

Лекция

Тема: «Физиология нервной системы»

- 1. Физиология спинного мозга.**
- 2. Физиология головного мозга.**
- 3. Возбуждение и торможение в коре головного мозга.**
- 4. Физиология автономной (вегетативной) нервной системы.**
- 5. Концепция П.К. Анохина о формировании поведенческих реакций.**
- 6. Учение о рефлексе. Рефлекторная дуга, ее компоненты, виды, функции.**
- 7. Нервные центры и их свойства.**

1. Физиология спинного мозга

Спинной мозг филогенетически является самым древним отделом центральной нервной системы. Огромное количество **афферентных** чувствительных нервных волокон **входит** в дорсальные рога спинного мозга через дорсальные корешки. На пути **импульсов**, идущих от рецепторов по афферентным волокнам к **спинному мозгу**, лежат **спинномозговые ганглии**. Почти **все эфферентные** нервные волокна организма животных **начинаются** в спинном мозге. Они **выходят** из вентральных рогов спинного мозга в составе вентральных корешков. Вблизи спинного мозга **дорсальные** и **вентральные корешки сливаются**, образуя **смешанные нервы**. Количество чувствительных волокон, оканчивающихся в спинном мозге, превышает в несколько раз число двигательных его волокон. Следовательно, один и тот же **двигательный нейрон** является общим конечным путем для импульсов, поступивших от разных рецепторов.

Спинной мозг выполняет две функции: **рефлекторную** и **проводниковую**.

Рефлекторная функция заключается в выполнении ряда рефлексов.

Проводниковая функция — в проведении импульсов в двух **противоположных** направлениях: по восходящим путям импульсы проводятся от сегментов спинного мозга к вышележащим отделам центральной нервной системы, по нисходящим — от вышележащих отделов к сегментам спинного мозга.

Рефлекторная функция спинного мозга.

В спинном мозге находятся **центры** многих рефлексов. На различных его уровнях (шейном, грудном, поясничном) расположены **центры**, которые участвуют в регуляции движения всех мышц головы, шеи, туловища и конечностей.

Кроме того, на уровне 3—5 шейных позвонков лежит **центр диафрагмы**, а в крестцовом отделе — **центры дефекации** и **мочеполовых рефлексов**. От спинного мозга отходят часть парасимпатических и все симпатические волокна, поэтому он принимает участие в процессах, происходящих во внутренних органах, в регуляции сосудистого тонуса, тканевого обмена, расширения зрачков, отделения пота.

Чистых рефлексов спинного мозга нет. Они в нормальных условиях всегда испытывают влияние высших отделов центральной нервной системы.

Проводниковая функция спинного мозга.

Второй важной функцией спинного мозга является **проведение импульсов**. Она осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон. **Проводящие пути спинного мозга подразделяются** на: **нисходящие** и **восходящие**. Одни из них, короткие, соединяют соседние сегменты спинного мозга, другие, длиннее, связывают более удаленные участки спинного мозга, многие же идут на большое расстояние — в головной мозг и в обратном направлении.

Восходящие пути спинного мозга.

Пучки Голля и Бурдаха, образующие задние столбы спинного мозга, несут импульсы тактильной и проприоцептивной чувствительности. Они идут в спинном мозге, не прерываясь и не перекрещиваясь, и оканчиваются в продолговатом мозге у одноименных ядер (Голля и Бурдаха). Волокна последних направляются к соответствующим клеткам зрительных бугров противоположной стороны, отсюда начинается третий нейрон, аксоны которого идут к коре больших полушарий.

Некоторые из волокон Голля и Бурдаха не доходят до продолговатого мозга и оканчиваются на различных уровнях в сером веществе спинного мозга.

Латеральный и вентральный спинно-таламические тракты проводят импульсы болевой и температурной чувствительности. Они прерываются и перекрещиваются в спинном мозге на уровне сегмента, в который они только что вступили. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх и образующие там синаптическую связь с нервными клетками. Аксоны последних несут импульсы в кору больших полушарий.

Дорсальный спинно-мозжечковый тракт, или пучок Флексига, расположен в задней наружной части боковых столбов спинного мозга. Волокна этого тракта являются аксонами клеток, лежащих в задних рогах у их основания, преимущественно на той же стороне. Оканчивается этот пучок у клеток коры мозжечка и несет импульсы от рецепторов мышц и связок конечностей. Дорсальный спинно-мозжечковый тракт особенно хорошо развит у копытных.

Вентральный спинно-мозжечковый тракт, или пучок Говерса, находится в передней наружной части боковых столбов. Он образован аксонами клеток, лежащих в задних рогах спинного мозга той же и противоположной стороны. Эти волокна доходят до мозжечка и несут импульсы от мускулатуры туловища.

Нисходящие пути спинного мозга.

Кортико-спинальные, или пирамидные, тракты берут начало от двигательной зоны коры больших полушарий. Волокна перекрещенного пирамидного пути переходят на противоположную сторону в нижней части продолговатого мозга, а прямого — идут, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только там переходят на противоположную сторону. Оканчиваются эти тракты у двигательных клеток передних рогов. Пирамидные пути развиты тем сильнее, чем выше организована кора мозга.

Рубро-спинальный тракт Монакова образован волокнами, которые являются отростками клеток красного ядра среднего мозга. Эти волокна еще в среднем мозге полностью переходят на противоположную сторону, а в спинном мозге проходят в боковых столбах. Рубро-спинальный тракт проводит импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, полосатого тела к мотонейронам спинного мозга.

