

Физиология ЦНС

Торможение

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

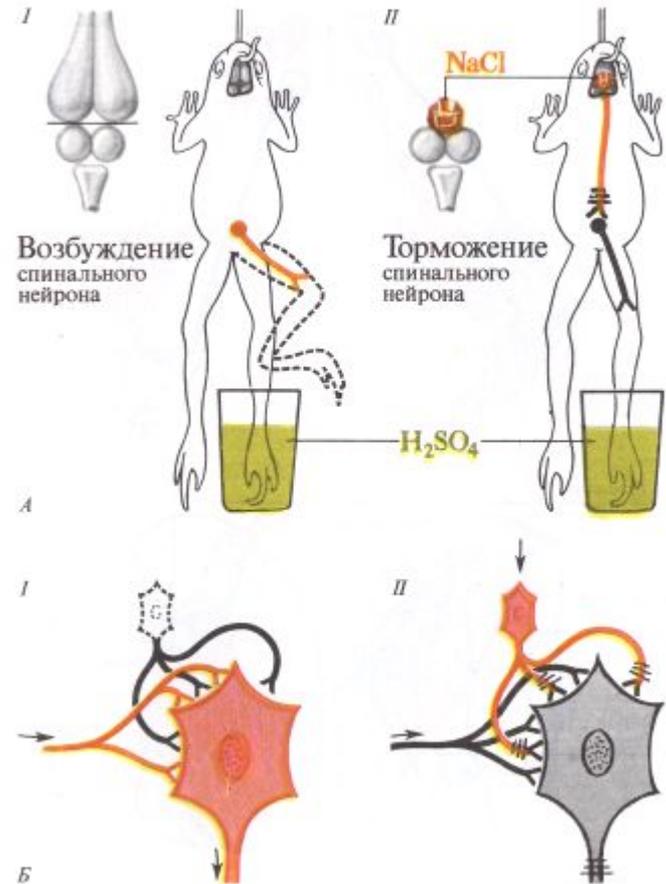
Торможение - процесс обратимый

История открытия

1862 - открытие И.М. Сеченовым эффекта центрального торможения (химическое раздражение зрительных бугров лягушки тормозит простые спинномозговые безусловные рефлекс);

Гольц «торможение рефлекса рефлексом»

Начало 20-го века - Экклс, Реншоу показали существование специальных вставочных тормозных нейронов, имеющих синаптические контакты с двигательными нейронами.



Механизмы центрального торможения

- В зависимости от нейронного механизма, различают :
- **первичное торможение**, осуществляемое с помощью тормозных нейронов и
- **вторичное торможение**, осуществляемое без помощи тормозных нейронов

- **Первичное торможение:**

1. Постсинаптическое;
2. Пресинаптическое.

- **Вторичное торможение**

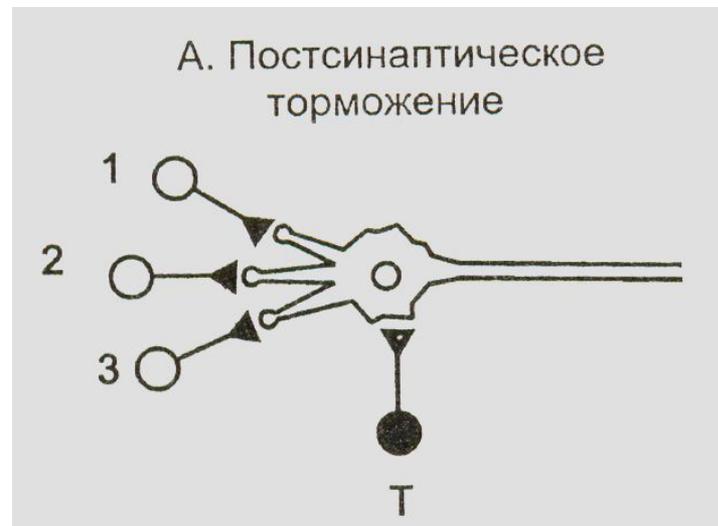
- 1. Пессимальное;
- 2. «Торможение вслед за возбуждением» (Постакивационное)

