

# Физиология ЦНС



## Торможение

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

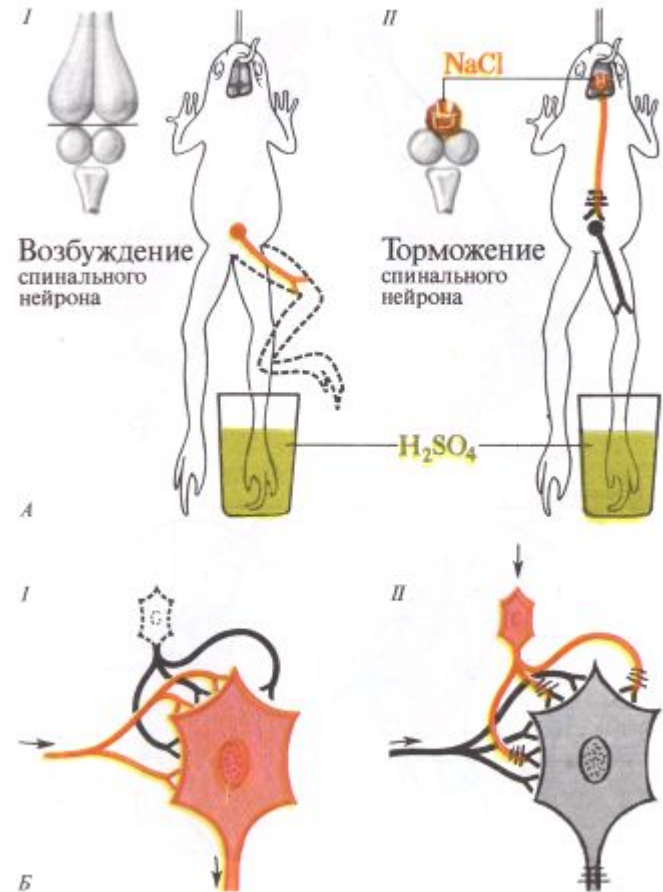
**Торможение - процесс обратимый**

# 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**

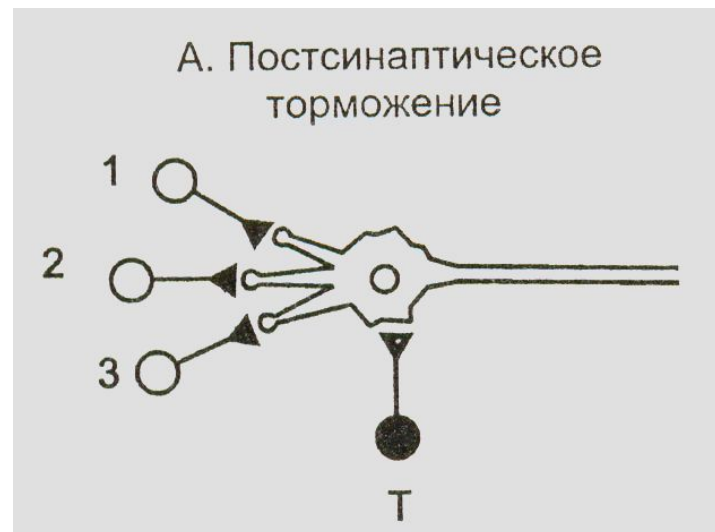
- 1. Пессимальное;
- 2. «Торможение вслед за возбуждением» (Постакивационное)

# Постсинаптическое торможение

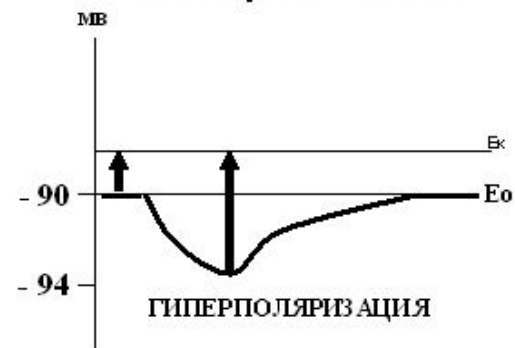
- основной вид торможения, развивающийся в постсинаптической мембране синапсов под влиянием активации *тормозных нейронов*, из пресинаптических окончаний которых освобождается и поступает в синаптическую щель *тормозной медиатор* (глицин, ГАМК).