Вестибуло-спинальные тракты. Из двух вестибуло-спинальных трактов один (перекрещенный) начинается в медиальном ядре вестибулярного нерва, а другой (неперекрещенный) — начинается в латеральном ядре этого нерва. Первое ядро находится в продолговатом мозге, второе — в области моста. Волокна этих трактов оканчиваются в вентральных рогах спинного мозга. По ним идут импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам, регулирующие тонус мускулатуры, согласованность движений и равновесие.

2. Физиология головного мозга

Продолговатый мозг связан со всеми частями тела через спинной мозг и через собственные, отходящие от его ядер нервы. Продолговатый мозг, так же как спинной, выполняет две основные функции: рефлекторную и проводниковую.

Механизм рефлекторной деятельности продолговатого мозга принципиально не отличается от подобной функции спинного, но биологическое значение ее несравненно выше. В продолговатом мозге находятся такие жизненно важные центры, как дыхания, сердечной деятельности, сосудодвигательный, рефлексов сосания, жевания, слюноотделения, глотания, отделения желудочного и поджелудочного соков, рвоты, кашля, чихания, углеводного обмена, ядро Дейтерса и др.

Проводящие пути продолговатого мозга и варолиева моста являются частью восходящих и нисходящих трактов. Некоторые из них перекрещиваются и прерываются в продолговатом мозге. Имеются и более короткие проводящие пути, которые идут в пределах продолговатого мозга.

Из области продолговатого мозга и варолиева моста выходят следующие черепномозговые нервы: тройничный, отводящий, лицевой, слуховой, языко-глоточный, блуждающий, добавочный и подъязычный.

Продолговатый мозг играет большую роль в регуляции мышечного тонуса. Скелетные мышцы находятся в несколько сокращенном состоянии — в тонусе. За счет этого тонуса преодолевается действие силы тяжести, и тело сохраняет равновесие.

Тонус скелетных мышц имеет рефлекторную природу. Начало дуги этого рефлекса лежит в мышцах и сухожилиях. От заложенных здесь рецепторов (проприорецепторов) импульсы по афферентным нервам поступают в соответствующие центры, а оттуда по эфферентным нервам к мышечным волокнам и вызывают их тоническое сокращение.

Одним из важнейших центров регуляции мышечного тонуса является ядро Дейтерса продолговатого мозга.

Благодаря участию продолговатого мозга в регуляции тонических рефлексов он имеет большое значение в двигательных функциях организма, в осуществлении таких актов, как стояние и ходьба, для которых необходима интегративная деятельность центральной нервной системы.

Варолиев мост выполняет в основном проводниковую функцию, связывая вышележащие и нижележащие отделы центральной нервной системы между собой и с мозжечком. В нем также расположен центр пневмотаксиса, участвующий в регуляции дыхания.

Средний мозг млекопитающих состоит из двух частей: дорсальной и базальной.

Дорсальная часть представляет собой четверохолмие, в котором расположены центры зрительных и слуховых ориентировочных рефлексов. При их участии осуществляется поворот глаз и головы в сторону зрительных и поворот ушей и головы в сторону звуковых раздражений. Причем пара передних бугров четверохолмия связана с ориентировочными зрительными рефлексами, а пара задних — с акустическими.

Базальная часть среднего мозга — это его ножки. На поперечном разрезе видно, что каждая ножка состоит из трех частей: покрышки, черной субстанции и основания.

Покрышка это продолжение дорсальной части моста, в ней находятся красные ядра и ядра блокового и глазодвигательного нервов. Эти нервы идут к мышечному аппарату глазного яблока.

Черная субстанция — ее тесная связь с полосатыми телами свидетельствует об участии в регуляции движений.

Основание ножки состоит из волокон нисходящих и восходящих трактов.

Исключительное значение в **среднем мозге** млекопитающих приобретает **красное ядро** — крупное скопление серого вещества, имеющее **обширные связи** с выше- и нижележащими отделами центральной нервной системы. **Красное ядро** играет большую роль в координации двигательных актов.

Тонические рефлексы ствола мозга.

Промежуточный, продолговатый и средний мозг объединяется в ствол мозга.

Тонические рефлексы являются важнейшей функцией ствола мозга, и, в частности, **продолговатого и среднего мозга.** Эти рефлексы детально изучил и классифицировал голландский исследователь Р. Магнус.

Вся совокупность разнообразных тонических рефлексов была **разделена Р. Магнусом на две большие группы:** 1) **статические рефлексы** и 2) **статико-кинетиические.**

Статические рефлексы проявляются при спокойном стоянии, лежании или сидении в различных положениях. Они, в свою очередь, разделяются на две группы: 1) **рефлексы положения**, или **позы** и 2) **выпрямительные**, или **установочные.** В этом случае рефлекторные реакции происходят при нарушении положения тела, не производящего движений.

Стато-кинетиические рефлексы проявляются у животного в состоянии движения: при угловом ускорении (например, при вращении) или линейном ускорении, как нарастающем, так и убывающем.

Рефлексы позы состоят в перераспределении тонуса мышц конечностей при изменении положения головы, когда раздражаются рецепторы мышц и связок шеи и рецепторы вестибулярного аппарата. Эти рефлексы обеспечивают сохранение равновесия тела. Они осуществляются при помощи **центров спинного и продолговатого мозга.** Вышележащие отделы центральной нервной системы их в той или иной степени **тормозят.**

Рефлексы позы можно наблюдать у животного, которое срывает листочки с дерева, всегда вытягиваются передние конечности и подгибаются задние, голова при этом приподнята. Если же животное наклоняет голову, то сгибаются его передние конечности, а задние выпрямляются. При повороте головы конечности той стороны, куда повернута голова, выпрямляются, а конечности противоположной стороны сгибаются. Все эти **рефлексы** способствуют сохранению **равновесия** и направлены на то, чтобы удержаться, не упасть под действием силы тяжести.

