

Рис. 2. Временная (а) и фазосинхронизированная (б) функции возбуждения в зеркальном делителе Р - последовательные подпороговые раздражения (1-7) одного и того же верхнего волокна

ЯВЛЕНИЕ ПАРАБИОЗА

- В классическом труде «Возбуждение, торможение и наркоз» (1901) Н.Е. Введенский изложил свои представления о парабиозе (от греческих слов para – около, bios – жизнь, т.е. состояние на грани жизни). Эта теория объясняет каким образом возбуждение переходит в торможение. Последнее состояние может закончиться прекращением жизнедеятельности ткани.

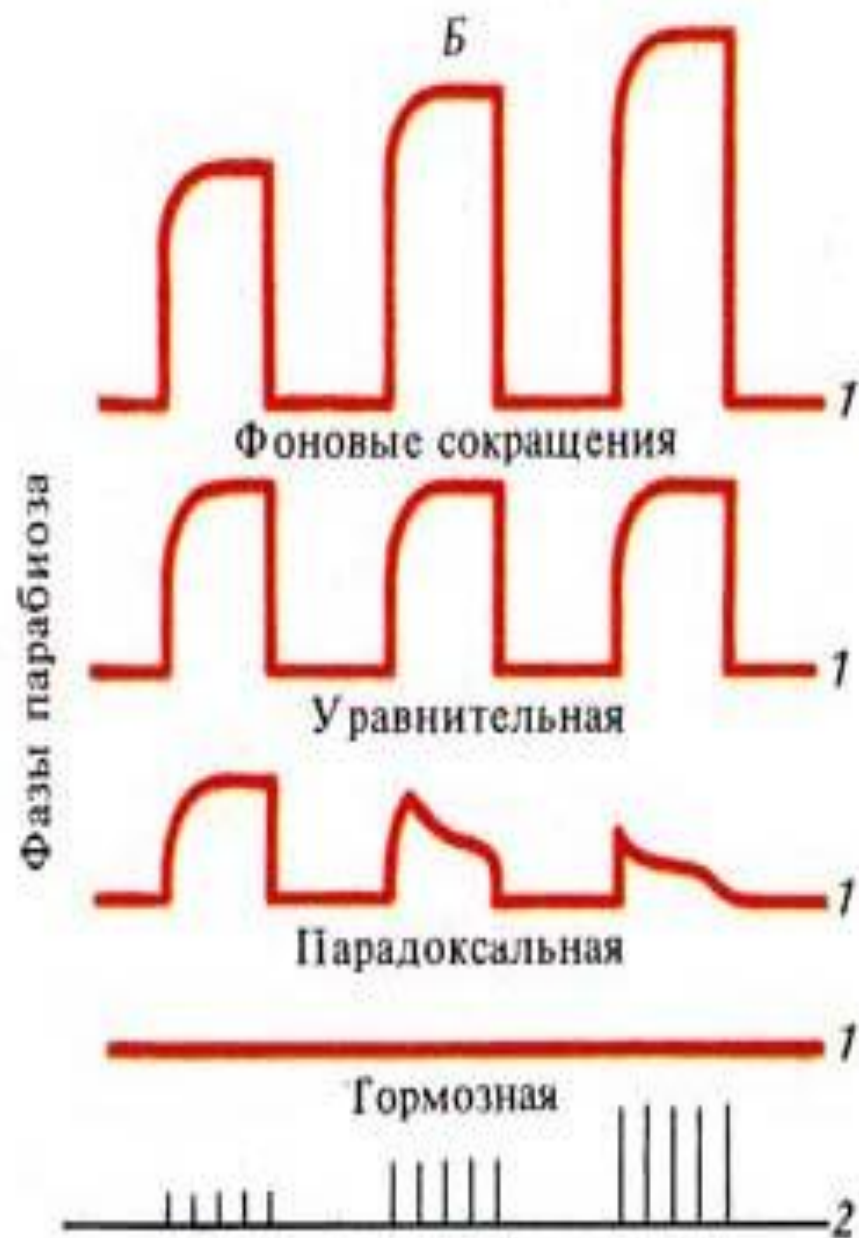
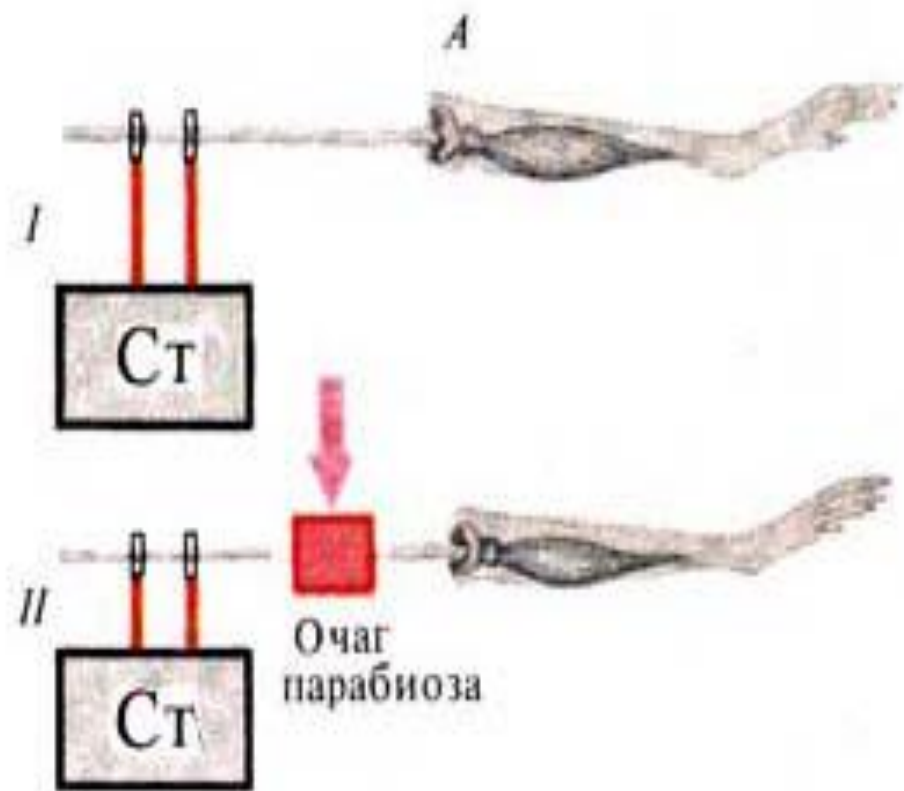
- ОПЫТ ВВЕДЕНСКОГО

На среднюю часть нерва нервно-мышечного препарата воздействуют эфиром, хлороформом, холодом, теплом, сильным электрическим током. Под влиянием этих раздражителей данный участок изменяется, или **альтерируется**. На этот участок, а также выше и ниже, накладывали электроды индукционной катушки. Электрическую активность нерва измеряли с помощью

гальванометра. До действия альтерирующего вещества высота тетанического сокращения мышцы зависела от силы или частоты раздражения: чем больше сила или частота, тем выше сокращение мышцы.