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**.



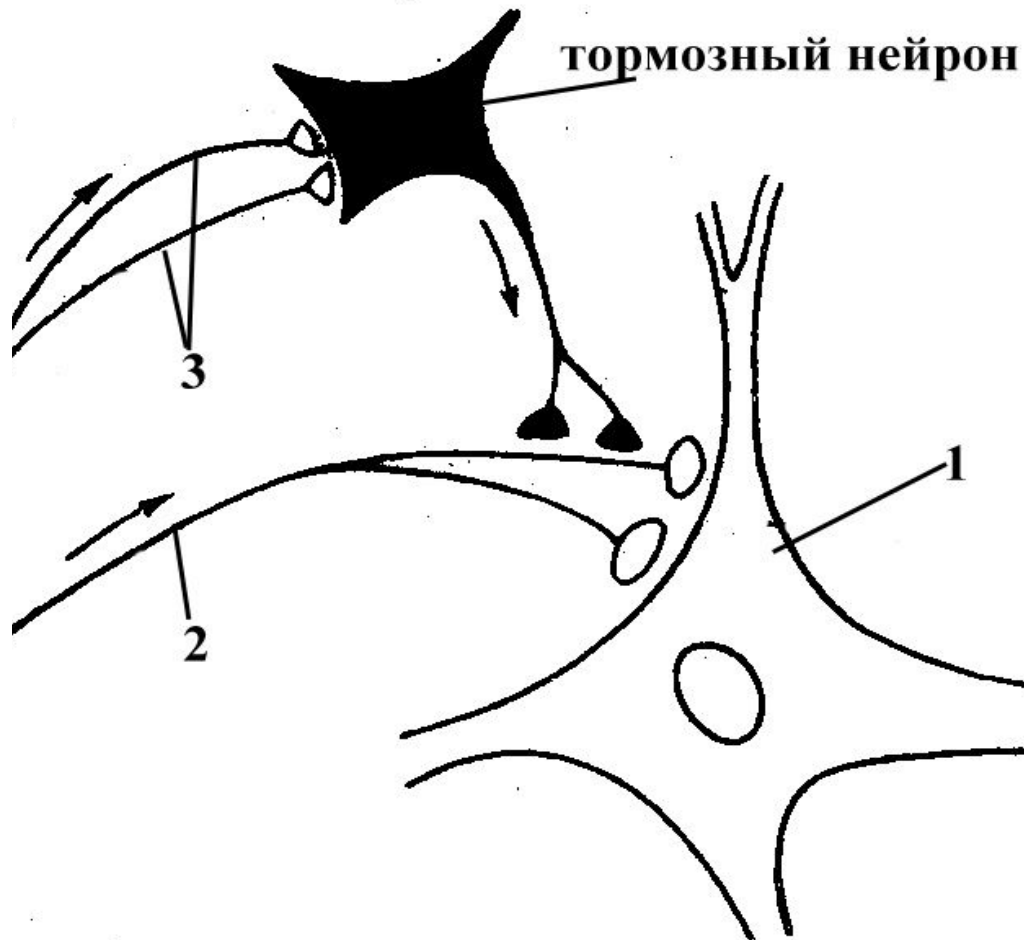
Постсинаптическое торможение  
Тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП)