Выпрямительные рефлексы способствуют восстановлению нормальной позы тела, если она оказалась нарушенной. В яркой форме они проявляются у

грызунов. Какое бы положение ни придавали телу морской свинки, она всегда повернет голову теменем кверху. Морские свинки, мышцы не могут лежать, свернувшись клубочком, как кошка. Однако и у кошки проявляются выпрямительные рефлексы. Если ее перевернуть на спину, она сделает ряд последовательных движений и встанет на ноги.

Стато-кинетические рефлексы, согласно классическим исследованиям Магнуса, начинаются с одного рецептивного поля — с **рецепторов полукружных каналов внутреннего уха**. Центром стато-кинетических рефлексов является красное ядро среднего мозга.

Высокоорганизованные животные, имеющие **развитую кору больших полушарий**, способны подавлять лабиринтные и проприоцептивные рефлексы. Это обусловлено тем, что вышележащие отделы центральной нервной системы — **мозжечок, ретикулярная формация, таламус, подкорковые ядра и кора больших полушарий** — оказывают **тормозящее** влияние на **тонические рефлексы ствола мозга**. Чем большее развитие получает **высший отдел** — кора больших полушарий, тем **свободнее и разнообразнее** становятся движения. На первый план вместо жесткофиксированных **тонических рефлексов** выступают изменчивые сложные приобретенные двигательные реакции.

Мозжечок. Большое значение в регуляции мышечного тонуса и координации движений имеет также **мозжечок**.

Участие **мозжечка** в регуляции произвольных движений обусловлено существованием **тесной взаимосвязи между мозжечком и корой больших полушарий**, они оказывают определенное влияние друг на друга. Чем больше развита **кора**, тем больше развит **мозжечок**: у приматов он сформирован лучше, чем у низших млекопитающих. Анатомические связи его с корой также лучше выражены у высших животных. Чем значительнее роль коры в **моторике животного**, тем большее значение приобретает **мозжечок**. Все это дает право считать **мозжечок помощником коры** при выполнении сложнокоординированных уточненных двигательных актов. Данная помощь состоит, прежде всего, в том, что **мозжечок подавляет поток возбуждений**, идущий по экстрапирамидной системе, и тем самым **освобождает «дорогу» для быстрых и точных импульсов** пирамидных путей.

Кроме регуляции двигательных функций организма, **мозжечок** оказывает **влияние на вегетативные функции**. Многочисленными исследованиями Л. А. Орбели было показано, что раздражение мозжечка часто сопровождается симпатическими эффектами: **расширением зрачков, повышением артериального давления, учащением пульса, восстановлением работоспособности утомленных мышц**. В мозжечке лежат центры симпатической и парасимпатической иннервации.

Промежуточный мозг.

Промежуточный мозг состоит из гипоталамуса, таламуса и эпителиаламуса.

Таламус, или зрительные бугры, — самая большая часть промежуточного мозга, включающая большое количество **ядер** (около 40). С правой и левой стороны ядра таламуса образуют стенки третьего желудочка мозга. **Огромным числом** самых разнообразных нервных путей **таламус связан со всеми отделами головного и спинного мозга**.

Зрительные бугры являются своеобразными **воротами**, через которые обязательно должны пройти направляющиеся в кору больших полушарий **афферентные сигналы**. К ядрам таламуса стекается **информация от различных рецепторов**: **тактильных, проприоцептивных, температурных, болевых, вкусовых**. В коленчатые тела, которые функционально входят в состав зрительных бугров, приходят **импульсы от рецепторов органов зрения и слуха**. Таким образом, все чувствительные импульсы, за исключением части обонятельных, проходят в кору больших полушарий через область зрительных бугров.

Зрительные бугры участвуют в регуляции мышечного тонуса. При перерезке мозга по передней границе таламуса наблюдается повышение мышечного тонуса. Этот тонус, в отличие от контракильного тонуса продолговатого мозга, получил название пластического, так как мышцы становятся чрезвычайно пластичными. **Пластический тонус имеет большое значение**, так как он освобождает организм от необходимости непрерывно удерживать все свои **мышцы в очень напряженном состоянии** и сохранять всегда одну определенную позу. Благодаря пластическому тонусу животное может принимать различные **позы** в зависимости от условий и оставаться в них, а не быть всегда строго фиксированным в одном положении.

В **эпиталамусе** находятся обонятельный центр и железа внутренней секреции — **эпифиз**.

Гипоталамус, или **подбугорье**, — одно из древнейших образований в головном мозге. Его можно встретить **сформированным** и морфологически и функционально у всех хордовых. **Гипоталамус** имеется у рыб, рептилий. Он отчетливо представлен у птиц и особенно **хорошо развит у млекопитающих**.

Гипоталамус, расположенный под зрительными буграми, занимает в мозгу очень небольшое пространство, но, несмотря на это, он состоит из большого количества ядер (паравентрикулярное, супраоптическое, серый бугор, сосцевидное тело и т. д.). У млекопитающих наиболее развит серый бугор.

Гипоталамус связан со всеми отделами центральной нервной системы: **эфферентные пути** от него идут к зрительным буграм и гипофизу, спускаются к **среднему, продолговатому и спинному мозгу**, оканчиваясь на клетках, аксоны которых образуют **преганглионарные волокна вегетативной нервной системы**. **Афферентные импульсы** поступают в **ядра гипоталамической области** главным образом из зрительных бугров, через которые в **подбугорье** проходят также **волокна от обонятельной, премоторной и двигательной зон коры мозга**. Не исключена и **прямая связь ядер гипоталамуса с корой**, в частности с филогенетически наиболее старым отделом — **обонятельными долями**. **Подбугорье** является промежуточным звеном между зрительными буграми и корой мозга, с одной стороны, и **вегетативной системой** — с другой. Поэтому **гипоталамус** принимает самое **активное участие в регуляции вегетативных функций**. Этот небольшой участок у основания мозга является средоточием регуляции вегетативных функций организма, отсюда непрерывно поступают импульсы к периферическим отделам вегетативной нервной системы. Именно в **гипоталамусе** происходит координация деятельности вегетативной нервной системы, **согласование функций эндокринных желез** и объединение **нейрогуморальных механизмов**.

