**Лекция 5. Возбуждение и торможение в ЦНС.**

1. Сенсорные рецепторы
2. Нервное волокно. Классификация н.в., механизм проведения возбуждения по н.в.
3. Синапс. Структурно-функциональная характеристика с., механизм проведения возбуждения в с.
4. Процесс возбуждения нейронов. Свойства нервных центров
5. Процесс торможения в ЦНС. Пост- и пресинаптическое торм. Координирующая и интегрирующая роль ЦНС.
6. Импульсы в ЦНС поступают от рецепторов организма. Различают эффекторные и сенсорные рецепторы. Эффекторные р. представляют собой белковые структуры клеточных мембран, а также цитоплазмы и ядра, активируются химическими соединениями (медиаторами, гормонами), что запускает ответные реакции клетки. Сенсорные – воспринимают раздражители внешней и внутренней среды организма с помощью трансформации энергии раздражения в нервный импульс. Их раздражителями являются изменение температуры, прикосновение, давление, изменение рН, осмотического давления и т.д.

Основное физиологическое значение сенсорных рецепторов состоит в обеспечении внешней и внутренней среды, что обеспечивает регуляцию функций внутренних органов и организацию взаимодействия организма и окружающей среды.

**Классификация сенсорных рецепторов**.

1. По структурно-функциональной организации различают первичные и вторичные рецепторы. Первичные представляют собой чувствительные окончания дендрита афферентного нейрона, тело которого локализуется в спинномозговых ганглиях, ганглиях вегетативных и черепных нервов. К первичным р. относятся тактильные, болевые, температурные, проприорецепторы, обонятельные, все рецепторы внутренних органов. Вторичные имеют специальную клетку, синаптически связанную с окончанием дендрита афферентного нейрона. К вторичным р. относят вестибулярные, слуховые, фоторецепторы и вкусовые р. Во вторичных р. рецепторный потенциал формируется в рецепторной клетке, а потенциал действия – в окончании дендрита сенсорного нейрона.
2. С психофизиологической точки зрения р. подразделяются в соответствии с органами чувств и формируемыми ощущениями на зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные и тактильные.
3. В зависимости от вида воспринимаемого раздражителя выделяют пять типов р.: *механорецепторы* (располагаются в коже, внутренних органах, сосудах, слуховой и вестибулярной системах, опорно-двигательном аппарате; *хемор.-* локализуются в слизистой оболочке носа, языка, продолговатом мозге и гипоталамусе; *термор.* (тепловые и холодовые) находятся в коже, сосудах, внутренних органах, гипоталамусе, продолговатом, спинном и среднем мозге; *фотор.* сетчатки глаза; *болевые р. (ноцицепторы)*, раздражителями которых являются механические, термические и химические факторы, локализуются в коже, мышцах, внутренних органах, сосудах, дентине.
4. По расположению в организме различают *экстеро- и интерор.* К экстеро- относятся р. кожи, видимых слизистых оболочек и органов чувств: зрительные, вкусовые, слуховые, обонятельные, тактильные, кожные, болевые и температурные. К интерор. относят р. внутренних органов, опорно-двигательного аппарата (проприор.) и вестибулор.
5. Выделяют также р. мономодальные, для которых имеется только один адекватный раздражитель (зрительные, вкусовые, обонятельные и т.д.) и полимодальные р, воспринимающие несколько адекватных раздражителей.
6. Согласно скорости адаптации р. делят на три группы: быстро адаптирующиеся, или *фазные (*р.вибрации тельца Пачини), медленно адаптирующиеся, или *тонические* (вестибулорецепторы, проприорецепторы), смешанные, или *фазнотонические* адаптирующиеся со средней скоростью (терморепторы кожи, фотор. сетчатки и т.д.).

**Свойства р.**

1. *Высокая возбудимость.* Так, для возбуждения фотор. сетчатки глаза достаточно одного кванта света, для обонятельного р. – одной молекулы пахучего вещества.
2. *Адаптация -* уменьшение возбудимости р. при длительном действии раздражителя.
3. *Спонтанная активность,*т.е. способность возбуждаться без действия раздражителя, присуща проприорецепторам, фото-, вестибуло-, термо-, хемор. Фоновая активность р. участвует в поддержании тонуса ЦНС.

**2.** Имеется два типа н.в.: миелиновые и безмиелиновые. Оболочку безмиелиновых волокон образуют шванновские клетки (леммоциты). Оболочку миелиновых волокон в периферической системе формируют шванновские клетки, а в ЦНС – олигодендроциты. Миелиновая оболочка через равные промежутки прерывается, образуя свободные от миелина участки – перехваты Ранвье. Миелиновая оболчка н.в. выполняет изолирующую функцию, обеспечивает более экономное и быстрое проведение возбуждения.

