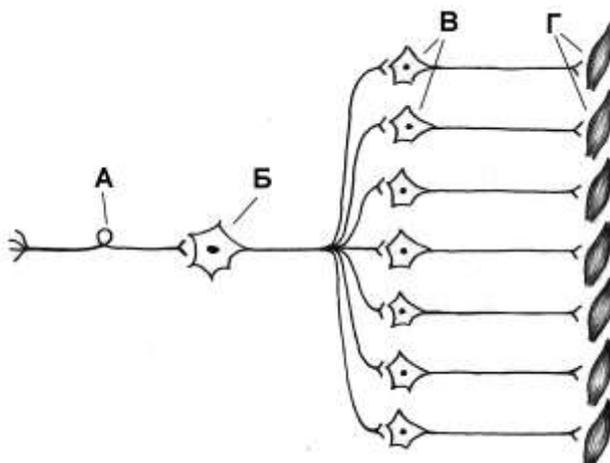


Рис. 6. Мультипликация в нервном центре

А – афферентный нейрон; Б – вставочный нейрон с коллатеральями; В – моторные нейроны; Г – рабочие органы

15. Что такое трансформация ритма возбуждения?

Трансформация ритма возбуждения – это изменение частоты импульсов на выходе из нервного центра по сравнению с частотой импульсов на входе в нервный центр.

Частота импульсов на выходе из нервного центра может быть значительно меньше, чем на входе. Говоря техническим языком, это **«понижающая трансформация»**. Подобное явление мы уже рассматривали выше (см. вопрос 11 – **«временная суммация»**).

Частота импульсов на выходе из нервного центра может быть значительно выше, чем на входе (**«повышающая трансформация»**). Это связано с особенностями взаимосвязи вставочных нейронов:

а) наличием **дублирующих цепей вставочных нейронов**, связывающих сенсорные и моторные нейроны;

б) **разным** количеством синапсов в каждой из этих цепей.

Например, на рис.7 представлены два варианта трансформации, которые, на первый взгляд, не отличаются друг от друга, так как в том и в другом случае показаны две дополнительные цепи вставочных нейронов (кроме прямого пути), с помощью которых возбуждение может передаваться по цепи нейронов А→Б→В. Рассмотрим подробнее эти схемы.

Вариант 1. Верхняя цепь состоит из двух дополнительных вставочных нейронов, а значит, по сравнению с прямым путем передачи возбуждения с нейрона Б на нейрон В, имеет два дополнительных синапса. Поэтому возбуждение, проходя по верхней цепи, задержится на 2 мс (время синаптической задержки в одном синапсе составляет ~1 мс) и придет на нейрон В после того, как пройдет возбуждение по прямому пути. В нижней цепи три дополнительных вставочных нейрона (то есть три дополнительных синапса), значит, возбуждение будет доходить до нейрона В еще дольше, чем по верхней

цепи (задержка составит 3 мс). Следовательно, по нижней цепи возбуждение на нейрон В придет после того, как пройдет возбуждение по верхней цепи. В результате на один импульс, пришедший по сенсорному нейрону А, на моторном нейроне В возникнет три потенциала действия (трансформация 1:3).

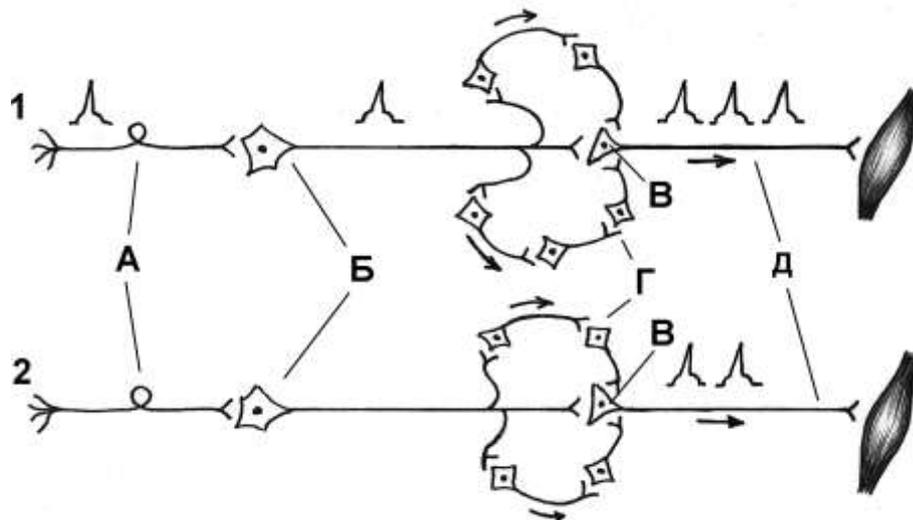


Рис. 7. Трансформация ритма в нервном центре

1 – трансформация возбуждения 1:3; **2** – трансформация возбуждения 1:2; А – сенсорный нейрон; Б – вставочный нейрон (прямой путь к моторному нейрону); В - моторный нейрон; Г – цепи дополнительных вставочных нейронов с разным количеством синапсов; Д – аксон моторного нейрона

Вариант 2. В этом случае и верхняя и нижняя цепи вставочных нейронов состоят из двух дополнительных нейронов. Возбуждение по обеим цепям придет к нейрону В одновременно в виде одного потенциала действия, который появится на нейроне В только после прохождения возбуждения к нему от нейрона Б по прямому пути. В этом варианте мы тоже получим трансформацию ритма, но уже в соотношении 1:2.