Гипоталамус участвует в терморегуляции. В **подбугорье** сосредоточены центры, участвующие в **регуляции** различных видов обмена веществ: **белкового, жирового, углеводного, водно-солевого**.

Гипоталамус находится под постоянным контролем высележащих **центров** головного мозга, с которыми он анатомически и функционально связан как прямыми нервными связями, так и при помощи ретикулярной формации.

Базальные, или подкорковые, ядра.

Подкорковые ядра — это скопления клеток, расположенных в **белом веществе** между корой больших полушарий и зрительными буграми. К ним относятся: **хвостатое ядро** и **скорлупа**, объединенные в одно анатомическое образование — **полосатое тело**.

Базальные ганглии имеют отношение к **регуляции движения**. **Базальные ганглии участвуют в проявлении инстинктов**. Последние являются врожденными формами поведения, обеспечивающими такие жизненно необходимые **функции организма**, как питание (пищевой инстинкт), устранение от повреждающих агентов (оборонительный инстинкт), продолжение рода (половой и родительский инстинкты) и т. д.

Физиологическую основу инстинктов составляют сложнейшие безусловные цепные **рефлексы**, центры которых лежат в базальных ганглиях (полосатое тело) и ядрах промежуточного мозга.

Ретикулярная формация.

В центральной нервной системе, наряду с серым и белым веществом, имеется еще и так называемое **сетчатое вещество**. Оно представляет собой диффузные скопления клеток разнообразной формы, окруженные многочисленными волокнами, которые идут в различных направлениях и образуют подобие **сети**. **Сетчатое вещество** имеется во многих отделах центральной нервной системы. В **спинном мозге** оно располагается в боковых стволах между передними и задними рогами. Особенно хорошо **сетчатое вещество** представлено в шейной части. В **стволе мозга** скопления данного вещества еще более значительны. Они занимают его медиальную часть, сердцевину, и доходят до зрительных бугров. Отдельные участки этого вещества имеются в **зрительных буграх** и **гипоталамусе**. Следовательно, **сетчатое вещество образует систему**. Однако, контуры ее расплывчаты, диффузны, но все-таки это целая система.

Сетчатая, или ретикулярная, формация была впервые описана Дейтерсом, который дал ей такое название. В XX в. гистологи очень подробно изучили её структуру. Клетки и ядра **ретикулярной формации** необычайно разнообразны по форме. Например, только на уровне нижней части **продолговатого мозга** насчитывается около 90 различных ядер. Такого разнообразия ядер нет, ни в каком другом отделе центральной нервной системы. Это говорит о многообразии функций ретикулярной формации. Каждый нейрон ретикулярной формации может отвечать на раздражение самых различных рецепторов — **зрительных, слуховых, тактильных, температурных** и других, т. е. реакции нейронов этой системы «неспецифичны». Однако, **один нейрон** может быть более чувствителен к зрительным раздражениям, **другой** — к болевым, **третий** — к звуковым и т. д.

Ретикулярная формация состоит из двух частей: **нисходящей** и **восходящей**.

По нисходящим путям ретикулярной формации, которые идут из **среднего и продолговатого мозга** к **мотонейронам спинного мозга**, **передаются импульсы** либо **облегчающие**, **активирующие**, либо **тормозящие функцию скелетных мышц**. **Нисходящая система оказывает влияние** не только на **скелетную мускулатуру**, но и на **внутренние органы**. Эти влияния передаются через нейроны вегетативной нервной системы. Представлены многочисленные **доказательства регулирующих влияний сетчатой системы** на **деятельность сердца, сосудов, органов пищеварения, дыхания, выделения** и т. д. **Большое значение** в этом отношении имеет воздействие **ретикулярной формации** на **секрецию эндокринных желез**, в первую очередь **гипофиза**. Все вегетативные процессы находятся под контролем ретикулярной формации.

По восходящим путям ретикулярной формации передаются активирующие импульсы в кору больших полушарий. Следовательно, к давно известной **классической афферентной системе**, несущей импульсы в **кору мозга**, добавилась **вторая афферентная система** — **восходящий отдел ретикулярной формации**. Классическую систему называют специфической, ретикулярную — неспецифической. **Специфическая система** оказывает строго **локальные влияния**, так как ее окончания в коре приходятся на **определенные проекционные зоны**. **Неспецифическая система** влияет на кору преимущественно **диффузно**: ее окончания широко **разбросаны по всей коре**.

Ретикулярная формация необычайно **чувствительна к гуморальным влияниям**. В ее переднем отделе **найлены такие участки**, клетки которых являются **нейросекреторными** и **выделяют адреналин и норадреналин**.

С **сетчатой системой** связано **проявление различных эмоций**.

Лимбическая система.

Свое название **лимбическая система** получила от латинского слова лимбус (край, кайма). Она как бы окружает, опоясывает ствол мозга. В **состав лимбической системы входят нервные структуры**, расположенные на внутренней, медиальной стороне больших полушарий: **поясная извилина, извилина гиппокампа, гиппокамп, крючковидная извилина, миндалевидный комплекс, зубчатая фасция, сосцевидное (мамиллярное) тело, свод, передние ядра зрительных бугров**.