# 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  $Cl^-$ .

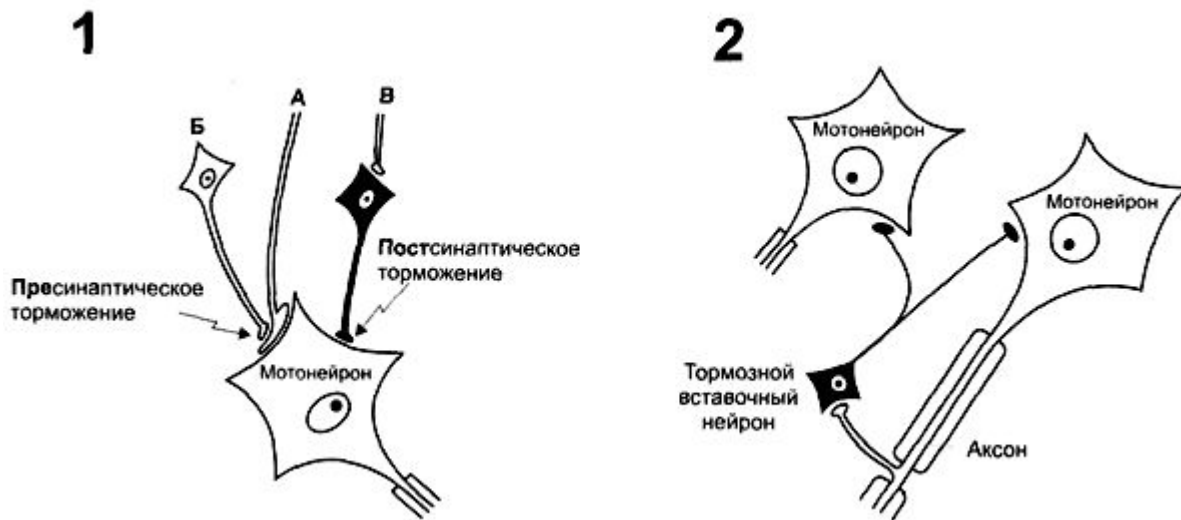




- 1 – возбуждающий нейрон
- 2 – входящий аксон к возбуждающему нейрону
- 3 – входящий аксон к тормозному нейрону

# 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  $\text{Na}^+$ 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 - бичукулином и пикротоксином.

# Пессимальное торможение

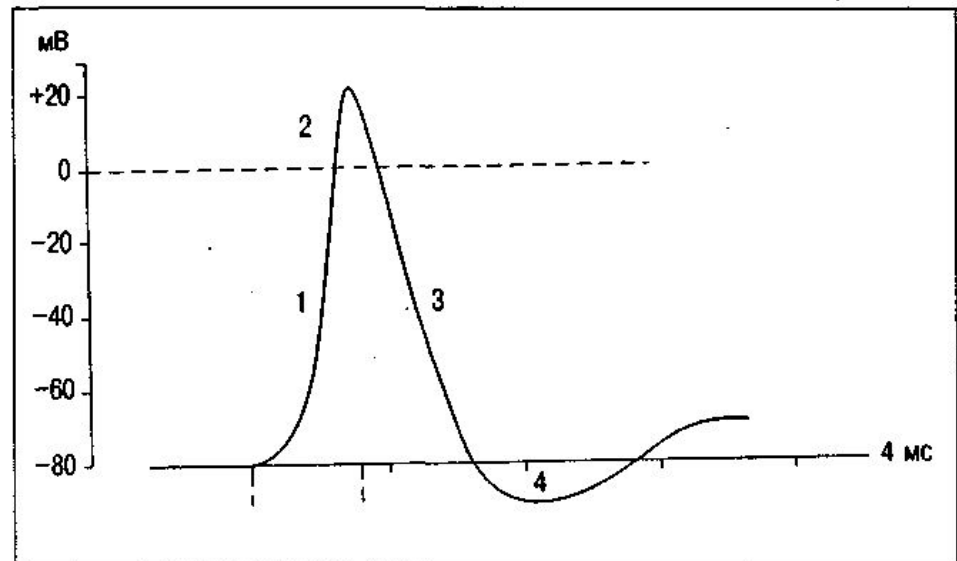
- Представляет собой вид торможения центральных нейронов.
- Наступает при высокой частоте раздражения. Не требует специальных структур.  
Предполагают, что в основе лежит механизм инактивации Na-каналов при длительной деполяризации что и снижает возбудимость мембраны нейрона. (Пример - лягушка, перевернутая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