Постсинаптическое торможение

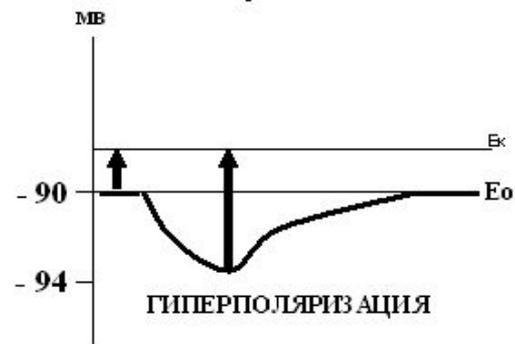
- основной вид торможения, развивающийся в постсинаптической мембране синапсов под влиянием активации *тормозных нейронов*, из пресинаптических окончаний которых освобождается и поступает в синаптическую щель *тормозной медиатор* (глицин, ГАМК).

Тормозной медиатор вызывает в постсинаптической мембране увеличение проницаемости для K^+ и Cl^- , что приводит к гиперполяризации в виде тормозных постсинаптических потенциалов (ТПСП), пространственно-временная суммация которых повышает уровень мембранного потенциала, уменьшая возбудимость мембраны постсинаптической клетки. Это приводит к прекращению генерации распространяющихся ПД в аксональном холмике.

Таким образом, постсинаптическое торможение связано со **снижением возбудимости постсинаптической мембраны**.