СТАДИИ ПАРАБИОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

1. **Уравнительная, или трансформирующая.** Через некоторое время мышца на разные по силе и частоте раздражения начинала отвечать одинаковыми сокращениями.
2. **Парадоксальная стадия.** Во время нее на сильные и частые раздражения – слабая ответная реакция, или вообще ее отсутствие, а на редкие и слабые – неожиданно сильная.
3. **Стадия торможения.** При воздействии на нерв раздражителем любой силы и частоты мышца не сокращается.



Стадия торможения заканчивается состоянием, при котором отсутствуют видимые проявления жизни – возбудимость и проводимость. Это состояние называется **парабиоз**.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Функции ЦНС:

- 1). Объединение и согласование всех функций тканей, органов и систем организма.
- 2). Связь организма с внешней средой, регуляция функций организма в соответствии с его внутренними потребностями.
- 3). Основа психической деятельности человека.

Основной формой деятельности ЦНС является рефлекс.

Рефлекс — это ответная реакция организма на раздражение рецепторов, осуществляемая при участии ЦНС. Впервые понятие о рефлексе как ответной реакции (отражении) на раздражения органов чувств было сформулировано французским ученым **Рене Декартом (XVII в.)**. Это представление было развито чешским физиологом **Г. Прохаской (XVIII в.)** и другими исследователями.

Дальнейшее углубление учения о рефлекторной деятельности ЦНС связано с именами отечественных физиологов **И.М.Сеченова и И.П.Павлова**. В книге «Рефлексы головного мозга» (1863) И.М.Сеченов показал, что рефлексы являются не только реакциями отдельных органов, а представляют собой целостные акты, определяющие поведение. И.М.Сеченов выдвинул идею о рефлекторной природе всех процессов (сознательных и бессознательных), происходящих в головном мозге, включая психические.

Рефлексом (от лат. reflecto - отражение) называется ответная реакция организма, возникающая на раздражение рецепторов и осуществляемая с участием ЦНС.

В основе рефлекторной теории Сеченова лежат четыре принципа:

- 1. Структурности (структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга)
- 2. Детерминизма (принцип причинно-следственных отношений). Ни одна ответная реакция организма не бывает без причины.
- 3. Анализа и синтеза (любое воздействие на организм сначала анализируется, затем обобщается).
- 4. Обратной связи (отображающий точность реакций и адаптацию), особенно развитый в трудах академика П.К. Анохина.

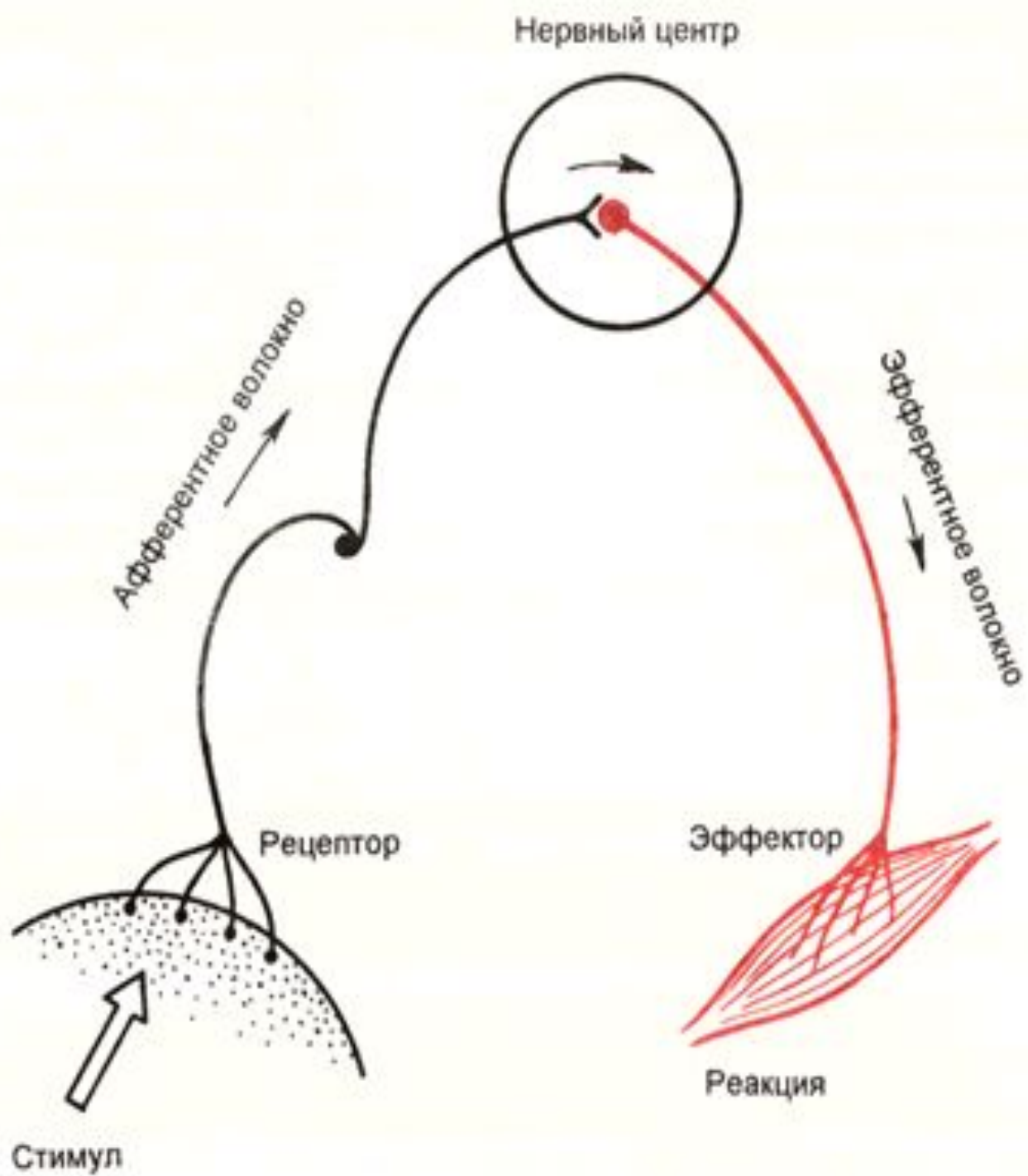
Рефлексы можно классифицировать по различным показателям. По биологическому значению рефлексы подразделяются на ориентировочные, оборонительные, пищевые и половые. По расположению рецепторов они делятся на **экстерорецептивные** — вызываемые раздражением рецепторов, расположенных на внешней поверхности тела; **интерорецептивные** — вызываемые раздражением рецепторов внутренних органов и сосудов; **проприорецептивные** — возникающие при раздражении рецепторов, находящихся в мышцах, сухожилиях и связках. В зависимости от органов, которые участвуют в формировании ответной реакции, рефлексы могут быть двигательными (локомоторными), секреторными, сосудистыми и др. В зависимости от того, какие отделы мозга необходимы для осуществления данного рефлекса, различают: спинальные рефлексы, для которых достаточно нейронов спинного мозга; бульбарные (возникающие при участии продолговатого мозга); мезэнцефальные (участвуют нейроны среднего мозга); диэнцефальные (нейроны — промежуточного мозга); кортикальные (для которых необходимы нейроны коры головного мозга). Следует отметить, что в большинстве рефлекторных актов участвуют как высший отдел ЦНС — кора головного мозга, так и низшие отделы одновременно. Рефлексы можно также разделить на **безусловные** (врожденные) и **условные** (приобретенные в процессе индивидуальной жизни).