16. Как понимать свойство «последействие»?

Это продолжение возбуждения моторного нейрона в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя.

Существуют разные объяснения механизма последействия. Мы предлагаем вашему вниманию наиболее распространенное и понятное из них. Сущность этого механизма заключается в том, что по разветвлениям аксона вставочного нейрона возбуждение распространяется на соседние вставочные нейроны и по ним возвращается на первоначальный вставочный нейрон. Возбуждение как бы «запирается» в нейронной ловушке, описанной впервые итальянским физиологом Лоренте-де-Но (1938), и циркулирует в ней достаточно долго (рис. 8). Наличием таких нейронных ловушек объясняют, в частности, механизм кратковременной памяти.

Другими причинами последействия могут быть:

а) возникновение высокоамплитудного ВПСП, в результате которого возникает не один, а несколько потенциалов действия, то есть ответ длится большее время;

б) длительная следовая деполяризация постсинаптической мембраны, в результате чего возникают несколько потенциалов действия, вместо одного.

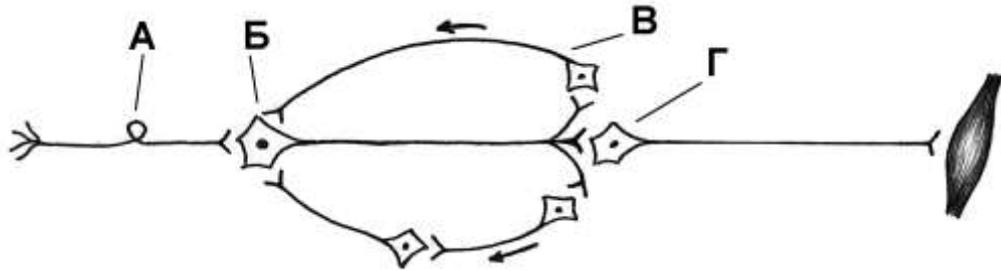


Рис. 8. Последствие в нервном центре. Нейронная ловушка Лоренте-де-Но
 А – сенсорный нейрон; Б – вставочный нейрон (прямой путь к моторному нейрону); В – дополнительный вставочный нейрон; Г – моторный нейрон

17. Что такое «посттетаническая потенция»?

Посттетаническая потенция (иногда это свойство называют *синаптическим облегчением*) проявляется в следующем эксперименте. Если в качестве контроля вызвать одиночное раздражение афферентного нерва тестирующим раздражителем (рис. 9А), то на моторном нейроне мы получим ВПСП вполне определенной амплитуды (в нашем случае 5 мВ). Если после этого тот же афферентный нерв раздражать некоторое время серией частых импульсов (рис. 9Б), а потом вновь подействовать тестирующим раздражителем (рис. 9В), то величина ВПСП будет больше (в нашем случае 10 мВ). Причем она будет тем больше, чем более частыми импульсами мы раздражали афферентный нерв. Подобный эффект может длиться от нескольких минут до нескольких часов. Объясняется он тем, что при частом раздражении афферентного волокна в его пресинаптической терминали накапливаются ионы кальция, а значит, улучшается выделение медиатора. Кроме того, показано, что частое раздражение нерва приводит к усилению синтеза медиатора, мобилизации пузырьков медиатора, к усилению синтеза белков-рецепторов на постсинаптической мембране.

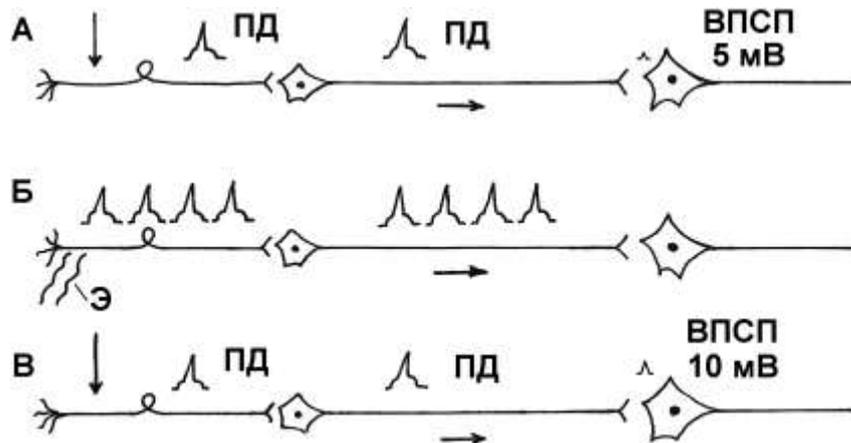


Рис. 9. Посттетаническая потенция
 А – контрольный опыт (стрелкой обозначен тестирующий стимул); Б – ритмическое раздражение афферентного нерва с помощью электростимулятора (Э – электроды); В – повторное тестирование

В последние годы изучению этого свойства уделяется значительное место не только в нейрофизиологии, но и в психофизиологии. Считается, что в процессе обучения это свойство способствует улучшению процессов переработки информации в нервных центрах.