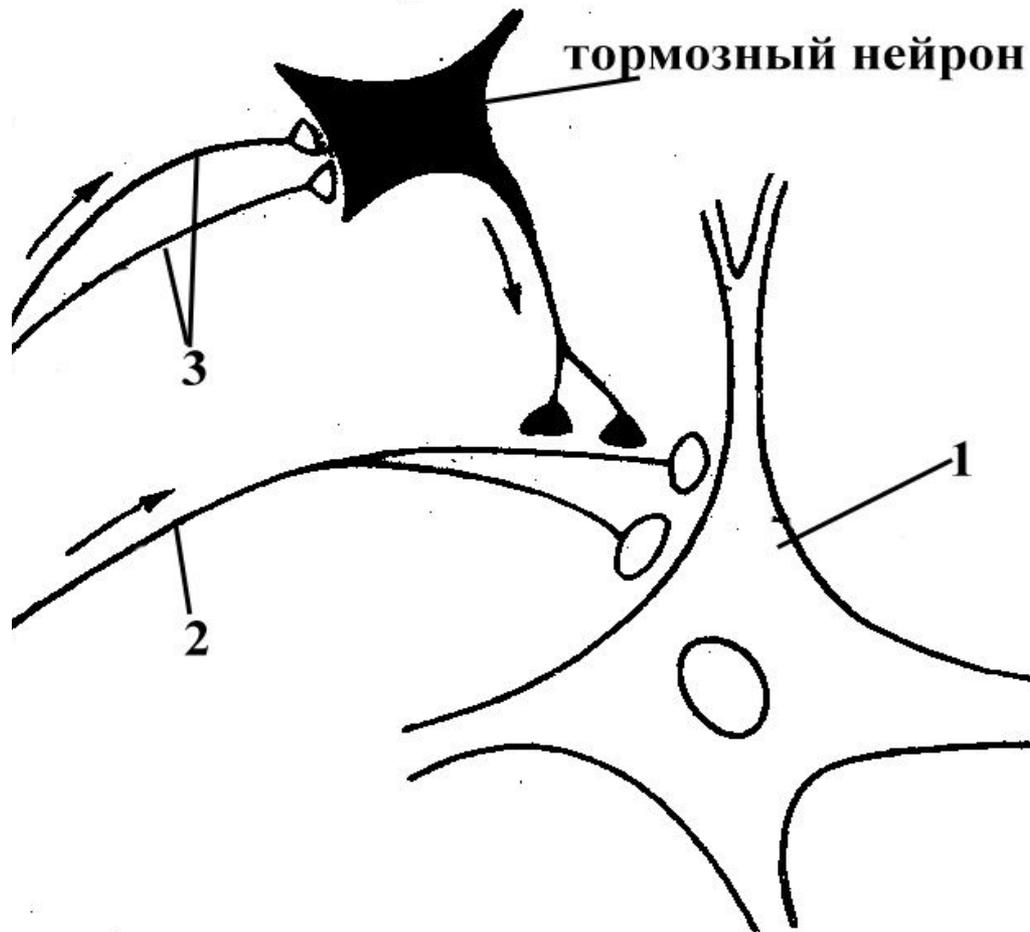


Постсинаптическое торможение
Тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП)



Пресинаптическое торможение

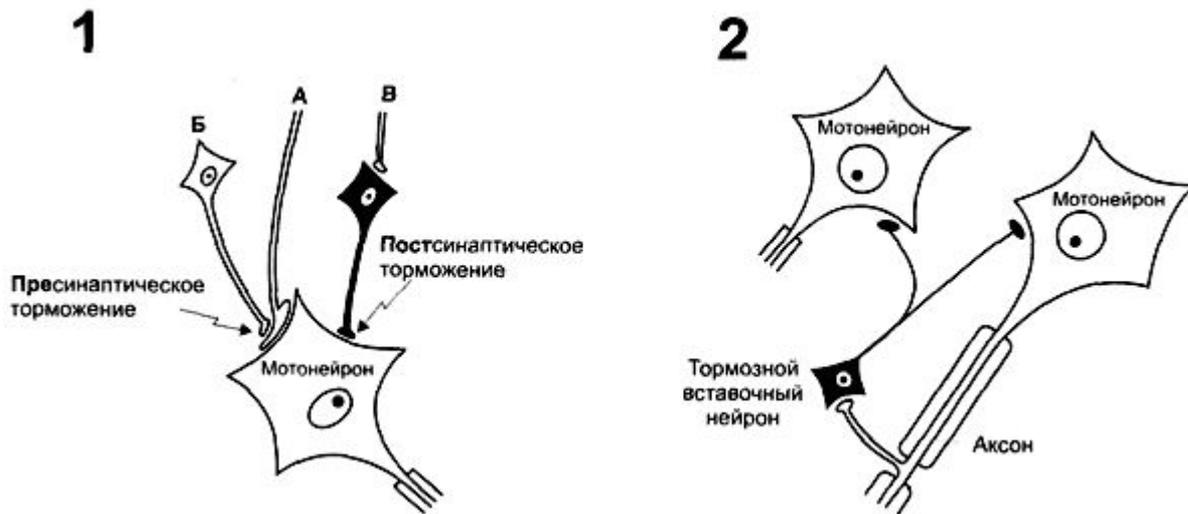
- Развивается в **аксоаксональных** синапсах, блокируя распространение возбуждения по аксону. Часто встречается в стволовых структурах, в спинном мозге, в сенсорных системах.
- Импульсы в пресинаптическом окончании аксоаксонального синапса высвобождают медиатор (ГАМК), который вызывает **длительную деполяризацию** постсинаптической области за счет увеличения проницаемости их мембраны для Cl^- .



- 1 – возбуждающий нейрон
- 2 – входящий аксон к возбуждающему нейрону
- 3 – входящий аксон к тормозному нейрону

Механизм пресинаптического торможения

- Деполяризация постсинаптической области вызывает уменьшение амплитуды ПД, приходящего в пресинаптическое окончание возбуждающего нейрона (механизм «шлагбаума»). Предполагают, что в основе снижения возбудимости возбуждающего аксона при длительной деполяризации лежит **инактивация Na^+ каналов**, что ведет к увеличению порога деполяризации и снижению возбудимости аксона на пресинаптическом уровне.
- Уменьшение амплитуды пресинаптического потенциала ведет к снижению количества высвобождаемого медиатора вплоть до полного прекращения его выделения. В результате импульс не передается на постсинаптическую мембрану нейрона.