Структурной основой рефлекса является **рефлекторная дуга.**

Функционально она состоит из: *афферентного, центрального и эфферентного звеньев*, связанных между собой синаптическими соединениями.

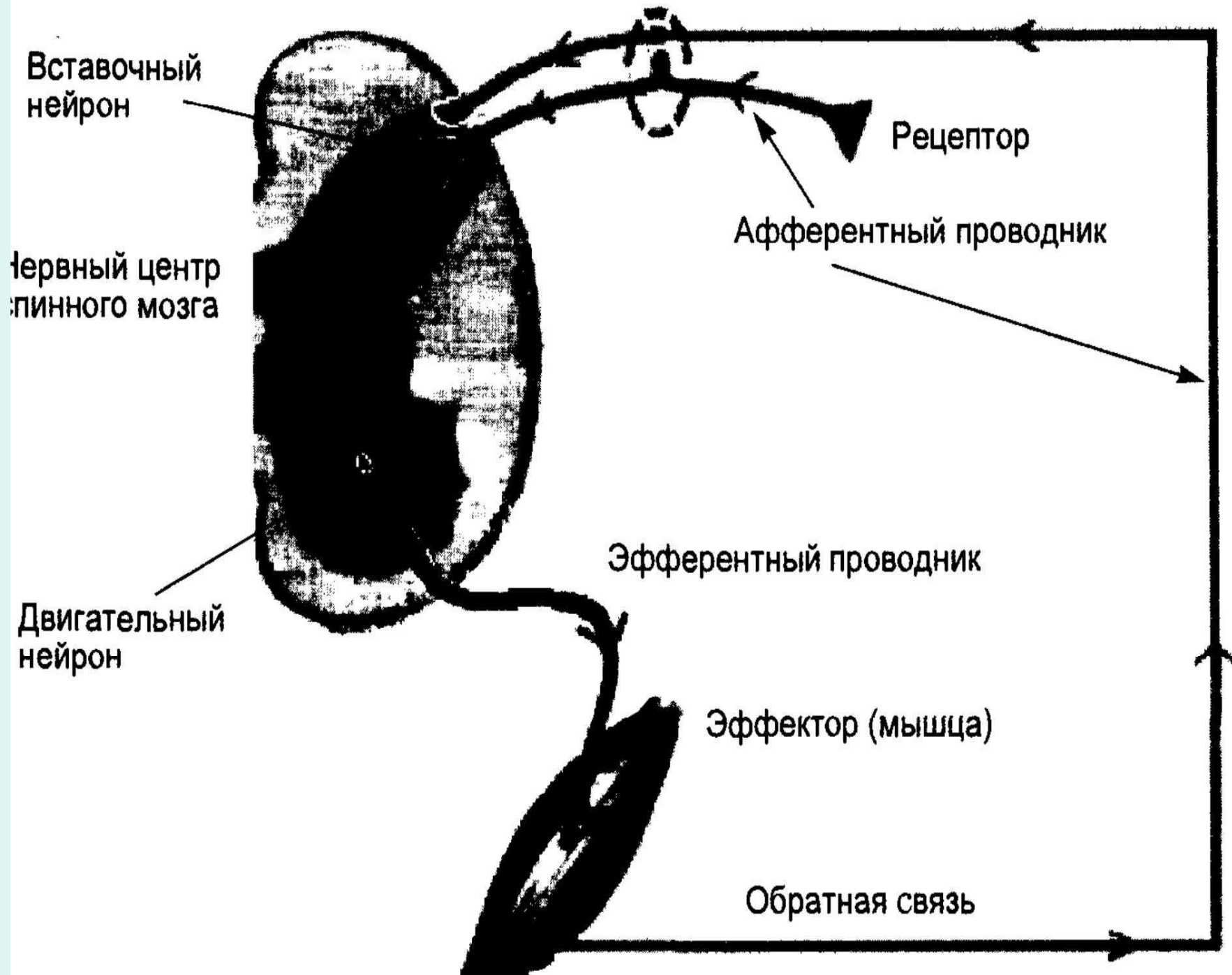
Морфологически она состоит из:

- *рецепторных образований*, назначение которых заключается в трансформации энергии внешних раздражений (информации) в энергию нервного импульса.
- *афферентного (чувствительного) нейрона*, проводящего нервный импульс в нервный центр;
- *интернейрона (вставочного) нейрона или нервного центра*, представляющего собой центральную часть рефлекторной дуги;
- *эфферентного (двигательного) нейрона*, проводящего нервный импульс до эффектора;
- *эффектора (рабочего органа)*, осуществляющего соответствующую деятельность.