18. Объясните свойство «утомление нервного центра»?

Утомление нервного центра (*посттетаническая депрессия, синаптическая депрессия*) – это уменьшение или прекращение импульсной активности нервного центра в результате длительной стимуляции его афферентными импульсами (или произвольного вовлечения его в процесс возбуждения посредством импульсов, идущих из коры больших полушарий). Причинами утомления нервного центра могут быть:

- истощение запасов медиатора в афферентном или вставочном нейроне;
- снижение возбудимости постсинаптической мембраны (то есть мембраны моторного или вставочного нейрона) из-за накопления, например, продуктов метаболизма.

19. Что такое тонус нервного центра?

Тонус нервного центра – это длительное, умеренное возбуждение нервного центра без видимого утомления. Причинами тонуса могут быть:

- потоки афферентных импульсов, постоянно поступающие с неадаптирующихся рецепторов;
- гуморальные факторы, постоянно присутствующие в плазме крови;
- спонтанная биоэлектрическая активность нейронов (автоматия);
- циркуляция (реверберация) импульсов в ЦНС (см. вопрос 16 – «последствие»).

20. В чем заключается свойство «высокая чувствительность к изменениям внутренней среды»?

Нервный центр состоит из нейронов, а они очень чувствительны к изменению состава внутренней среды организма, что и отражается на свойствах нервных центров. Наиболее важными факторами, влияющими на работу нервных центров, являются:

- гипоксия;
- недостаток питательных веществ (например, глюкозы);
- изменение температуры;
- воздействие продуктов метаболизма;
- воздействие различных токсических и фармакологических препаратов.

Следует отметить, что разные нервные центры имеют неодинаковую чувствительность к воздействию названных факторов. Так, нейроны коры больших полушарий наиболее чувствительны к гипоксии, недостатку глюкозы, продуктам метаболизма; клетки гипоталамуса – к изменению температуры, содержанию глюкозы, аминокислот, жирных кислот и др.; различные

участки ретикулярной формации выключаются разными фармакологическими препаратами, различные нервные центры избирательно активируются или тормозятся разными медиаторами. Подобные примеры можно приводить бесконечно, и в последующих курсах фармакологии, патофизиологии, анестезиологии и других клинических дисциплинах вы найдете на этот счет соответствующую информацию.

21. В чем заключается свойство «пластичность»?

Пластичность нервного центра означает его способность изменять при определенных обстоятельствах свои функциональные свойства. В основе этого явления лежит поливалентность нейронов нервных центров. Особенно ярко проявляется это свойство при всевозможных повреждениях ЦНС, когда организм компенсирует утраченные функции за счет сохранившихся нервных центров. Особенно хорошо свойство пластичности выражено в коре больших полушарий. Например, центральные параличи, связанные с патологией двигательных центров коры, иногда полностью компенсируются, и ранее утраченные двигательные функции восстанавливаются.

Мы рассмотрели все свойства нервных центров. Вместе с тем процесс распространения возбуждения по ЦНС зависит не только от этих свойств, но и от взаимодействия различных центров в процессе реализации как любого рефлекторного акта, так и целенаправленного поведения. Правила этого взаимодействия называются *принципами координации рефлекторной деятельности*.

22. Каковы принципы координации рефлекторной деятельности?

К принципам координации рефлекторной деятельности мы будем относить следующие:

- торможение;
- субординация;
- дивергенция;
- конвергенция;
- иррадиация возбуждения;
- концентрация возбуждения;
- реципрокная иннервация;
- общий конечный путь;
- индукция.

23. В чем заключается принцип «торможение»?

Торможение – это активный физиологический процесс, который обеспечивается работой нейронов и заключается в *подавлении* или *предотвращении* процесса возбуждения. ***Торможение всегда возникает как следствие процесса возбуждения.***

Впервые процесс торможения был продемонстрирован немецкими учеными – братьями Веберами (1845), наблюдавшими резкое замедление работы

сердца после раздражения блуждающего нерва. Торможение в ЦНС было открыто русским физиологом И.М.Сеченовым (1863), который увидел резкое увеличение времени рефлекторных реакций после раздражения определенных структур головного мозга. В практикумах по нормальной физиологии этот опыт описан как наблюдение «центрального торможения» или «Сеченовского торможения».

Торможение – один из наиболее важных принципов координации рефлекторной деятельности, так как в его отсутствие работа ЦНС, а значит, и всего организма потеряла бы целесообразность. Торможение по-разному проявляется в различных структурах ЦНС, и поэтому выделяют различные его виды.

24. Как классифицируют различные виды торможения?

Торможение всегда связано с взаимодействием нейронов.

В зависимости от участия или неучастия *специальных тормозных нейронов* выделяют:

- первичное – реализуется с помощью тормозных нейронов;
- вторичное – реализуется с помощью возбуждающих нейронов.

В зависимости от *локализации процесса* торможение может быть:

- постсинаптическое;
- пресинаптическое.