Характерное отличие пресинаптического торможения состоит в его избирательности: при этом происходит торможение отдельных входов к нервной клетке, в то время как при постсинаптическом торможении снижается возбудимость всего нейрона в целом.

Оба вида торможения могут быть заблокированы: постсинаптическое – стрихнином и столбнячным токсином;

пресинаптическое торможение блокируется - бикикулином и пикротоксином.

Пессимальное торможение

- Представляет собой вид торможения центральных нейронов.
- Наступает при высокой частоте раздражения. Не требует специальных структур.
Предполагают, что в основе лежит механизм инактивации Na-каналов при длительной деполяризации что и снижает возбудимость мембраны нейрона. (Пример - лягушка, перевернутая на спину – мощная афферентация от вестибулярных рецепторов – явление оцепенения, гипноза).



Торможение по типу пессимума
Н.Е. Введенского

Торможение «вслед за возбуждением» (постактивационное)

- Не требует специальных структур. Торможение обусловлено выраженной следовой гиперполяризацией постсинаптической мембраны в аксональном холмике после длительного возбуждения.

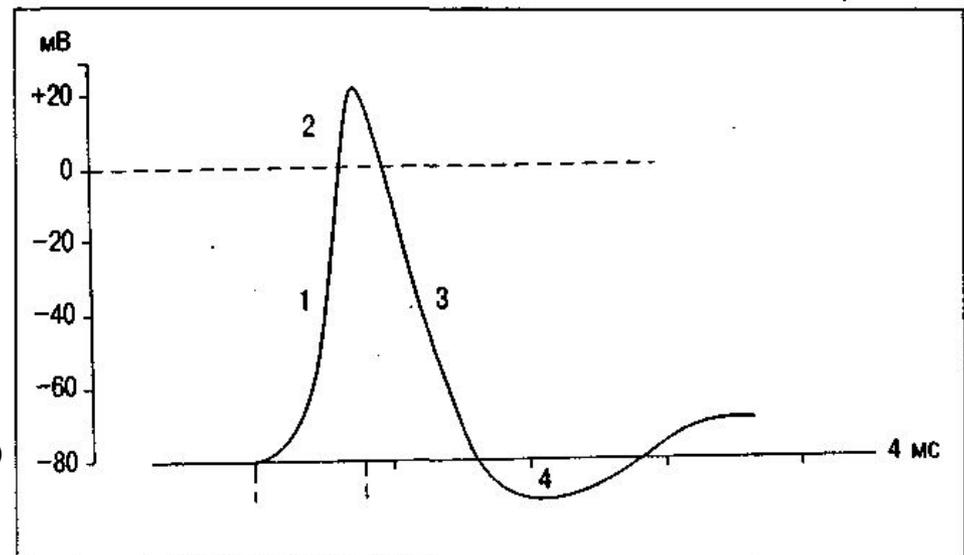
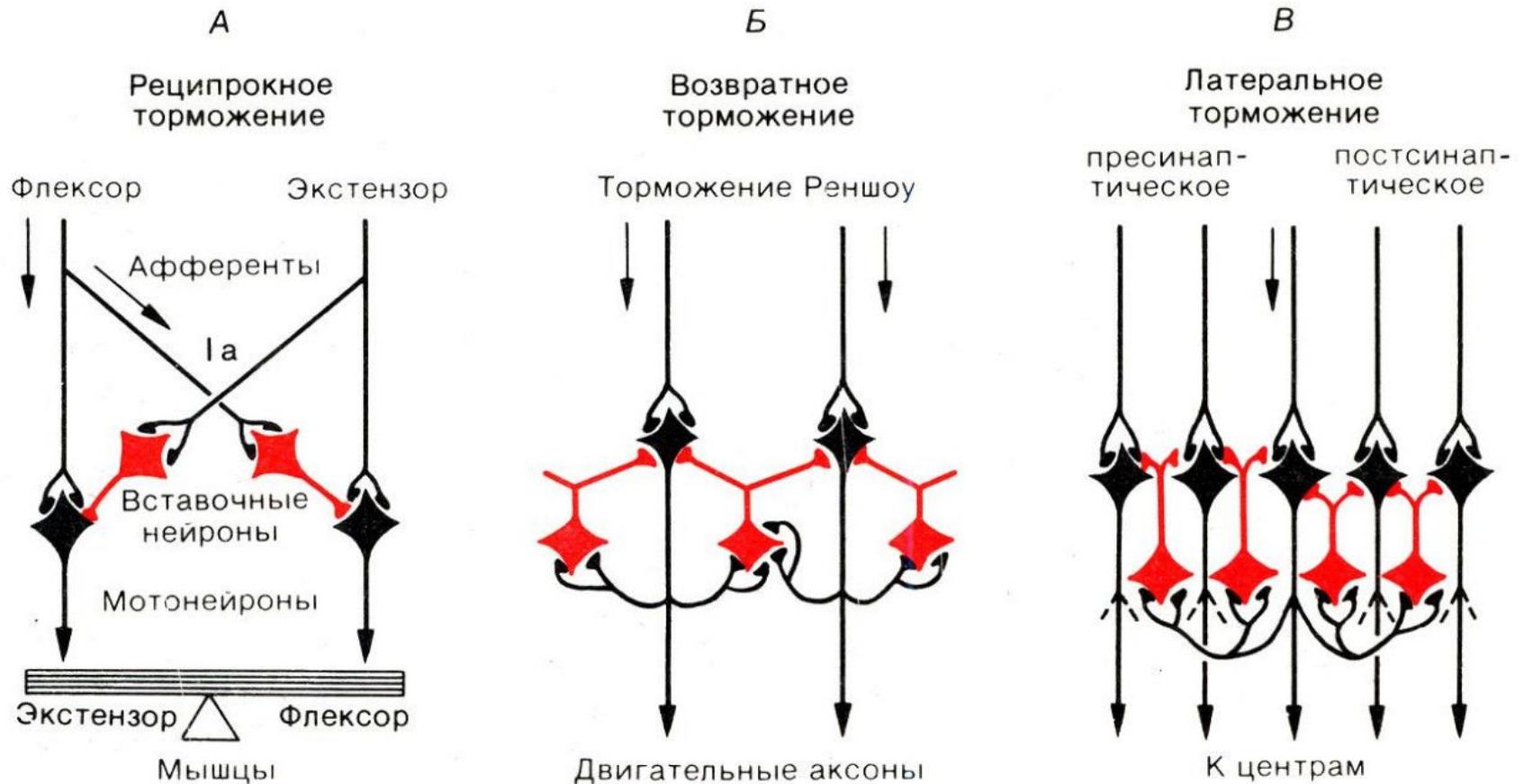
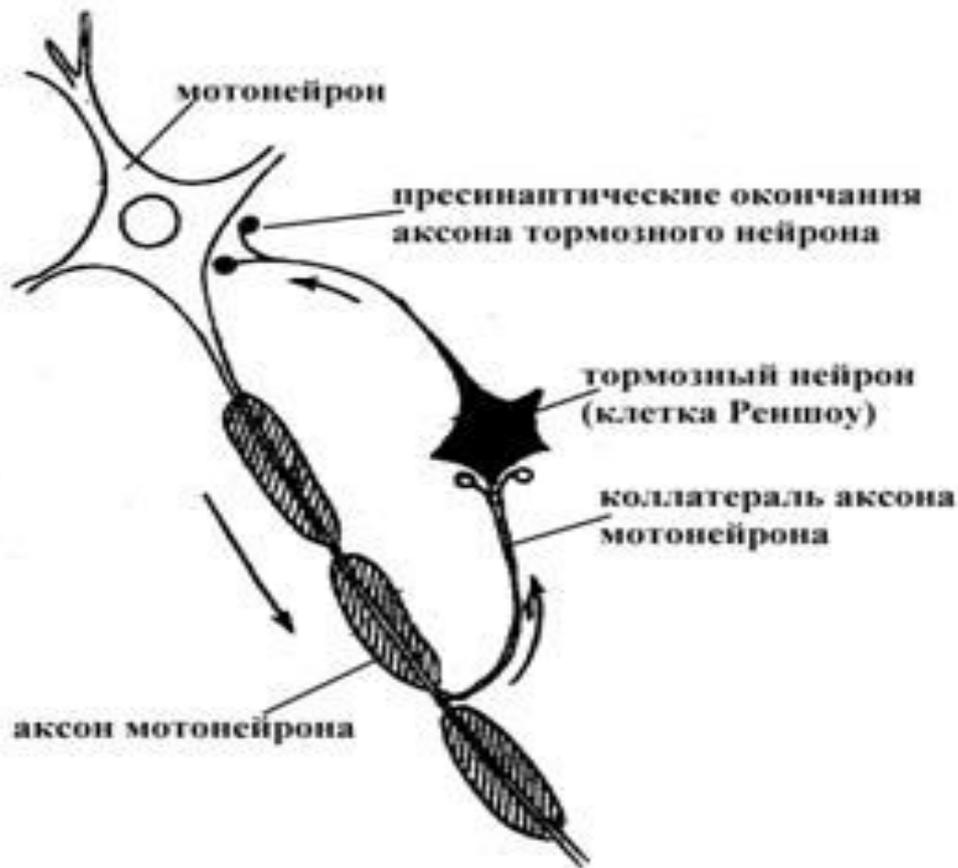