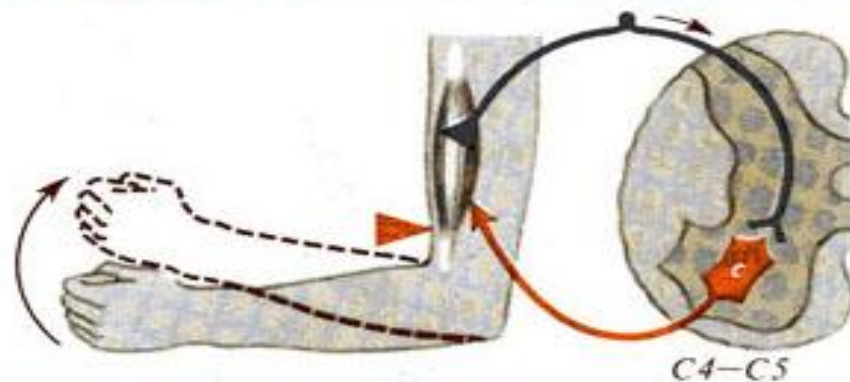


Простейшая рефлекторная дуга (**моносинаптическая**) состоит из двух нейронов: чувствительного и двигательного. Примером такого рефлекса является коленный рефлекс. Большинство рефлексов включают один или несколько последовательно связанных вставочных нейронов и называются **полисинаптическими**. Наиболее элементарной полисинаптической дугой является трехнейронная рефлекторная дуга, состоящая из чувствительного, вставочного и эфферентного нейронов. В осуществлении пищевых, дыхательных, сосудодвигательных рефлексов участвуют нейроны, расположенные на разных уровнях — в спинном, продолговатом, среднем и промежуточном мозге, в коре головного мозга.

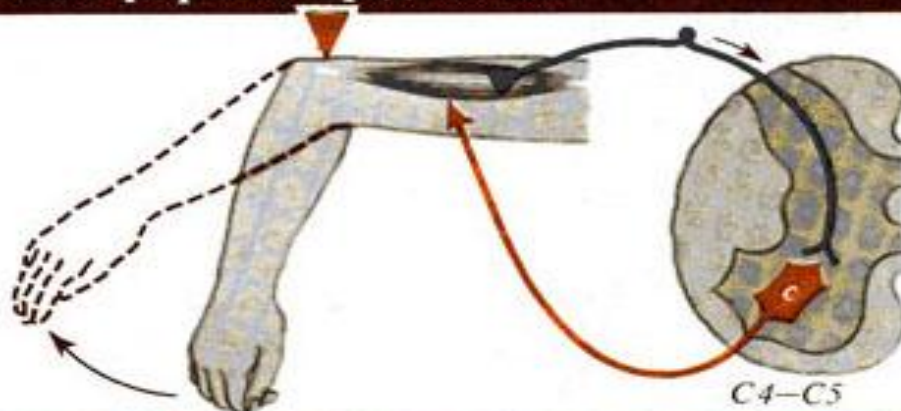
Рефлексы возникают под влиянием специфических для них раздражителей, действующих на их рецептивное поле. **Рецептивным полем** рефлекса называется участок тела, содержащий рецепторы, раздражение которых всегда вызывает данную рефлекторную реакцию. Так, рефлекс сужения зрачка возникает при освещении сетчатки глаза, разгибание голени наступает при нанесении легкого удара по сухожилию ниже колена и т. д.