В зависимости от *направления распространения процесса торможения* выделяют (рис. 10):

- прямое – торможение поступательно распространяется на последующую структуру (рис.10А);

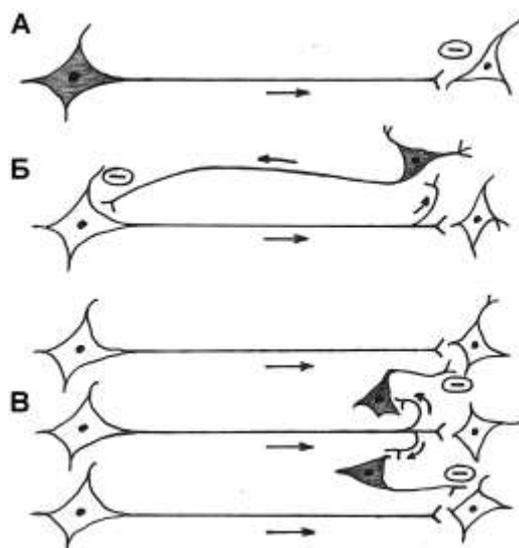


Рис. 10. Различные виды торможения (в зависимости от направления его распространения)

А – прямое; Б – возвратное; В – латеральное; тормозные нейроны обозначены темным цветом; знаком «-» показано тормозное влияние

- возвратное – с помощью тормозного нейрона торможение «возвращается» на нейрон, вызвавший распространение процесса возбуждения (рис.10Б); имеет большое значение в ограничении процесса возбуждения в различных нервных центрах, препятствует его иррадиации;
- латеральное – оно ограничивает распространение возбуждения в разные стороны от главного направления распространяющегося процесса возбуждения, то есть создает зону торможения вокруг возбуждения (рис.10В); это торможение играет важную роль в работе анализаторов, ограничивает процесс иррадиации возбуждения и др.;
- реципрокное – это торможение мы рассмотрим в ответе на вопрос 28.

25. В чем заключается сущность постсинаптического торможения?

Постсинаптическое торможение развивается в результате того, что постсинаптическая мембрана некоторых нейронов теряет свою возбудимость и в связи с этим не может реагировать возбуждением на поступающие к ней импульсы (рис. 11). Эти нейроны выключаются из работы, и, тем самым, подавляется или предотвращается распространение возбуждения в центральной нервной системе. Известно два механизма подобного торможения.

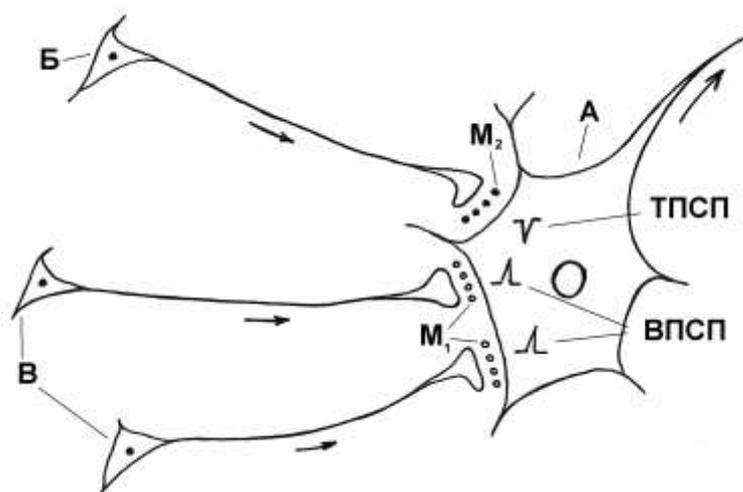


Рис. 11. Постсинаптическое торможение (первичное)

А – основной нейрон, на поверхностной мембране которого развиваются процессы деполяризации и гиперполяризации; Б – тормозной нейрон; В – возбуждающие нейроны; М₁ – возбуждающий медиатор (обозначен светлыми кружочками); М₂ – тормозной медиатор (обозначен темными кружочками)

Первый механизм. В основе его лежит *первичное торможение*. Среди множества нейронов в ЦНС есть тормозные нейроны. При их возбуждении из пресинаптических терминалей аксонов выделяется медиатор, который не деполяризует, а *гиперполяризует* постсинаптическую мембрану (возникает ТПСП). Такими медиаторами могут быть β-глицин, α-аланин, таурин, ГАМК (гамма-аминомасляная кислота), АХ, дофамин и др. Эти тормозные медиаторы вступают в контакт с теми белками-рецепторами, которые закрывают на

постсинаптической мембране калиевые или хлорные каналы. В результате такого контакта эти каналы открываются и ионы K^+ или Cl^- переходят через мембрану по градиенту концентрации. При этом калий движется по направлению из клетки, а хлор, наоборот, в клетку. Перемещение этих ионов вызывает гиперполяризацию постсинаптической мембраны, а значит, снижение ее возбудимости. Такая мембрана теряет возможность реагировать на импульсы, поступающие по возбуждающим синапсам.

Второй механизм. В его основе лежит *вторичное торможение*. В этом случае торможение возникает при участии не тормозных, а возбуждающих нейронов. Это возможно только в том случае, когда частота импульсов, проходящих через синапс, очень высока. Механизм вторичного торможения объясняется следующим образом. На постсинаптической мембране в связи с ее длительным возбуждением развивается состояние, подобное катодической депрессии, описанной Б.Ф.Вериго (1883), то есть снижение возбудимости (увеличивается амплитуда мембранного потенциала покоя и порогового потенциала!). Вторичное торможение в учебной и научной литературе иногда называют *пессимальным*.