Торможение по типу пессимума Н.Е. Введенского

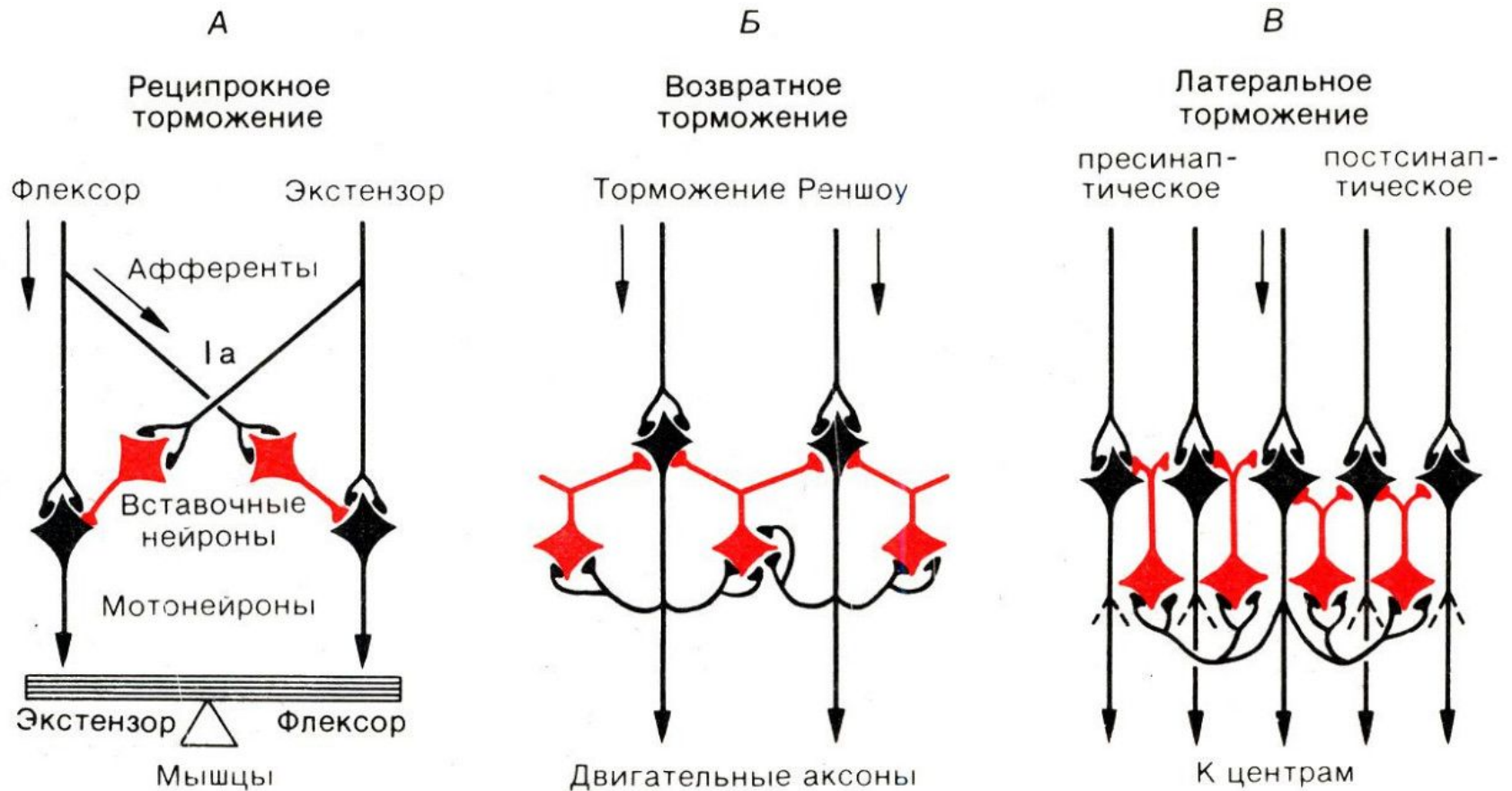
## Торможение «вслед за возбуждением» (постактивационное)