Лимбическая система принимает участие в **регуляции вегетативных процессов**. К ней идут афферентные импульсы из всех внутренних органов. На основании этой информации через гипоталамус и периферические отделы вегетативной нервной системы она регулирует и координирует деятельность внутренних (висцеральных) органов, процессы обмена веществ, эндокринные функции, способствует поддержанию гомеостаза.

В **лимбической системе, гипоталамусе и ретикулярной формации** расположены центры, управляющие эмоциями.

3. Возбуждение и торможение в коре головного мозга

Нормальная деятельность коры головного мозга осуществляется в результате взаимодействия процессов **возбуждения** и **торможения**. **Возбуждение** ведет к **выработке и проявлению условных рефлексов**, а **торможение** — к их

подавлению. Различают два основных вида торможения условных рефлексов: безусловное и условное.

Безусловное торможение возникает **быстро**, без предварительной выработки и **удерживается** сравнительно **недолго**.

Безусловное торможение имеет две разновидности: внешнее и запредельное.

Внешнее торможение возникает всегда, **когда в коре головного мозга** появляется **новый очаг возбуждения**. Его возникновение **зависит** от действия **как внешних, так и внутренних раздражителей**. Например, у собаки выработан прочный слюноотделительный рефлекс на звонок. Зазвенел звонок, а в это время громко хлопнули дверью. Слюна не потечет.

Запредельное торможение образуется при увеличении силы или продолжительности действия раздражителя. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс на звонок, а затем звонок сделать **очень сильным**, то слюна **отделяться не будет**. То же самое произойдет, если **звонок средней силы** сделать **очень продолжительным**. Это происходит потому, что **нервные клетки** имеют **предел работоспособности**. Когда данный предел **превышен процесс возбуждения** в нервных клетках сменяется **процессом торможения**. **Запредельное торможение** — это защитный механизм. **Безусловное** (или врожденное) торможение свойственно не только коре, но и другим, низшим отделам центральной нервной системы.

Условное, или внутреннее, торможение. Это особый вид торможения, специфический для нервных клеток коры. Он **присущ только коре больших полушарий**.

Условное торможение вырабатывается постепенно и сохраняется относительно долго. Оно формируется обычно при систематическом **неподкреплении условного раздражителя безусловным**. **Неподкрепляемый раздражитель вызывает процесс торможения** в тех же самых клетках коры, в которых он **раньше вызывал процесс возбуждения**. **Центр условного раздражителя затормаживается** не из другого центра, а **торможение возникает внутри** этого же центра, **поэтому этот вид торможения** и называют **внутренним**.

В зависимости от того, как осуществляется неподкрепление условного раздражителя безусловным, различают **четыре вида внутреннего торможения**:

1. угасание,
2. дифференцировка,
3. условный тормоз,
4. запаздывание.

1. Угасание. Если **условный раздражитель повторять** через короткие промежутки времени **несколько раз** без сопровождения безусловного раздражителя, то **величина условного рефлекса будет все меньше и меньше**, и, наконец, **условный рефлекс исчезнет** совсем. Теперь действие условного раздражителя в **центре условного рефлекса вызывает** не процесс **возбуждения**, как раньше, а процесс **торможения**.

2. Дифференцировка. Если использовать **неподкрепляемый раздражитель, близкий по своей природе к условному раздражителю**, то он **вызовет условный рефлекс почти такой же величины, как и условный раздражитель**. Но если **данный раздражитель применить несколько раз без подкрепления**, то это

приведет не к возбуждению, а к торможению. Например, у собаки выработан условный рефлекс слюноотделения на зажигание лампочки. Затем начинают подавать новый раздражитель — мигание лампочки, но пищей его не подкрепляют. После нескольких повторений мигание лампочки перестает вызывать слюноотделение. Мигание лампочки становится тормозным условным раздражителем. Под действием этого раздражителя в коре головного мозга образуется торможение. Следовательно, дифференцировка вырабатывается при повторном подкреплении одного сигнала и неподкреплении другого. Чем ближе по своим свойствам эти раздражители, тем тоньше дифференцировка. В лаборатории И. П. Павлова было установлено, что собаки способны отличить 100 ударов метронома в минуту от 96.

3. Условный тормоз. Если к раздражителю, при помощи которого выработан положительный условный рефлекс, прибавить еще какой-нибудь агент и эту комбинацию не подкреплять, то она постепенно становится недействительной. Например, у собаки сформирован слюноотделительный условный рефлекс на вид вертящегося предмета (вертушки). Начиная применять вертушку вместе с тоном «до», и эту комбинацию не подкрепляют. Вначале благодаря прочно выработанному рефлексу на вертушку животное дает положительную реакцию. Затем развивается внутреннее торможение и собака начинает отличать положительный раздражитель от неподкрепляемой комбинации. По механизму возникновения условный тормоз принципиально не отличается от дифференцировки. И здесь происходит анализ раздражителей, в какой-то степени сходных и, в какой-то степени, отличных.

Внутреннее торможение типа условного тормоза вырабатывается лишь в том случае, если прибавочный агент и положительный условный раздражитель сливаются друг с другом во времени. Если действие этого агента прекращать раньше чем за 10 с до начала действия положительного условного раздражителя, то на него образуется условный рефлекс второго порядка.

4. Запаздывание. Когда между началом действия условного раздражителя и подкреплением проходит более или менее значительное время (2—3 мин), то условный рефлекс отодвигается к моменту безусловного подкрепления. В этом случае эффект от действия условного раздражителя состоит из двух фаз: начальной — недействительной и второй — действительной. В недействительную фазу в корковом центре условного раздражителя развивается внутреннее торможение, которое получило название запаздывания. Так, если при выработке слюноотделительного условного рефлекса на звонок подкрепление кормом производить через 3 мин после начала звучания звонка, то слюноотделение будет начинаться тоже через такое же время.