26. В чем сущность пресинаптического торможения?

Пресинаптическое торможение заключается в том (рис. 12), что на пресинаптической терминали А обычного возбуждающего синапса (с его помощью может переходить возбуждение от нейрона Г к нейрону В) заканчивается терминаль Б другого нейрона С, образуя на ней аксо-аксональный синапс.

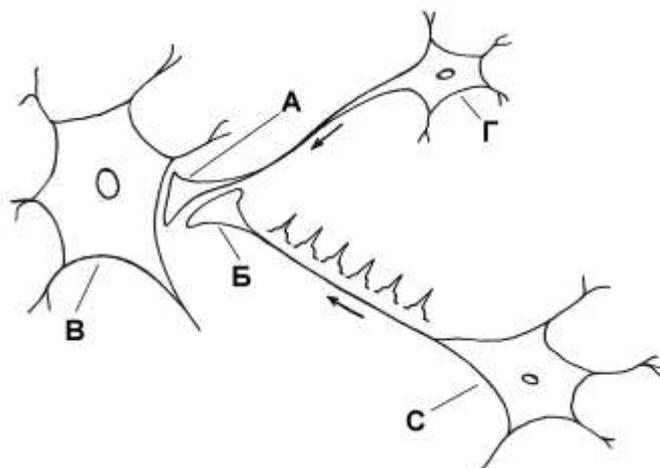


Рис. 12. Пресинаптическое торможение
Объяснения см. в тексте

Через этот синапс дополнительный нейрон С оказывает тормозное воздействие на пресинаптический аппарат основного синапса. Это проявляется в снижении возбудимости и проводимости поверхностной мембраны пресинаптического аппарата, а значит, в невозможности ее деполяризации и выделения медиатора в синаптическую щель. В результате этого не происходит передача возбуждения с нейрона Г на нейрон В. Механизм тормозного дей-

ствия нейрона С на пресинаптическую терминаль нейрона Г может быть двояким.

Чаще нейрон С является возбуждающим, но его особенностью является способность к очень высокой импульсной активности (с очень большой частотой – до 1000 импульсов в секунду). В результате на пресинаптической терминали А нейрона Г развивается пессимальное торможение (см. вопрос 25), приводящее к нарушению проведения возбуждения и прекращению выделения медиатора.

Реже нейрон С является обычным тормозным (см. «*первичное торможение*»), то есть он выделяет на терминаль А нейрона Г (по механизму постсинаптического торможения) тормозной медиатор, который гиперполяризует поверхностную мембрану и тем снижает ее возбудимость и *проводимость*, что также приводит к прекращению выделения медиатора.

27. Объясните принцип субординации?

В центральной нервной системе много различных центров, участвующих в выполнении какой-либо одной функции. При этом между различными центрами устанавливается определенная согласованность, которая координируется каким-то одним из них. Этому координирующему центру подчиняются другие. Таким образом, существует строгая иерархия между «главными» и «подчиненными» центрами. Например, при произвольном дыхании дыхательному центру продолговатого мозга подчиняются мотонейроны спинного мозга, иннервирующие дыхательные мышцы. При произвольном дыхании дыхательный центр на определенное время может подчиняться коре больших полушарий (произвольная задержка дыхания, дыхание при разговоре и др.).

28. В чем заключается смысл принципа реципрокной иннервации?

Впервые этот принцип описан в работах Н.Е.Введенского (1896). Суть его в том, что произвольные и произвольные движения могут быть реализованы только при условии согласованной работы мышц-антагонистов. Например, при сгибании конечности мышцы-сгибатели должны сокращаться, а мышцы-разгибатели расслабляться. Поэтому при поступлении возбуждения к нервному центру (с рецепторов или из высших отделов ЦНС) один и тот же поток импульсов возбуждает α -мотонейроны мышц сгибателей, но одновременно, действуя через вставочные тормозные нейроны, тормозит α -мотонейроны мышц разгибателей (рис. 13). Причем на контралатеральной конечности происходят противоположные изменения, так как тот же самый поток импульсов, переходя на противоположную сторону спинного мозга, возбуждает уже α -мотонейроны мышц-разгибателей и тормозит α -мотонейроны мышц-сгибателей. В этих межцентральных взаимоотношениях и заключается смысл принципа реципрокной иннервации.

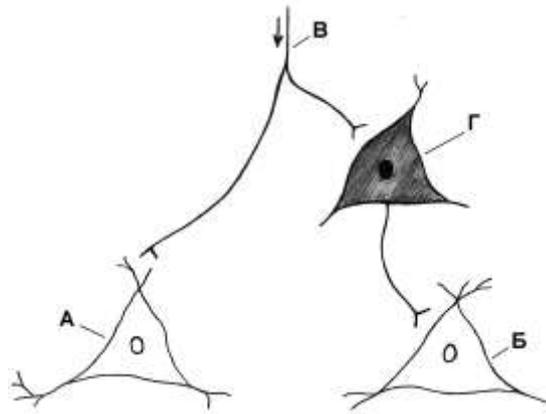


Рис. 13. Принцип реципрокной иннервации
 А – мотонейрон мышц-сгибателей; Б – мотонейрон мышц-разгибателей; В – аксон афферентного нейрона; Г – вставочный тормозной нейрон

29. В чем заключается принцип «иррадиация возбуждения»?