Классификация н.в. осуществляется согласно структурно-функциональным свойствам. В зависимости от толщины н.в., наличия или отсутствия у них миелиновой оболочки, все н.в. делят на три основных типа: 1). Волокна типа А – афферентные и эфферентные в. Соматической н.с.; 2) Волокна типа В – преганглионарные волокна вегетативной н.с.; 3) Волокна типа С- в основном постганглионарные волокна вегетативной н.с.

**Механизм проведения возбуждения.** Биопотенциалы могут быть *локальными* (местными), распространяющимися с декрементом (затуханием) на расстояние, не превышающее 1-2 мм, и *импульсным* (ПД), распространяющимся без декремента по всей длине волокна, т.е. на несколько десятков сантиметров. Для передачи возбуждения на большие расстояния необходимо формирование ПД. В зависимости от расположения и концентрации ионных каналов в мембране волокна возможно два типа проведения ПД: непрерывный и скачкообразный. Непрерывное распространение ПД осуществляется в безмиелиновых волокнах типа С. Скачкообразный тип проведения нервного импульса осуществляется в миелиновых волокнах типа А и В. Механизм проведения ПД по миелиновым оболочкам является эволюционно более поздним механизмом, возникшим впервые у позвоночных. Оно имеет два важных преимущества по сравнению с непрерывным проведением возбуждения. Во-первых, оно более экономично в энергетическом плане, т.к. возбуждаются только перехваты Ранвье, площадь которых менее 1% мембраны, следовательно, надо меньше энергии для восстановления градиентов натрия и калия, уменьшающихся в процессе формирования ПД. Во-вторых, возбуждение проводится с большей скоростью, чем в безмиелиновых волокнах.

*Характеристика проведения возбуждения по н.в.*

1. Н.в. могут проводить возбуждение в двух направлениях. Если в эксперименте нанести раздражение на любом участке нерва, то ПД будет распространятся в обе стороны от участка, на который нанесено раздражение.
2. Возбуждение проводится изолировано в каждом н.в.(оболочки).
3. Большая скорость проведения возбуждения, достигающая 120 м/сек.
4. Малая утомляемость н.в. При нормальной доставке кислорода и питательных веществ проводящий возбуждение нерв практически неутомляем.
5. Нарушение физиологической непрерывности н.в., возникающее при действии электрического тока, анестетиков, при воспалении, гипоксии, охлаждении, восстанавливается при прекращении действия этих факторов.

**3.Синапс** – (от греч.synapsis- соединение)- специализированные структурные соединения между клетками, обеспечивающие взаимные влияния между ними. Через синапсы передаются возбуждающие или тормозные влияния между возбудимыми клетками, осуществляется трофическое влияние, синапсы играют важную роль в реализации механизмов памяти.

**Классификация с.**  Имеется несколько критериев, согласно которым классифицируют синапсы:

1. По виду соединяемых клеток: *межнейронные,* локализующиеся в ЦНС и вегетативных ганглиях; *нейроэффекторные (*нейромышечные и нейросекреторные), соединяющие эффекторные нейроны соматической и вегетативной н.с. с исполнительными клетками; *нейрорецепторные (*контакты между рецепторной клеткой и дендритом афферентного нейрона).
2. По эффекту: *возбуждающие и тормозящ*ие.
3. По способу передачи сигналов – *химические* (наиболее распространенные в ЦНС), в которых посредником (медиатором) выступает химическое вещество; *электрические,* в которых сигналы передаются электрическим током; с*мешанные* синапсы – электрохимические.
4. В зависимости от местоположения в ЦНС: *аксосоматические, аксодендритные, аксоаксонные, дендросоматические, дендродендритные.*

Химические синапсы по природе медиатора делят на холинергические (ацетилхолин), адренергические (норадреналин), дофаминергические (дофамин), ГАМК-ергические (гаммааминомасляная кислота). Структурные элементы химического синапса – пресинаптическая и постсинаптическая мембраны и синаптическая щель.

**Механизм проведения возбуждения в с.**

Передача возбуждения в электрическом синапсе подобна его передаче в нервном волокне: ПД, возникающий на пресинаптической мембране непосредственно раздражает постсинаптическую мембрану и обеспечивает ее возбуждение. В химических синапсах ПД, поступивший в пресинаптическое окончание, вызывает деполяризацию мембраны, в результате в синаптическую щель выделяется медиатор. Молекулы медиатора диффундируют к постсинаптической мембране и вступают во взаимодействие с рецепторами. Действие молекул медиатора ведет к открытию ионных каналов и перемещению ионов К и Na согласно электрохимическому градиенту.