4. Физиология автономной (вегетативной) нервной системы

Все центробежные волокна подразделяются на две большие группы.

К первой группе относят двигательные волокна скелетных мышц. Их называют соматическими или анимальными, так как с ними связаны характерные для животных функции движения.

Вторую группу составляет остальная масса нервных волокон, получивших название вегетативных. Под их влиянием находятся процессы пищеварения, кровообращения, выделения, размножения, обмена веществ, то есть процессы,

которые в равной мере свойственны как животным, так и растительным организмам. Иногда **вегетативную** систему называют **автономной**, подчеркивая **независимость вегетативных функций** от **центральных влияний**. Но это фактически неверно, так как существует самая тесная **взаимосвязь** между **соматической и вегетативной системами**.

Вегетативная нервная система, которую делят на два **отдела** — **симпатический** и **парасимпатический**, обладает рядом структурных и функциональных особенностей:

1. **Вегетативные волокна** **выходят** из центральной нервной системы **не на всем протяжении**, а **только в некоторых ее участках**. Так, **парасимпатические волокна** **начинаются** в **среднем мозге** (глазодвигательный нерв), **продолговатом** (лицевой, языкоглоточный, блуждающий), а также **отходят** от **2—4-х крестцовых сегментов спинного мозга**; **волокна симпатического отдела** **начинаются** в клетках боковых рогов грудно-поясничной части спинного мозга (от 1-го грудного по 3—4-й поясничный сегмент).

В **противоположность** этому **соматические нервные волокна** **равномерно** **распределены** на всем протяжении стволовой и спинномозговой частей **центральной нервной системы**, **начиная** с области четверохолмия и **заканчивая** крестцовым отделом **спинного мозга**. Они **выходят из всех сегментов** и **распределяются на периферии**.

2. **Вегетативные волокна** **очень тонки** (5—7 мкм в диаметре) и большей частью **лишены миелиновой оболочки**. **Соматические** же нервы состоят из **толстых волокон** (12—14 мкм в диаметре) с очень **сильно развитой мякотной оболочкой**.

3. **Вегетативные волокна** **менее возбудимы**, и возбуждение по ним распространяется с **меньшей скоростью** (1—30 м/с), чем по **соматическим** (60—120 м/с).

4. **Волокна** центробежного нейрона **вегетативной нервной системы** **после выхода** из **центральной нервной системы** **не доходят** до **иннервируемого органа**, как у **соматической системы**, а **заканчиваются** в **вегетативных ганглиях**. От ганглиев **начинается второй нейрон**, **волокна которого уже доходят** до органа. **Волокна**, идущие от центральной нервной системы до узла, **называют преганглионарными**, а **волокна, идущие от ганглия к органу**, — **постганглионарными**. Следовательно, **центробежный путь вегетативной системы** **состоит из двух нейронов** и прерывается в ганглии.

5. **Потенциалы действия** в **вегетативных нервных волокнах** **более продолжительны**, чем потенциалы действия в **соматических нервных волокнах**. В **преганглионарных** волокнах они сопровождаются длительным следовым положительным потенциалом, а в **постганглионарных** — следовым отрицательным потенциалом, переходящим в продолжительный (до 300 мс и более) следовой положительный потенциал.

Симпатическая и парасимпатическая нервная система.

Отделы вегетативной нервной системы — **симпатический** и **парасимпатический** — отличаются друг от друга по ряду признаков:

1. Их **центры** лежат в **разных** участках центральной нервной системы.

2. **Ганглии симпатической нервной системы** **находятся вдали** от иннервируемых органов, и **постганглионарные волокна** **идут на значительном**

протяжении; ганглии парасимпатической системы **расположены** или в толще иннервируемого органа, или вблизи от него, поэтому **постганглионарные волокна** небольшой длины.

3. **Симпатическая система универсальна**, она **иннервирует все органы и ткани без исключения**; **парасимпатическая система не универсальна**, некоторые органы не **иннервируются** ей (сосуды кожи, потовые железы, мышцы волосяных мешочков, надпочечники, мочеточники, селезенка, скелетные мышцы).

4. Для **симпатической системы** характерно явление мультипликации, когда **количество постганглионарных волокон** значительно **больше**, чем преганглионарных. Каждое **преганглионарное** волокно **контактирует** в ганглии с большим количеством нейронов (до 30) и охватывает, в свою очередь, большие участки иннервируемой ткани; **вследствие такого ветвления возбуждение по симпатическим волокнам** распространяется **диффузно**, занимая большие области. В **парасимпатической системе нет** такого обильного ветвления и поэтому характер возбуждения более **локальный**.

5. В окончаниях подавляющего большинства **постганглионарных симпатических волокон** выделяется **норадреналин**; медиатор парасимпатической нервной системы — **ацетилхолин**, он также выделяется в окончаниях всех **преганглионарных симпатических волокон** и в **симпатических нервах потовых желез и сосудов скелетных мышц**.

6. Периферические окончания парасимпатической нервной системы парализуются атропином, тогда как **симпатическая система блокируется** другим веществом — эрготоксином.

Основные эффекты раздражения симпатических и парасимпатических нервов.

Эффекты симпатической и парасимпатической иннервации **противоположны**. В этом смысле говорят об их **антагонизме**. Однако противоположное влияние двух отделов вегетативной системы **обеспечивает** сложную **координированную работу** органов, тонкую регуляцию их деятельности. Для нормальной функции органа **необходимо** взаимодействие **симпатической и парасимпатической систем**.