Центральная нервная система состоит из совокупности нейронов, связанных друг с другом благодаря множеству синаптических связей. Эти связи позволяют, вызвав возбуждение только одного нейрона (рис. 14А, Н), добиться возбуждения всей ЦНС. Однако в здоровом организме в норме этого не происходит благодаря наличию тормозных нейронов (рис. 14Б, Т₁), включенных в цепь нейронов и оказывающих тормозное влияние на соседние нейроны, ограничивая их возбуждение, а также оказывая тормозное влияние (возвратное торможение) на первоначально возбужденный нейрон (рис. 14Б, Н). Как видим, тормозные нейроны ограничивают не только распространение (иррадиацию) возбуждения, но и его интенсивность.

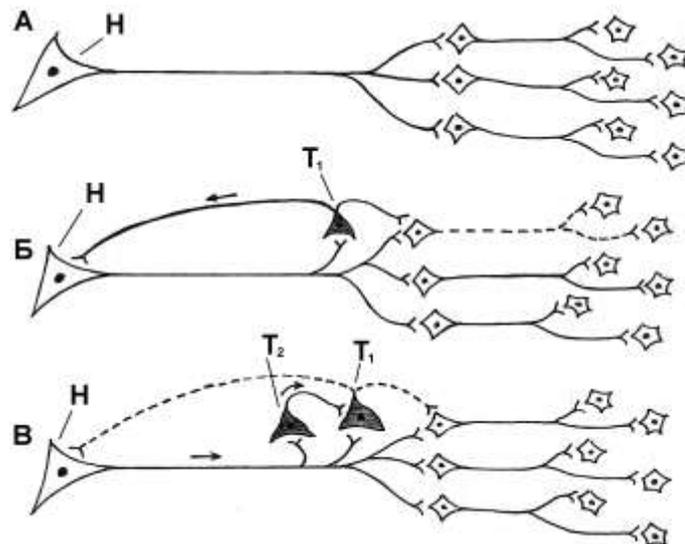


Рис. 14. Принцип иррадиации возбуждения
 Пунктирными линиями обозначены связи между нейронами, по которым не осуществляется передача возбуждения. Другие разъяснения см. в тексте

Однако при действии сильных раздражителей (рис. 14В) в процессе возбуждения участвует тем большее количество нейронов, чем больше сила действующего раздражителя. Это происходит потому, что в процесс возбуж-

дения вовлекаются менее возбудимые тормозные нейроны (T_2), которые тормозят тормозные нейроны (T_1) и тем самым «снимают» торможение с ранее заторможенных нейронов и способствуют как распространению процесса возбуждения, так и усилению его интенсивности.

Подобный механизм развития иррадиации возбуждения отмечается при отравлении стрихнином, при бешенстве и других состояниях, когда происходит выключение тормозных (T_1) нейронов.

30. Что такое концентрация возбуждения?

Концентрация возбуждения – это процесс, обратный иррадиации возбуждения. Смысл его заключается в том, что в нервном центре, ответственном за регуляцию какой-либо физиологической функции, количество активно функционирующих нейронов с течением времени уменьшается, то есть ту же самую «работу» выполняет меньшее количество нейронов. Например, при выработке условных рефлексов (см. учебник по нормальной физиологии) в начальной фазе (*генерализация условных рефлексов*) преобладают процессы иррадиации возбуждения, вовлекающие в процесс осуществления рефлекторной реакции множество нейронов. Но затем, по мере повторения условно-рефлекторной реакции, когда она становится «заученным» действием, начинают преобладать процессы концентрации возбуждения, так как условно-рефлекторная реакция уже может быть обеспечена меньшим количеством «обученных» нейронов, специализирующихся на анализе только конкретного условного раздражителя. Второстепенные нейроны постепенно выключаются из цепи условно-рефлекторной реакции в связи с возникающим дифференцировочным торможением (обеспечивает отсутствие условно-рефлекторной реакции на раздражители, похожие на условный, но отличающиеся от него по биологическому значению).

31. В чем заключается смысл принципа конвергенции?

В центральной нервной системе нейроны выполняют интегративную функцию, так как на них сходится (конвергирует) информация, поступающая с множества других нейронов. Это и есть конвергенция в широком понимании смысла этого принципа. Однако чаще под конвергенцией понимают схождение различной афферентной информации в одних и тех же нервных центрах на полимодальных или поливалентных нейронах. Это дает возможность мозгу проводить более тонкую аналитико-синтетическую деятельность по оценке действующих на организм раздражителей и выбирать наиболее оптимальный вариант поведения. Так, на рис. 15 показана конвергенция, имеющая место в корковом отделе анализатора. Суть ее заключается в том, что от различных моновалентных нейронов первичной сенсорной зоны (они осуществляют анализ действующих раздражителей) возбуждение поступает (конвергирует) к одному нейрону вторичной сенсорной зоны (здесь идут процессы синтеза ранее проанализированной информации).