Рис. 1.3. Фазы потенциала действия:
1 – деполяризация, 2 – инверсия (овершут), 3 – реполяризация,
4 – следовая гиперполяризация

В зависимости от строения нейронных сетей различают три вида торможения:



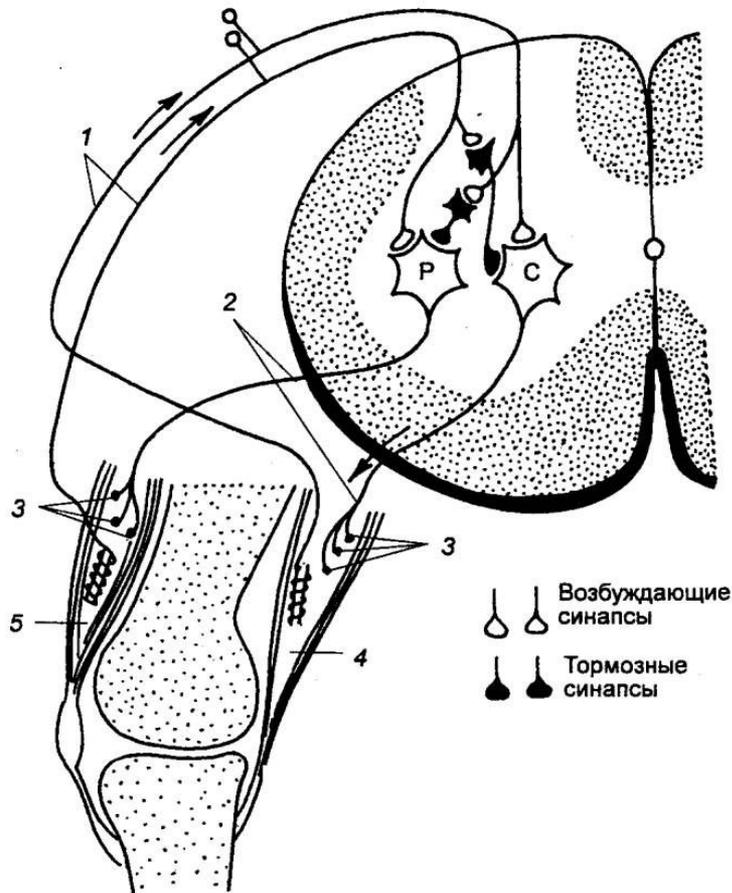
Возвратное торможение



Угнетение активности нейрона, вызываемое возвратной коллатералью аксона нервной клетки с участием тормозного вставочного нейрона.

Например, мотонейрон переднего рога спинного мозга дает боковую коллатераль, которая возвращается назад и заканчивается на тормозных нейронах – клетках Реншоу. Аксон клетки Реншоу заканчивается на том же мотонейроне, оказывая на него тормозное действие (**принцип обратной связи**).