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

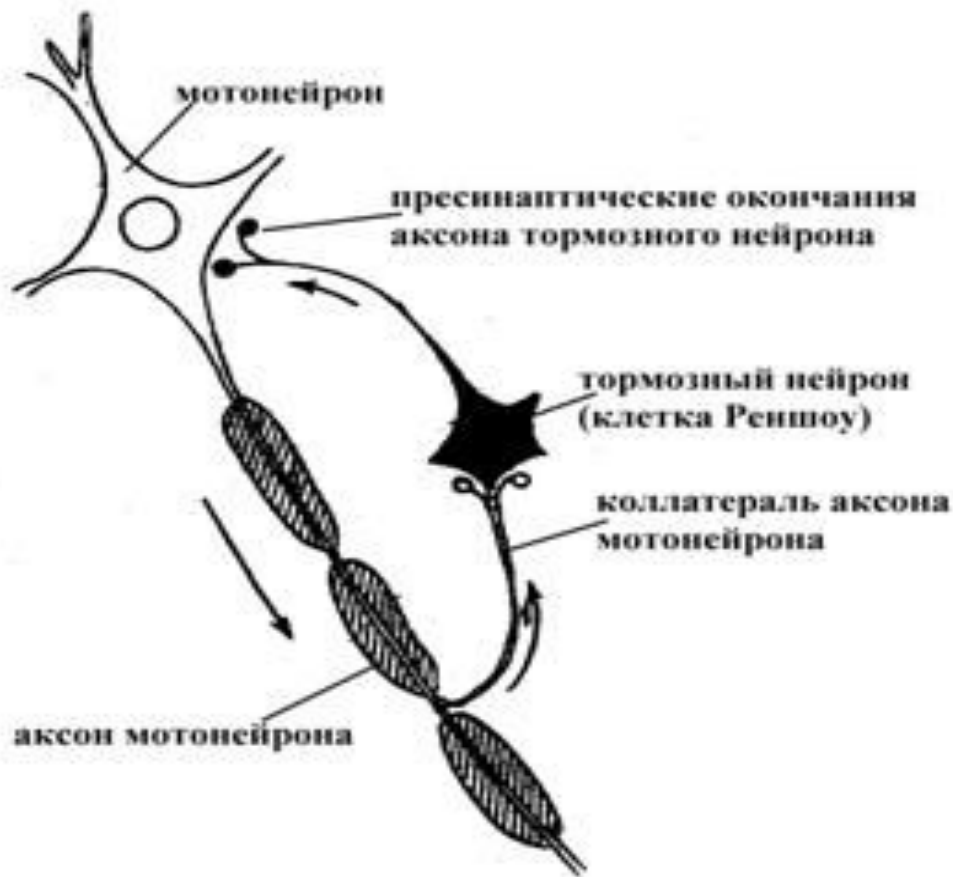


**Рис. 1.3.** Фазы потенциала действия:  
1 – деполяризация, 2 – инверсия (овершут), 3 – реполяризация,  
4 – следовая гиперполяризация

# В зависимости от строения нейронных сетей различают три вида торможения:



# Возвратное торможение

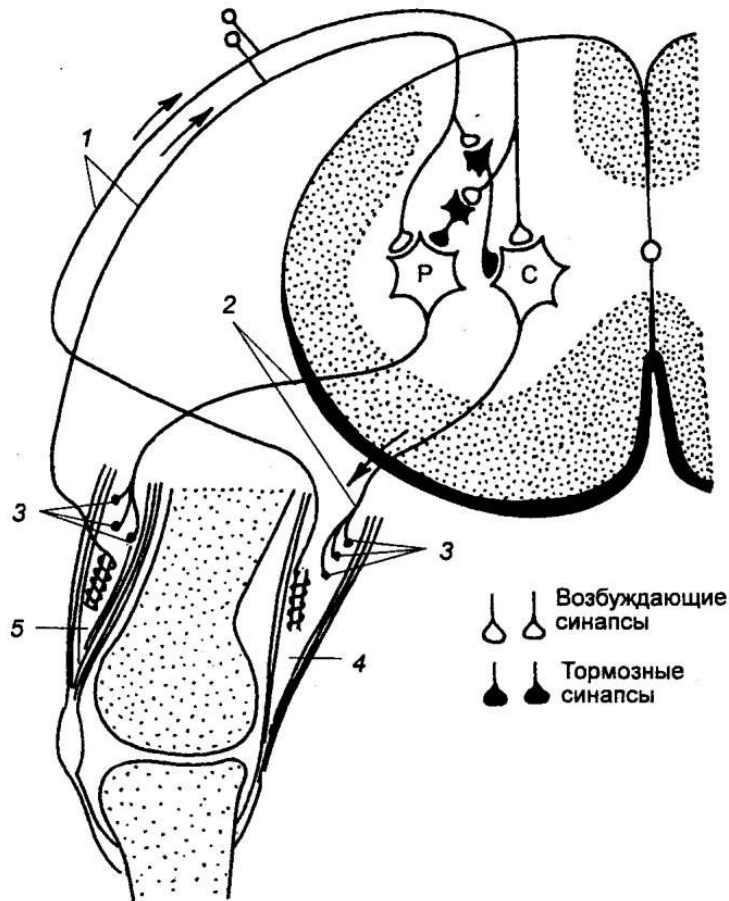


Угнетение активности нейрона, вызываемое возвратной коллатералью аксона нервной клетки с участием тормозного вставочного нейрона.