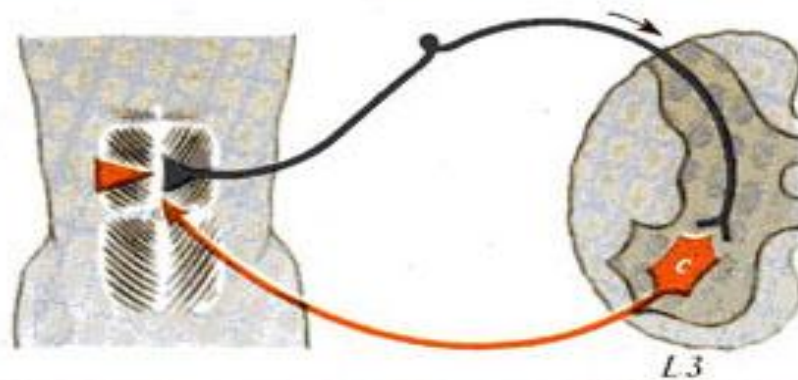
Сгибательный рефлекс предплечья



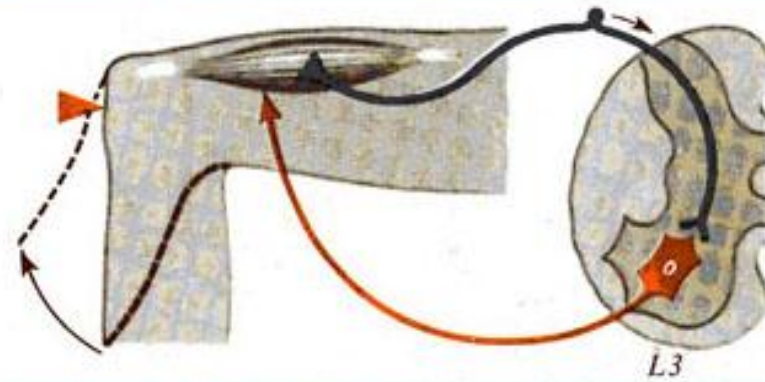
Разгибательный рефлекс предплечья



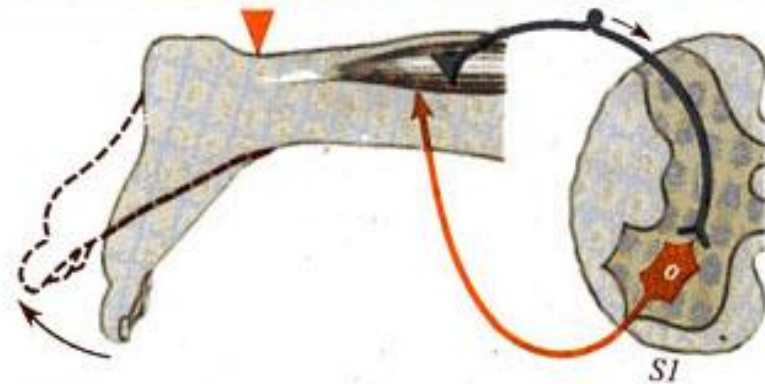
Брюшной рефлекс



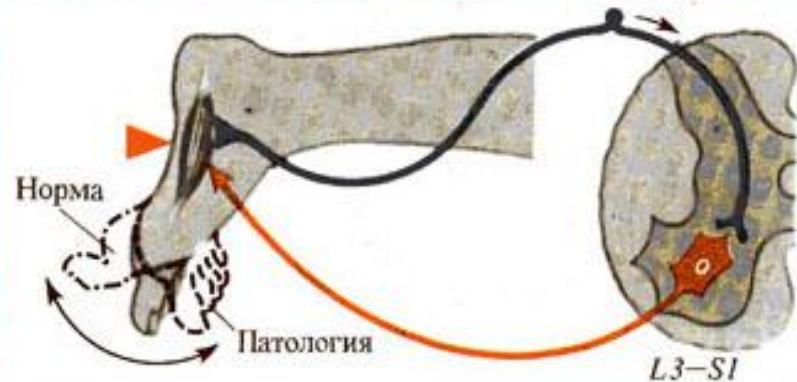
Коленный рефлекс



Ахиллов рефлекс



Подшвенный рефлекс в патологии (рефлекс Бабинского) и в норме



Понятие о нервном центре, его свойства.

Если нейрон можно рассматривать как структурную единицу нервной системы, то физиологической системной единицей является нервный центр.

Нервный центр – это динамическая совокупность нейронов, координированная деятельность которых обеспечивает регуляцию отдельных функций организма или определенный рефлекторный акт.

Функциональный нервный центр может быть локализован в разных анатомических структурах. Например, дыхательный центр представлен нервными клетками, расположенными в спинном, продолговатом, промежуточном мозге, в коре головного мозга.

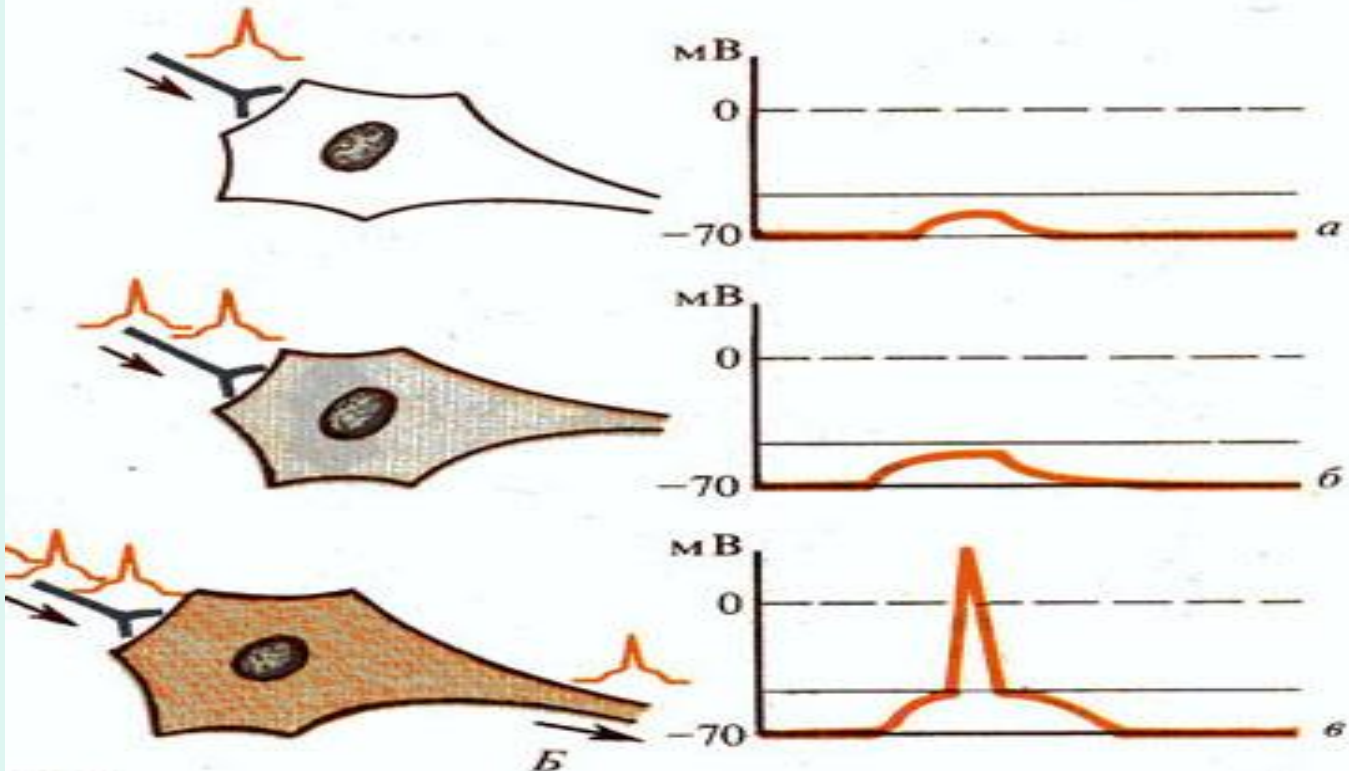
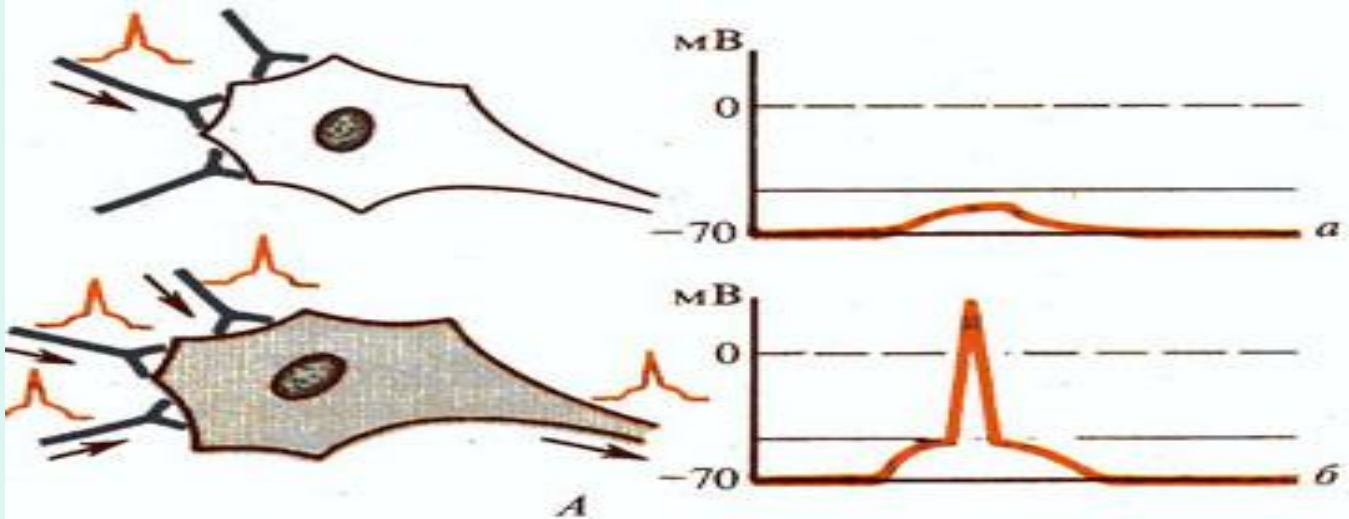
Особенности распространения возбуждения в ЦНС в основном определяются свойствами нервных центров:

1. Одностороннее проведение возбуждения. В ЦНС возбуждение может распространяться только в одном направлении: от рецепторного нейрона через вставочный к эфферентному нейрону, что обусловлено наличием синапсов.

2. Более медленное проведение возбуждения по сравнению с нервными волокнами. Промежуток времени от момента нанесения раздражения на рецептор до ответной реакции исполнительного органа называется *временем рефлекса*. Большая его часть тратится на проведение возбуждения в нервных центрах, где возбуждение проходит через синапсы. На выделение и диффузию медиатора в синапсе требуется промежуток времени в 1,5-2 мс (синаптическая задержка). Чем больше нейронов в рефлекторной дуге, тем продолжительнее время рефлекса.

3. Суммация возбуждений (или торможения). Нервные центры могут суммировать афферентные импульсы, что проявляется в усилении рефлекса при увеличении частоты раздражения или числа раздражаемых рецепторов.

ЯВЛЕНИЕ СУММАЦИИ



4. Конвергенция. В нервном центре несколько клеток могут передавать импульсы к одному нейрону, т. е. возбуждения конвергируют на нем. Конвергенция может быть результатом прихода возбуждающих или тормозных входных сигналов от различных источников. Так, моторные нейроны спинного мозга могут получать импульсы: от периферических нервных волокон, входящих в спинной мозг; волокон, соединяющих сегменты спинного мозга; кортикоспинальных волокон от коры мозга; тормозных путей от ретикулярной формации. В результате конвергенции происходит суммация импульсов от этих источников и возникает ответ, являющийся суммарным эффектом разнородной информации.

5. Дивергенция и иррадиация. Возбуждение даже единственного нервного волокна, по которому импульсы поступают в нервный центр, может послужить причиной возбуждения множества выходящих из центра нервных волокон. Морфологическим субстратом широкого распространения импульсов (иррадиации) возбуждения является ветвление аксонов и наличие большого числа вставочных нейронов в пределах центра.

6. Облегчение и окклюзия. На нейронах нервных центров оканчиваются не только волокна их собственных афферентных входов. Каждый из них получает веточки от афферентов соседнего центра, что может обуславливать развитие окклюзии (закупорки) или, наоборот, облегчения.

Феномен окклюзии состоит в том, что количество возбужденных нейронов при одновременном раздражении афферентных входов обоих нервных центров оказывается меньше, чем арифметическая сумма возбужденных нейронов при раздельном раздражении каждого афферентного входа в отдельности. Явление окклюзии приводит к снижению силы суммарной ответной реакции. Феномен центрального облегчения характеризуется противоположным эффектом. На облегчении основано *проторение пути* — распространение возбуждения не по той цепи нейронов, по которой информация не поступала ранее, а через нейроны, уже облегченные первым раздражением.

7. Трансформация ритма возбуждений.

Если сопоставить частоту импульсов в задних (чувствительных) и передних (двигательных) корешках спинного мозга при раздражении рецепторов, то обычно их ритм не совпадает. Центры способны как снижать, так и повышать ритмы возбуждений, поступающих от рецепторов.

8. Рефлекторное последствие. Продолжительность рефлекса всегда больше, чем время раздражения, так как возбуждение в нервных центрах сохраняется в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя. Это объясняется тем, что вставочные нейроны в центре образуют замкнутые цепи («нейронные ловушки»), по которым ПД могут длительно циркулировать.

9. Высокая чувствительность к недостатку кислорода. Уменьшение доставки к клеткам мозга кислорода быстро ведет к тяжелым расстройствам деятельности ЦНС и гибели нейронов. Кратковременное нарушение кровоснабжения мозга вследствие временного спазма его сосудов или падения давления крови приводит к потере сознания — обмороку. Своевременно принятые меры по восстановлению кровоснабжения мозга (нашатырный спирт, кофеин, горизонтальное положение тела и др.) выводят больного из обморока.

10. Высокая чувствительность к химическим веществам объясняется большим числом синапсов. На одном нейроне могут располагаться синапсы, обладающие чувствительностью к различным химическим веществам.

Подбирая фармакологические препараты, которые избирательно блокируют одни синапсы, оставляя другие в рабочем состоянии, можно корректировать реакции.

11. Низкая лабильность и высокая утомляемость.

Нервные центры, как и синапсы, обладают низкой функциональной подвижностью и быстрой утомляемостью в отличие от нервных волокон, которые считаются практически неутомляемыми и имеют высокую лабильность.

12. Посттетаническая потенция — явление усиления рефлекторного ответа после длительного ритмического раздражения нервного центра. Это связано с сохранением ВПСР на нейронах центра в течение некоторого времени, что облегчает проведение последующих возбуждений через синапс.

13. Тонус нервных центров. Регистрация биоэлектрической активности ЦНС даже при отсутствии раздражения показывает, что многие нервные центры (составляющие их нейроны) постоянно генерируют импульсы. Эта импульсация поступает к рабочим органам и свидетельствует о существовании некоторого постоянного тонического возбуждения нервных центров.

14. Пластичность. Нервные центры обладают способностью изменять собственное функциональное назначение и расширять свои функциональные возможности, т.е. существенно модифицировать картину осуществляемых рефлекторных реакций. Пластичность нервных центров тесно связана с изменением эффективности или направленности связей между нейронами.