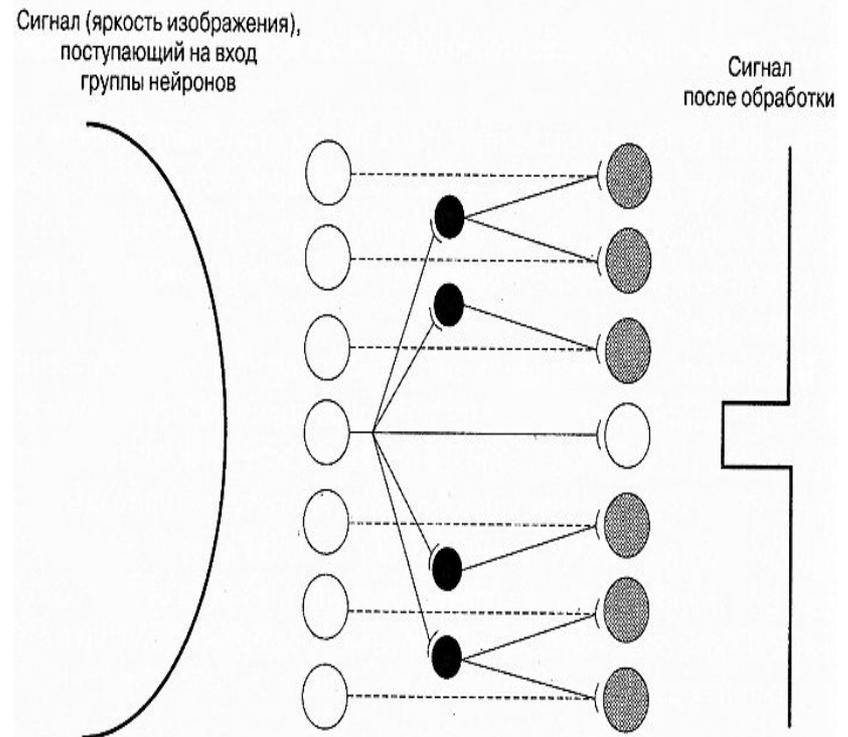
Реципрокное (сопряженное) торможение



- Координированная работа антагонистических нервных центров обеспечивается формированием **реципрокных отношений** между нервными центрами благодаря наличию специальных тормозных нейронов – **клеток Реншоу**.
- 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)

Латеральное торможение

- При латеральном торможении возбуждение, передаваемое через коллатерали аксона возбужденной нервной клетки, активирует вставочные тормозные нейроны, которые тормозят активность соседних нейронов, 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 по нейронному механизму действия может иметь форму как постсинаптического, так и пресинаптического торможения. Играет важную роль при выделении признака в сенсорных системах, коре больших полушарий.



Значение торможения

- • 1 - **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.
- • 2 - **Ограничивают иррадиацию возбуждения** и концентрируют его в определенных отделах ЦНС;
- • 3 - **Охранительное.** Предохраняет нервные клетки от перевозбуждения и истощения. Особенно при действии сверхсильных и длительно действующих раздражителей.

Координация

- В реализации информационно-управляющей функции ЦНС значительная роль принадлежит процессам координации деятельности отдельных нервных клеток и нервных центров.
- Координационная деятельность ЦНС – это согласованная деятельность различных отделов ЦНС с помощью упорядочения распространения возбуждения между ними.
- Основой координационной деятельности является взаимодействие процессов возбуждения и торможения.
- Морфологическая основа координации: *связь между нервными центрами (конвергенция, дивергенция, циркуляция).*