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

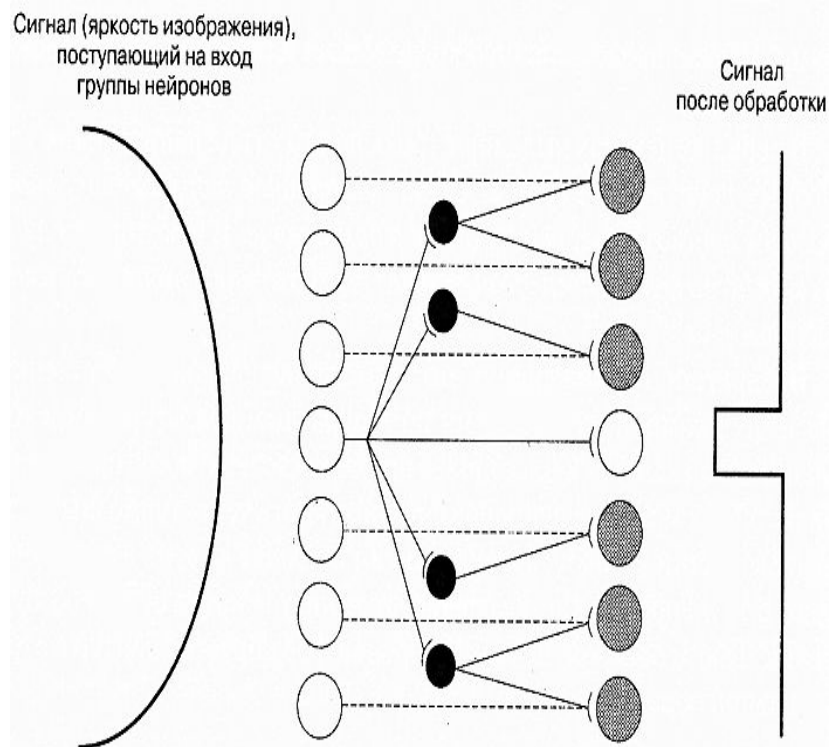


- Координированная работа антагонистических нервных центров обеспечивается формированием **реципрокных отношений** между нервными центрами благодаря наличию специальных тормозных нейронов – **клеток Реншоу**.
- Известно, что сгибание и разгибание конечностей осуществляется благодаря согласованной работе 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:

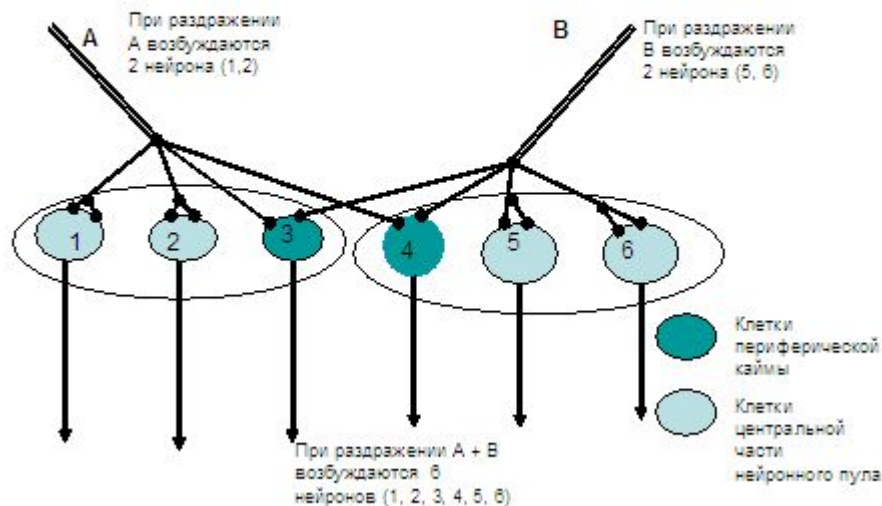
- повышенной возбудимостью,
- стойкостью и инертностью возбуждения,
- способность к суммации возбуждений.
- тормозит другие очаги возбуждения

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.