Гладкая мускулатура и мускулатура сердца способны к **автоматической** деятельности под влиянием тех **раздражителей**, которые возникают в окружающей среде или в самой мышечной ткани. **Парасимпатическая и симпатическая системы** только **регулируют** эту автоматическую деятельность либо в сторону **повышения**, либо в сторону **понижения функций**.

При раздражении симпатической нервной системы **наблюдаются** следующие **основные эффекты**: расширяются зрачки, выпячиваются глазные яблоки, взъерошиваются волосы, наступает обильное потоотделение, сокращается просвет подавляющего большинства сосудов, учащается и усиливается сердцебиение, повышаются возбудимость и проводимость сердечной мышцы, резко возрастает кровяное давление, тормозятся моторика и секреция желудочно-кишечного тракта, образуется небольшое количество богатой ферментами слюны, ограничивается выделение мочи, увеличивается секреция адреналина надпочечниками, гипофиз выделяет тиреотропный и адренкортикотропный гормоны, и вследствие этого усиливается секреция тироксина щитовидной железой и гормонов корой надпочечников.

Раздражение парасимпатической системы приводит к противоположным эффектам: зрачки сужаются, сокращения сердца ослабляются и замедляются, понижается возбудимость и проводимость сердечной мышцы, кровяное давление уменьшается, диурез увеличивается, усиливаются моторика и секреция желудочно-кишечного тракта и т. д.

Однако в некоторых случаях влияния симпатического и парасимпатического отделов оказываются разного характера, но не антагонистическими. Например, раздражение парасимпатического нерва — барабанной струны — вызывает обильное отделение жидкой слюны, а при раздражении симпатического нерва образуется небольшое количество густой слюны, причем иного химического состава, со значительным содержанием органических веществ. Здесь нет антагонизма, а есть согласованная реакция, необходимая для пищеварения.

Центры, регулирующие деятельность вегетативной нервной системы, находятся в различных отделах центральной нервной системы: в гипоталамусе, таламусе, ретикулярной формации, лимбической системе, мозжечке и коре больших полушарий.

5. Концепция П.К. Анохина о формировании поведенческих реакций

Согласно этой концепции любая поведенческая реакция начинается с **формирования афферентного синтеза**. Для его формирования необходимы: 1) **условный раздражитель**, имеющий сигнальное значение, оптимальной средней силы; 2) **обстановочная афферентация** — поступление импульсов в кору больших полушарий мозга от соответствующих **рецепторов**, воспринимающих обстановку, в которой действует условный **раздражитель**; если обстановка представляет опасность для животного, раздражитель не будет иметь сигнального значения; 3) **исходная биологическая мотивация** — при выработке, например, пищевых условных рефлексов необходимо возбужденное состояние пищевого центра; 4) **кратковременная память** на условный раздражитель.

Афферентный синтез осуществляется во всех центрах коры мозга, куда приходят **афферентные импульсы**. На базе афферентного синтеза **принимается решение**. У животного это **бессознательный акт**. От структур афферентного синтеза поток нервных импульсов идет, например, при выработке двигательных условных рефлексов к определенным **моторным центрам**, и в них происходит **перераспределение мышечного тонуса**, подготовка к **двигательному акту**.

Затем подготавливается **программа действий**. Формирование ее идет в **двух видах**: **эфферентной программы** системы команд на **эффекторы** — рабочие органы и **акцептора** результатов действия — воображаемого результата будущего действия, эффекта, который нужно получить, то есть модели ожидаемого результата.

Реализация **эфферентной программы** приводит к определенному действию. После совершения действия получаются результаты. Они имеют параметры, по которым их можно оценить. **Обратная афферентация** информирует организм об этих параметрах, то есть о полученном эффекте.

Важнейшее значение имеет последующее сравнение информации, полученной посредством **обратной афферентации**, с **акцептором результатов действия**. Оно позволяет организму **оценить**, достигнут ли ожидаемый эффект.

Если он **не достигнут**, если **имеется несогласованность** между **обратной афферентацией** и **акцептором** результатов действия, то **строится новая афферентная программа**. Так продолжается до тех пор, пока цель, поставленная афферентным синтезом, не будет достигнута.

6. Учение о рефлексе. Рефлекторная дуга, ее компоненты, виды, функции

Основной формой деятельности центральной нервной системы является рефлекс.

Деятельность организма – закономерная рефлекторная реакция на стимул. **Рефлекс** – реакция организма на раздражение рецепторов, которая осуществляется с участием ЦНС. Структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга.

Рефлекторная дуга – последовательно соединенная цепочка нервных клеток, которая обеспечивает осуществление реакции, ответа на раздражение.

Рефлекторная дуга состоит из **6 компонентов**: рецепторов, афферентного (чувствительного) пути, рефлекторного центра, эфферентного (двигательного, секреторного) пути, эффектора (рабочего органа), обратной связи.

Рефлекторные дуги могут быть **двух видов**:

1) **простые** – моносинаптические рефлекторные дуги (рефлекторная дуга сухожильного рефлекса), состоящие из 2 нейронов (рецепторного (афферентного) и эффекторного), между ними имеется 1 синапс;

2) **сложные** – полисинаптические рефлекторные дуги. В их состав входят 3 нейрона (их может быть и больше) – рецепторный, один или несколько вставочных и эффекторный.

Представление о рефлекторной дуге как о целесообразном ответе организма диктует необходимость дополнить рефлекторную дугу еще одним звеном – **петлей обратной связи**. Этот компонент устанавливает связь между реализованным результатом рефлекторной реакции и нервным центром, который выдает исполнительные команды. При помощи этого компонента происходит трансформация открытой рефлекторной дуги в закрытую.