**4.**Все особенности распространения возбуждения в ЦНС объясняются ее нейронным строением: наличием химических синапсов, многократным ветвлением аксонов нейронов, наличием замкнутых нейронных путей.

1. Одностороннее распространение возбуждения в нейронных цепях, рефлекторных дугах – объясняется свойством химических синапсов проводить возбуждение только в одном направлении.

2. Замедленное распространение возбуждения в ЦНС по сравнению с нервным волокном объясняется наличием на путях распространения возбуждения множества химических синапсов. Время затрачивается на выделение медиатора в синаптическую щель, распространение его до постсинаптической мембраны и возникновение ПД. Суммарная задержка возбуждения в нейроне достигает 2 мс, а в нервно-мышечном синапсе – 0,5-1 мс.

3. Иррадиация (дивергенция) возбуждения в ЦНС объясняется ветвлением нейронов, их способностью устанавливать многочисленные связи с другими нейронами, наличием вставочных нейронов, аксоны которых тоже ветвятся и т.д.

4. Конвергенция возбуждения (принцип общего конечного пути) – поступление возбуждения различного происхождения по нескольким путям к одному и тому же нейрону. Объясняется это тем, что афферентных путей в несколько раз больше, чем эфферентных нейронов. Например, мотонейрон, иннервирующий мышцы глотки, участвует в рефлексах глотания, сосания, кашля, чихания и дыхания, образуя общий конечный путь для многочисленных рефлекторных дуг.

5. Циркуляция возбуждения по замкнутым нейронным цепям может продолжаться минутами или даже часами – одна из причин явления последствия. Считают, что циркуляция возбуждения в замкнутых нейронных цепях – наиболее вероятный механизм феномена кратковременной памяти.

6. Распространение возбуждения в центральной нервной системе легко блокируется фармакологическими препаратами, что находит широкое применение в фармакологической практике.

***Свойства нервных центров.***

1. *Инерционность* – сравнительно медленное возникновение возбуждения всего комплекса нейронов центра при поступлении к нему импульсов и его медленное исчезновение после прекращения входной пульсации. Причины и. следующие: а). явление суммации возбуждения в ЦНС, которое открыл И.М.Сеченов в опыте на лягушке: раздражение конечности лягушки слабыми редкими импульсами не вызывает реакции, а более частые раздражения такими же слабыми импульсами сопровождаются ответной реакцией – лягушка совершает прыжок; б). последействие – продолжение возбуждения нервного центра после прекращения поступления к нему импульсов по афферентным нервным путям.
2. *Фоновая активность нервных центров (тонус)* – объясняется спонтанной активностью нейронов ЦНС; гуморальным влияниями биологически активных веществ; афферентной импульсацией от различных рефлексогенных зон; суммацией миниатюрных потенциалов; циркуляцией возбуждения в ЦНС.
3. *Трансформация ритма возбуждения* – изменение числа импульсов, возникающих в нейронах центра на выходе относительно числа импульсов, поступающих на вход данного центра. Трансформация ритма возбуждения возможна как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения.
4. *Большая чувствительность ЦНС к изменениям внутренней среды,*- например к изменению содержания глюкозы в крови, газового состава крови, температуры и т.д.
5. *Пластичность нервных це*нтров – способность нервных элементов к перестройке функциональных свойств. Основные проявления этого свойства следующие:

- синаптическое облегчение (улучшение проведения в синапсах после короткого раздражения афферентных путей);

- образование временных связей, обеспечивающих формирование условных рефлексов, чему способствует синаптическое облегчение и доминантное состояние двух центров (например, сочетание звука колокольчика и дачи мяса собаке сопровождается слюноотделением. После повторения этого воздействия звучание только колокольчика вызывает такое же слюноотделение, как и мясо. В основе механизма выработки условного рефлекса лежит явление доминанты);

-доминанта - стойкий господствующий очаг возбуждения в ЦНС, подчиняющий себе функции других нервных центров. Явление доминанты открыл А.А.Ухтомский в 1923 г. в опытах с раздражением двигательных зон коры большого мозга и наблюдением сгибания конечности животного. Выяснилось, что если раздражать корковую двигательную зону на фоне избыточного повышения возбудимости другого нервного центра, то сгибания конечности может не произойти. Вместо сгибания конечности раздражение двигательной зоны может вызвать реакцию тех аффекторов, деятельность которых контролируется господствующим, т.е. доминирующим в данный момент в ЦНС нервным центром. Доминанта есть общий принцип работы ЦНС, и она определяет освобождение организма от побочной деятельности во имя достижения наиболее важных для организма целей.

-синаптическая депрессия (утомление центра) развивается при длительной посылке импульсов к центру. Происходит при длительной активации и выражается в снижении постсинаптических потенциалов, что объясняется расходованием медиатора, накоплением метаболитов, в частности, закислением среды при длительном проведении возбуждения по одним и тем же нейронным цепям.