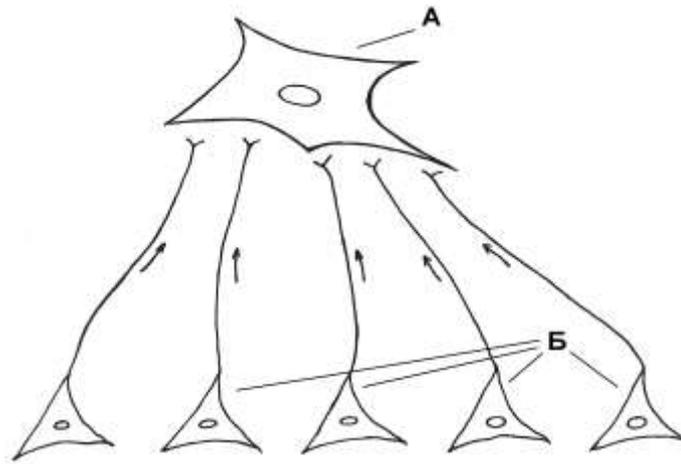


Рис. 15. Принцип конвергенции

А – поливалентный нейрон вторичной сенсорной зоны; Б – моновалентные нейроны (детекторы) первичной сенсорной зоны

Различают следующие виды конвергенции:

Мультисенсорная – это конвергенция различной сенсорной информации на одних и тех же подкорковых структурах или участках ассоциативной коры, где происходит взаимодействие в работе различных анализаторов (например, зрительного, слухового, вкусового и т.д.).

Мультибиологическая – конвергенция информации различной биологической модальности (например, наличие раздражителей, одновременно вызывающих пищедобывательное и оборонительное поведение) на одних и тех же структурах ассоциативной коры.

Сенсорно-биологическая – это конвергенция информации разной сенсорной и биологической модальности. Например, несмотря на то, что человек голоден, для удовлетворения пищевой потребности необходимы определенные условия.

32. Объясните суть принципа «общий конечный путь»?

Этот принцип был сформулирован английским физиологом Ч.Шеррингтоном (1897) как принцип «борьбы за общий конечный путь». Известно, что афферентных входов в ЦНС значительно больше, чем эфферентных выходов, и на одних и тех же моторных нейронах (например, спинного мозга) сходится информация с большого количества разных рецепторов. На тех же мотонейронах заканчиваются эфферентные пути от стволовых и корковых структур головного мозга. Таким образом, моторные нейроны являются общим конечным путем, через который реализуются разные рефлекторные, произвольные и произвольные движения (рис. 16).

Например, один и тот же мотонейронный пул (совокупность мотонейронов, иннервирующих одну мышцу) может участвовать в одних случаях в защитной, а в других – в агрессивной реакции, а может и в обычной произвольной двигательной деятельности.

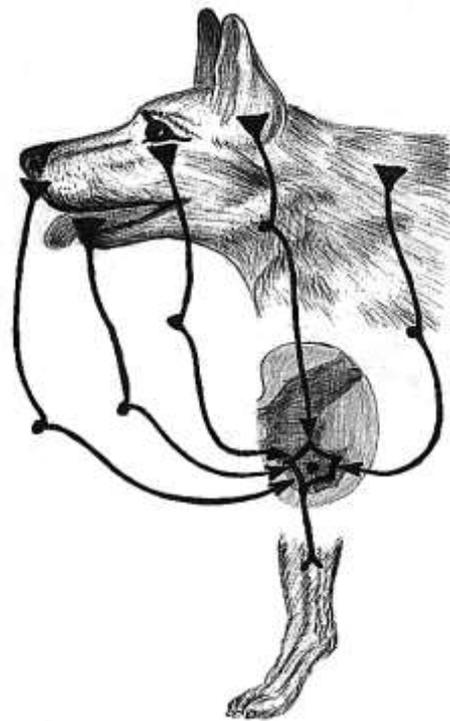


Рис. 16. Принцип общего конечного пути (По А.В.Коробкову и С.А.Чесноковой, 1987)

33. Объясните принцип индукции?

В работе ЦНС сосуществуют два противоположных по физиологическому смыслу процесса: возбуждение и торможение.

Индукция – это провокация (наведение, вызывание) одним процессом (например, возбуждением) другого – противоположного (торможения) (рис. 17).

Индукция может быть положительной и отрицательной. О **положительной** индукции говорят в том случае, когда процесс торможения провоцирует возникновение процесса возбуждения (рис. 17А, В). В противоположном случае, когда процесс возбуждения вызывает возникновение процесса торможения, речь идет об **отрицательной** индукции (рис. 17Б, Г). Положительная и отрицательная индукция могут быть одновременной и последовательной.