Координация рефлексов:

- это согласованное взаимодействие ЦНС для обеспечения какого-либо процесса. Механизмы:

1). **Конвергенция** - концентрация импульсов на 1 вставочном нейроне. Например сенсорная конвергенция - стечение возбуждения с различных анализаторов на 1 нейрон.

2). **Дивиргенция** - переход импульса с 1 нейрона на несколько.

3). **Иррадиация** - распространение возбуждения с 1 НЦ на другой. В естественных условиях - ограничивается тормозными нейронами.

4). **Реципрокное торможение** - между НЦ-антагонистами (например сгибателей-разгибателей).

5). **Принцип обратной связи** - поступление сигнала с органа в НЦ и тот регулирует их функцию.

- **6. Принцип доминанты.** Был открыт А.А.Ухтомским, который обнаружил, что раздражение афферентного нерва (или коркового центра), обычно ведущего к сокращению мышц конечностей при переполнении у животного кишечника, вызывает акт дефекации. **Доминантный центр возбуждения** обладает рядом свойств:
 - 1) для его нейронов характерна высокая возбудимость, что способствует конвергенции к ним возбуждений из других центров;
 - 2) его нейроны способны суммировать приходящие возбуждения;
 - 3) возбуждение характеризуется стойкостью и инертностью, т.е. способностью сохраняться даже тогда, когда стимул, вызвавший образование доминанты, прекратил действие

Принцип доминанты (по А. Ухтомскому 1923):

А - доминанта центров-сгибателей передних конечностей (при аппликации стрихнина), б, в, г - рецептивные поля, раздражение которых усиливает доминанту.

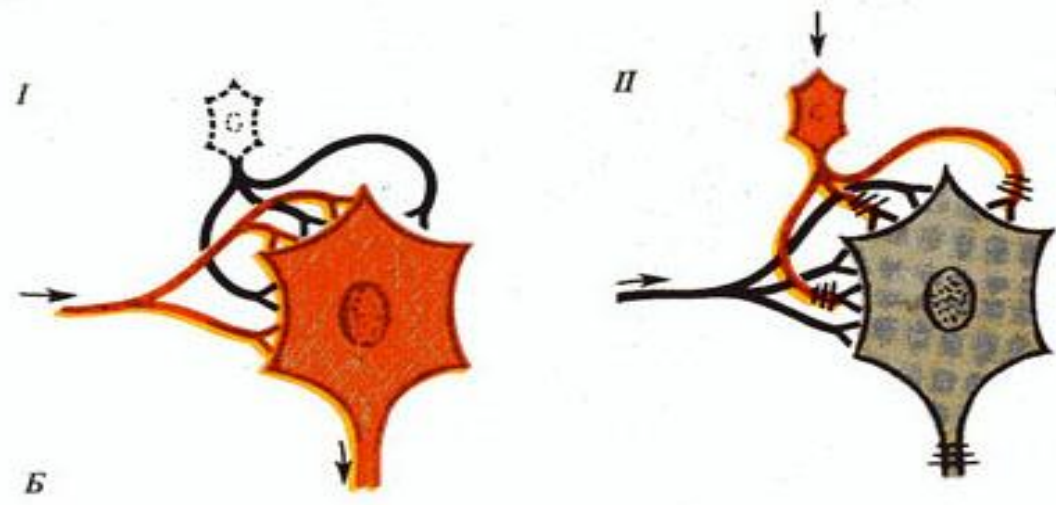
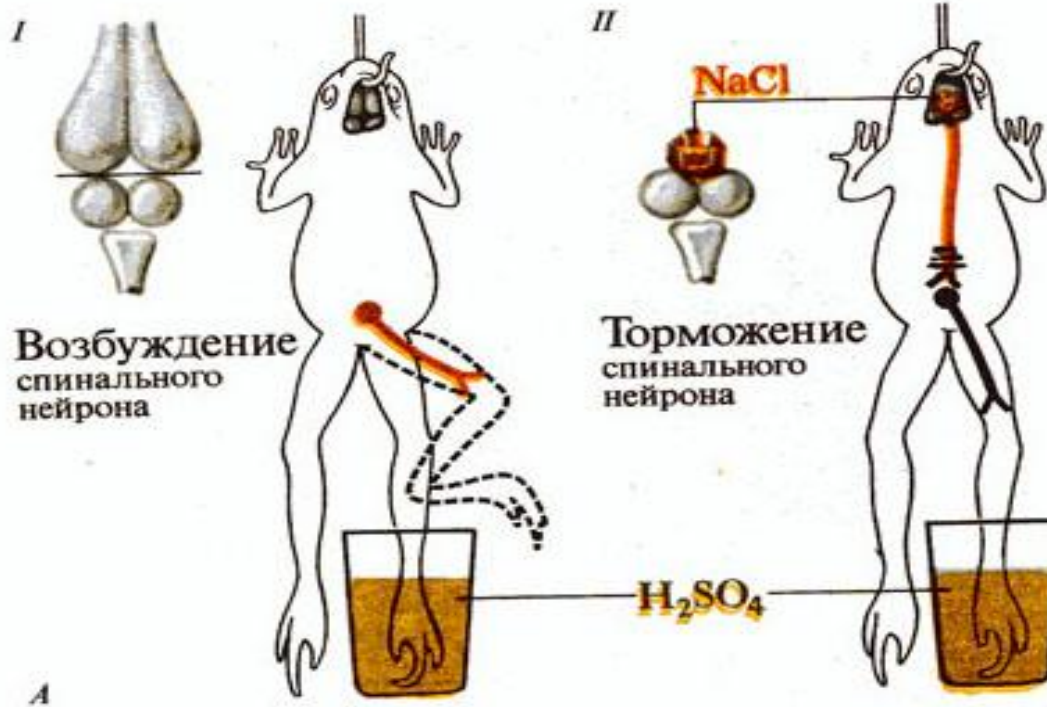


Торможение – самостоятельный нервный процесс, который вызывается возбуждением и проявляется в подавлении другого возбуждения.

История развития учения о тормозных процессах в ЦНС начинается с открытия И.М. Сеченовым в 1862 году эффекта центрального торможения (химическое раздражение зрительных бугров лягушки тормозит простые спинномозговые безусловные рефлекс).

Экклс, Реншоу показали существование специальных вставочных нейронов, имеющих синаптические контакты с двигательными нейронами. Активация этих вставочных нейронов закономерно приводила к торможению двигательных нейронов.