- компенсация нарушенных функций после повреждения того или иного центра – тоже результат проявления пластичности ЦНС. Это подтверждается клиническими наблюдениями за больными после кровоизлияний в вещество мозга. Со временем парализованная конечность частично или полностью восстанавливает свою активность за счет сохранившихся нейронов и вовлечения в эту функцию других нейронов с подобными функциями в коре большого мозга.

**5.Торможение –** активный нервный процесс, результатом которого является прекращение или ослабление возбуждения. Торможение вторично процесса возбуждения, т.к. всегда возникает как его следствие. Т. В ЦНС открыл в 1863 г. И.М.Сеченов. В опыте на таламической лягушке он определял латентное время сгибательного рефлекса при погружении задней конечности в слабый раствор серной кислоты. Было показано, что латентное время рефлекса значительно увеличивается, если на зрительный бугор предварительно положить кристаллик поваренной соли. Различают два механизма торможения: пост- и пресинаптическое.

***Постсинаптическое т***. открыл Д.Экклс (1952) при регистрации потенциалов мотонейронов спинного мозга у кошки во время раздражения мышечных афферентов. Им был обнаружен ТПСП- тормозной постсинаптический потенциал. Он возникает под воздействием аминокислоты глицина и ГАМК.

Обычно выделяют возвратное, латеральное, параллельное и прямое постсинаптическое торможение.

1. *Возвратное –* это такое т., когда тормозные вставочные нейроны действуют на те же нервные клетки, которые их активируют. В этом случае развивающееся торможение бывает тем глубже, чем сильнее было предшествующее возбуждение.
2. *Параллельное т.*- играет подобную роль, когда возбуждение блокирует само себя за счет дивергенции и возвратом импульсов к нейрону, который активировался этим же возбуждением.
3. *Латеральное т.* – в этом случае тормозные вставочные нейроны соединены так, что они активируются импульсами от возбужденного центра и влияют на соседние клетки с такими же функциями. В результате в этих соседних клетках развивается очень глубокое торможение, называемое латеральным, потому что зона торможения образуется «сбоку» по отношению к возбужденному нейрону и инициируется им.
4. *Прямое т.* – примером может служить угнетение центра-антогониста. Когда возбужден центр мышц-сгибателей, торможение наступает в центре мышц-разгибателей, иначе сгибание конечности в суставе было бы невозможно.

***Пресинаптическое т.*** – на уровне пресинаптических окончаний регистрируется выраженная и продолжительная деполяризация, которая ведет к развитию торможения. В очаге деполяризации нарушается процесс распространения возбуждения, следовательно, поступающие импульсы, не имеющие возможности пройти зону деполяризации, не обеспечивают выделение медиатора в синаптическую щель в достаточном количестве. Деполяризацию вызывают специальные тормозные вставочные клетки, аксоны которых образуют синапсы на пресинаптических окончаниях. Медиатором является ГАМК. Разновидности пресинаптического т.изучены недостаточно. Предположительно, имеются те же варианты, что и для постсинаптического т.

**Роль т.**

1. Оба известных вида т. вместе со всеми их разновидностями выполняют охранительную роль. Отсутствие т. привело бы к истощению медиаторов в аксонах нейронов и прекращению деятельности ЦНС.
2. Т. играет важную роль в обработке поступающей в ЦНС информации. Особенно ярко эта выражена роль у пресинаптического т., которое регулирует процесс возбуждения и может этим торможением заблокировать отдельные нервные волокна.
3. Т. является важным фактором обеспечения координационной деятельности ЦНС.

**Координационная деятельность ЦНС –** это согласование деятельности различных отделов ЦНС с помощью упорядочения распространения возбуждения между ними. Основой координационной деятельности является взаимодействие процессов возбуждения и торможения.

**Интегрирующая роль ЦНС**  - это соподчинение и объединение тканей и органов в центрально-периферическую систему, деятельность которой направлена на достижение полезного для организма приспособительного результата. Такое объединение становится возможным в результате участия ЦНС в управлении опорно-двигательным аппаратом с помощью соматической нервной системы, благодаря регуляции функций всех тканей и внутренних органов с помощью вегетативной нервной системы и эндокринной системы, а также наличию обширнейших афферентных связей ЦНС со всеми соматическими и вегетативными эффекторами. Можно выделить четыре уровня ЦНС, каждый из которых вносит свой вклад в обеспечение интегративных процессов.

1. Нейрон.
2. Нейрональный ансамбль (модуль)
3. Нервный центр
4. Высший уровень интеграции, объединяющий все центры регуляции в единую регулирующую систему, а отдельные органы и системы в единую физиологическую систему – организм.