Основные принципы координационного взаимодействия

1. **Принцип реципрокности.** Примером координационного взаимодействия рефлексов является реципрокная иннервация мышц-антагонистов.
2. **Иррадиация** означает способность к распространению нервного процесса (например, болевых ощущений) с места своего возникновения на другие участки центральной нервной системы. Она лежит в основе адаптации.
3. **Общий конечный путь** (принцип «воронки» Шеррингтона). **Конвергенция** нервных сигналов на уровне эфферентного звена рефлекторной дуги определяет физиологический механизм принципа «общего конечного пути».
4. **Обратная связь.** *Положительная* – сигналы, поступающие на вход системы по цепи обратной связи, действуют в том же направлении, что и основные сигналы, что ведет к усилению рассогласования в системе. *Отрицательная* – сигналы, поступающие на вход системы по цепи обратной связи, действуют в противоположном направлении и направлены на ликвидацию рассогласования, т.е. отклонений параметров от заданной программы (П.К. Анохин).
5. **Облегчение.** Это интегративное взаимодействие нервных центров, при котором суммарная реакция при одновременном раздражении рецептивных полей двух рефлексов выше суммы реакций при изолированном раздражении этих рецептивных полей.
6. **Окклюзия.** Это интегративное взаимодействие нервных центров, при котором суммарная реакция при одновременном раздражении рецептивных полей двух рефлексов меньше, чем сумма реакций при изолированном раздражении каждого из рецептивных полей.

7. Доминанта. *Доминантным* называется временно господствующий в нервных центрах очаг (или доминантный центр) повышенной возбудимости в ЦНС. По А.А. Ухтомскому, доминантный очаг характеризуется:

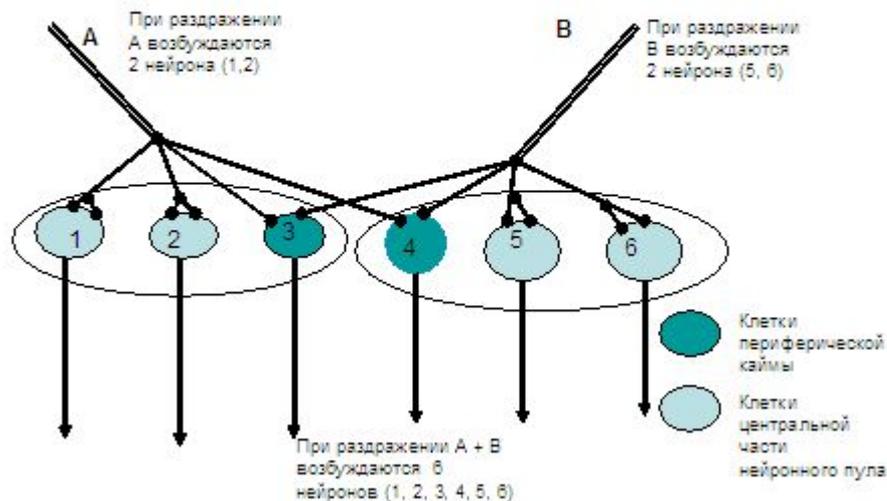
- повышенной возбудимостью,
- стойкостью и инертностью возбуждения,
- способность к суммации возбуждений.
- тормозит другие очаги возбуждения

Принцип доминанты определяет формирование главенствующего возбужденного нервного центра в тесном соответствии с ведущими мотивами, потребностями организма в конкретный момент времени.

Доминанта есть общий принцип работы центральной нервной системы, она определяет освобождение организма от побочной деятельности во имя достижения наиболее важных для организма целей.

8. Субординация. Восходящие влияния преимущественно носят возбуждающий стимулирующий характер, нисходящие носят угнетающий тормозной характер. Эта схема согласуется с представлениями о росте в процессе эволюции роли и значении тормозных процессов в осуществлении сложных интегративных рефлекторных реакций. Имеет регулирующий характер.

Центральное **облегчение** – это эффект когда сила рефлекторной реакции суммарного раздражения нескольких "входов" в центр оказывается больше арифметической суммы отдельных раздражений.



Центральная **окклюзия (закупорка)**. Может наблюдаться в деятельности нервного центра и обратный эффект, когда одновременное раздражение двух афферентных нейронов вызывает не суммацию возбуждения, а задержку, уменьшение силы раздражения. В этом случае суммарная реакция меньше арифметической суммы отдельных эффектов.