СЕЧЕНОВСКОЕ ТОРМОЖЕНИЕ



- А - схема опыта: I - определение времени рефлекса у бесполушарной лягушки, II - увеличение времени рефлекса у той же лягушки после наложения кристаллика NaCl на область зрительных долей;
- Б - предполагаемый механизм торможения: I - проведение возбуждения по мотонейрону, II - нисходящее тормозное влияние на мотонейрон (возбуждающие синапсы обозначены красным, тормозящие — черным).

Постсинаптическое торможение — основной вид торможения, заключается в том, что в нервных окончаниях тормозящих нейронов под влиянием приходящего по аксону импульса выделяется медиатор, который гиперполяризует постсинаптическую мембрану другого возбуждающего нейрона. В мембране последнего деполяризация не может достигнуть критического уровня, и поэтому возбуждение по нейрону не распространяется.

Пресинаптическое торможение локализуется в пресинаптических окончаниях, т.е. в разветвлениях (терминалях) возбуждающего нейрона. На этих терминалях располагаются окончания аксона тормозящего нейрона. При его возбуждении тормозной медиатор частично или полностью блокирует проведение возбуждения возбуждающего нейрона, и его влияние не передается на другой нейрон.

- В зависимости от строения нейронных сетей различают три вида торможения, нейронным механизмом которых является постсинаптическое торможение:
 - Возвратное
 - Реципрокное (сопряженное)
 - Латеральное

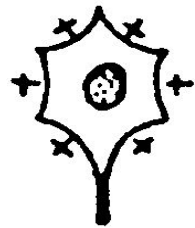
- **Возвратное торможение.**
- Угнетение активности нейрона, вызываемое возвратной коллатералью аксона нервной клетки. Так, мотонейрон переднего рога спинного мозга дает боковую коллатераль, которая возвращается назад и заканчивается на тормозных нейронах – клетках Реншоу. Аксон клетки Реншоу заканчивается на мотонейронах, оказывая на них тормозное действие. **Принцип обратной связи.**
- **Латеральное торможение.**
- Форма возвратного торможения. Тормозные вставочные нейроны соединены таким образом, что они влияют не только на возбужденную клетку, но и на соседние клетки с такими же функциями, в которых возбуждение отсутствует или является более слабым. В результате в этих соседних клетках развивается очень глубокое торможение. Образующаяся зона торможения находится сбоку по отношению к возбужденному нейрону. Латеральное торможение может иметь форму как постсинаптического, так и пресинаптического торможения.

- Реципрокное (сопряженное) торможение.
- Известно, что сгибание и разгибание конечностей осуществляется благодаря согласованной работе двух функционально антагонистических мышц: сгибателей и разгибателей. Сигнал от афферентного звена через промежуточный нейрон вызывает возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-сгибатель, а через клетку Реншоу тормозит мотонейрон, иннервирующий мышцу-разгибатель (и наоборот). Таким образом, акт сгибания конечности обеспечивается формированием реципрокных антагонистических отношений между нервными центрами соответствующих мышц благодаря наличию специальных тормозных нейронов – клеток Реншоу.

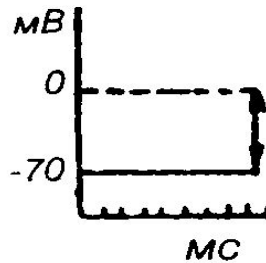
- Пессимальное торможение.
- Представляет собой вид торможения центральных нейронов. Наступает при высокой частоте раздражения. (Задумавшийся человек на перекрестке, животное, перевернутое на спину). Не требует специальных структур. Пессимальные частоты – снижение возбудимости постсинаптической мембраны. (Пример - лягушка, перевернутая на спину – мощная афферентация от вестибулярных рецепторов – явление оцепенения, гипноза).
- Постакивационное возбуждение.
- Не требует специальных структур. Выраженная следовая гиперполяризация на постсинаптической мембране.

- **Значение торможения**
- ***Координация рефлекторных актов.*** Направляет возбуждение к определенным нервным центрам или по определенному пути, выключая те нейроны и пути, деятельность которых в данный момент является несущественной. Результатом такой координации является определенная приспособительная реакция. Координирующая роль процесса торможения можно наблюдать в опыте при действии стрихнина на ЦНС. Стрихнин блокирует тормозные синапсы (постсинаптическое торможение) и устраняет торможение. В этих условиях любое раздражение приводит к развитию широкой, диффузной иррадиации возбуждения, и приспособительная деятельность организма становится невозможной.
- ***Ограничение иррадиации.***
- ***Охранительное.*** Предохраняет нервные клетки от перевозбуждения и истощения. Особенно при действии сверхсильных и длительно действующих раздражителей.

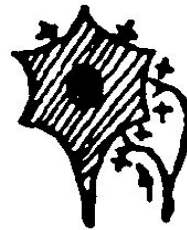
А



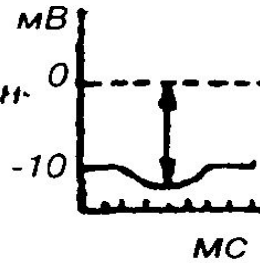
Поляризация



Мембранный потенциал



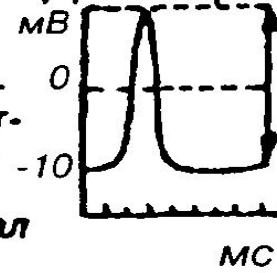
Гиперполяризация



Тормозящий постсинаптический потенциал (ТПСП)



Деполяризация



Потенциал действия

Б



Проведение возбуждения от нейрона 2 к нейрону 1



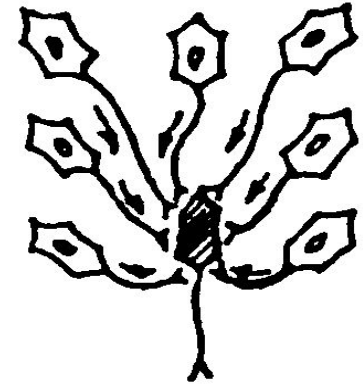
Постсинаптическое торможение



Пресинаптическое торможение



Возвратное торможение



Торможение по типу пессимума Н.Е. Введенского

Реципрокное торможение (по Шеррингтону, 1897). А - состояние нижних конечностей (сгибание правой, разгибание левой); Б - предполагаемый механизм торможения (передача возбуждения на мотонейрон сгибателей и одновременное торможение мотонейрона разгибателей через клетки Реншоу)

Реншоу):