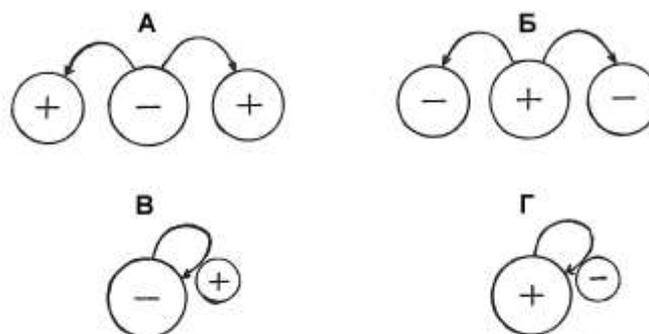


Рис. 17. Виды индукции

А – одновременная положительная индукция; Б – одновременная отрицательная индукция; В – последовательная положительная индукция; Г – последовательная отрицательная индукция. Стрелкой показано направление, в котором происходит смена процессов: торможения возбуждением (А, В) или наоборот (Б,Г)

Об *одновременной* индукции можно говорить в том случае, когда в одно и то же время два центра находятся в противоположных состояниях, то есть один из них возбужден, а другой заторможен или наоборот. Одновременная индукция может быть положительной (рис. 17А) и отрицательной (рис. 17Б). О *последовательной* индукции можно говорить в том случае, когда в одном и том же центре один процесс в течение времени меняется на противоположный. Последовательная индукция может быть положительной (рис. 17В) и отрицательной (рис. 17Г).

34. В чем заключается смысл принципа «доминанта»?

Принцип доминанты разработан известным русским физиологом А.А.Ухтомским (1928). *Доминанта – это очаг (нервный центр или сразу несколько нервных центров) господствующего (преобладающего, сильного) возбуждения в ЦНС, который возникает на неопределенно долгое время и подчиняет себе работу других центров ради реализации какой-либо биологической или социальной потребности.*

Причинами возникновения доминирующего возбуждения могут быть:

- сильные потоки импульсов, поступающих к этому центру (с рецепторов, из других участков ЦНС);
- изменившийся гуморальный (гормональный) фон.

Чаще всего доминанта возникает при сочетании этих двух причин. При этом создаются благоприятные условия для возникновения суммации на нейронах подпороговой каймы нервного центра, а значит, для вовлечения в процесс возбуждения дополнительных нейронов.

Доминантный центр обладает следующими свойствами:

- повышенная возбудимость, которую создают мощные потоки нервных импульсов и изменившийся гуморальный фон; эта повышенная возбудимость позволяет центру реагировать на ранее допороговые для него раздражители («притягивать» возбуждение от других центров);
- стойкое и длительное возбуждение; этому способствуют как причины, вызвавшие доминанту, так и вовлечение дополнительных нейронов в процесс возбуждения, а также эффект последействия, наблюдаемый в доминирующих центрах;
- торможение других нервных центров по механизму одновременной отрицательной индукции, что необходимо для концентрации действий организма в направлении достижения конечного полезного результата;
- векторность, то есть направленность действия с привлечением других нервных центров, «полезных» для более быстрой и качественной реализации поставленной цели.

Благодаря этим свойствам принцип доминанты является одним из основополагающих в работе ЦНС. Он лежит в основе любого мотивационного возбуждения, возникающего всегда при появлении той или иной биологической или социальной потребности. Но так как среди множества потребностей у человека (или животных) всегда выделяется одна – *главная потребность*,

то и среди множества мотивационных возбуждений выделяется одно – наиболее важное. Это возбуждение называют **доминирующим мотивационным возбуждением**. Стало быть, наше целесообразное, целенаправленное поведение определяется постоянной сменой доминирующих мотиваций.

Не всегда принцип доминанты играет положительную роль в жизни человека. Есть целый ряд патологических доминант (вредные привычки; слепая вера во что-то, не приносящая пользу человеку; неверие в выздоровление во время болезни и др.). Во всех подобных случаях задача врача заключается в том, чтобы создать у больного положительную доминанту, которая бы по механизму одновременной отрицательной индукции затормозила патологическую доминанту. Для этого врач должен пользоваться доверием у больного, должен уметь убеждать как словами, так и примером своего поведения.

Подведем итог. Свойства нервных центров и принципы координации рефлекторной деятельности обеспечивают нормальную интегративную деятельность центральной нервной системы, определяющую поведение человека как в состоянии покоя, так и при действии на него различных раздражителей, а также его целенаправленное поведение.

Естественно, что любые отклонения в проявлении свойств нервных центров и принципов их взаимодействия приводят к тем или иным нарушениям в полноценной деятельности организма.

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ
В ВОПРОСАХ И ОТВЕТАХ

СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ
ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ РЕФЛЕКТОРНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебно-методические разработки
для иностранных студентов

Составители:
Булыгин Алексей Николаевич
Колодина Ирина Геннадьевна
Назаров Сергей Борисович

Редактор А.М.Панкова

Лицензия № 00637 от 05.01.2000 г.
Подписано в печать 5.04.2005г. Формат издания 60 x 84 1/16
Печать плоская. Уч.-изд. л. 2,6. Тираж 350 экз. Заказ

Государственное образовательное учреждение высшего профессионального
образования «Ивановская государственная медицинская академия» Росздрава
153462, г.Иваново, пр.Ф.Энгельса,

Отпечатано в ООО «ПолиПринт»
Россия, 153032, г. Иваново, ул. Станкостроителей, 12, офис 23.
тел.: 8-902-241-88-08, (0932) 45-38-71, факс: (0932) 29-48-35