Особенности простой моносинаптической рефлекторной дуги:

- 1) территориально сближенные рецептор и эффектор;
- 2) рефлекторная дуга двухнейронная, моносинаптическая;
- 3) короткое время рефлекса;
- 4) мышцы, сокращающиеся по типу одиночного мышечного сокращения.

Особенности сложной моносинаптической рефлекторной дуги:

- 1) территориально разобщенные рецептор и эффектор;
- 2) рецепторная дуга трехнейронная (может быть и больше нейронов);
- 3) сокращение мышц по типу тетануса.

Особенности вегетативного рефлекса:

1) вставочный нейрон находится в боковых рогах;

2) от боковых рогов начинается преганглионарный нервный путь, после ганглия – постганглионарный;

3) эфферентный путь рефлекса вегетативной нервной дуги прерывается вегетативным ганглием, в котором лежит эфферентный нейрон.

Отличие симпатической нервной дуги от парасимпатической: у симпатической нервной дуги преганглионарный путь короткий, так как вегетативный ганглий лежит ближе к спинному мозгу, а постганглионарный путь длинный.

У парасимпатической дуги все наоборот: преганглионарный путь длинный, так как ганглий лежит близко к органу или в самом органе, а постганглионарный путь короткий.

7. Нервные центры и их свойства

Нервный центр — это совокупность нейронов в центральной нервной системе, участвующих в регуляции какой-либо функции организма.

Существуют центры дыхания, кровообращения, слюноотделения, глотания, мигания и т. д. Сколько рефлекторных актов, столько и центров.

Причем нервные образования, связанные с регуляцией той или иной функции, могут лежать в различных отделах центральной нервной системы. Например, дыхательный центр представляет собой совокупность нервных образований спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полушарий. В **нервных центрах** существуют особенности проведения возбуждения.

Одностороннее проведение возбуждения через нервные центры.

В центральной нервной системе импульсы проходят только в **одном направлении**: с *афферентного нейрона на эфферентный*. Причем это направление никогда не меняется на обратное. Указанная закономерность была впервые установлена в **1823** г. одновременно двумя исследователями — Ч. Беллом и Ф. Мажанди — и получила название **закона Белла-Мажанди**. Оказалось, что раздражение центрального отрезка любого дорсального спинномозгового корешка, содержащего только афферентные волокна, **вызывает** сильнейшую болевую реакцию. Наоборот, раздражение центрального отрезка любого вентрального корешка, включающего лишь эфферентные волокна, не сопровождается никаким эффектом; раздражение же его периферического отрезка всегда приводит к сокращению определенных групп мышц.

Одностороннее проведение возбуждения в нервных центрах обусловлено **свойством синапсов**. Такое действие синапсов легко объяснить с точки зрения химической природы синаптической передачи: медиаторы выделяются только концевыми аппаратами аксонов. Причем пресинаптическая мембрана чувствительна только к электрическому импульсу, а постсинаптическая — к медиатору. Таким образом, возбуждение распространяется от окончаний аксона, выделивших медиатор, к постсинаптической мембране. В обратном направлении передача нервных импульсов невозможна.

Задержка проведения в синапсах и время рефлекса. Замедление проведения возбуждения по *нервным центрам* получило название **центральной задержки**. Она обусловлена более медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так как затрачивается время на следующие процессы: *выделение медиатора* окончаниями аксона в ответ на пришедший нервный импульс; *диффузию медиатора* через синаптическую щель к постсинаптической мембране; *возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала* под действием

медиатора. С момента поступления импульса к окончанию аксона до начала возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала в мотонейроне спинного мозга у млекопитающих при температуре тела 38 °С проходит 0,3—0,5 мс. От момента появления возбуждающего постсинаптического потенциала до возникновения распространяющегося потенциала действия проходит еще примерно 1,2 мс. Следовательно, на проведение возбуждения через один синапс требуется примерно 1,5—2 мс.

Время рефлекса зависит от силы раздражителя и от физиологического состояния организма. При увеличении силы раздражителя время рефлекса становится короче. При утомлении оно удлиняется, а при повышении возбудимости и лабильности нейронов центральной нервной системы уменьшается.

Иррадиация возбуждения. Это *свойство* особенно характерно для **нервных центров**. Под **иррадиацией** возбуждения понимают способность возбуждения широкой волной разливаться по центральной нервной системе от центра к центру. Если на кожу лапки лягушки нанести сильное раздражение, то наблюдается общая двигательная реакция с вовлечением почти всей мускулатуры тела. При слабом раздражении кожи стопы происходит сгибание ее в голеностопном суставе. При усилении раздражения возбуждение **иррадирует** на все большее и большее количество нейронов, а, следовательно, все большее количество эффекторов приходит в действие.

Конвергенция. Схождение, или сужение, — особенность проведения возбуждения по **нервным центрам** противоположной **иррадиации**. Она обусловлена тем, что в центральной нервной системе афферентных путей в 4—5 раз больше, чем эфферентных. Поэтому к эфферентному нейрону возбуждение подходит по многим путям.

Циркуляция нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям.

Кольцевой ритм — также одна из особенностей прохождения возбуждения по **нервным центрам**. Нервные импульсы от одного из нейронов, который пришел в возбужденное состояние, передаются как к другим нейронам, так и по коллатералям их аксонов **вновь возвращаются** на первый нейрон, и таким образом возбуждение может очень длительно **циркулировать в одном нервном центре**, до тех пор, пока не наступит утомление одного из синапсов или же активность нейронов будет блокирована торможением.

Инертность. **Инертность** — способность *нервных центров* длительно сохранять в себе следы возбуждений.

Временная и пространственная суммация. Суммация импульсов в нервных центрах была открыта **И. М. Сеченовым** в опыте в **1886** г. Он наносил на лапку лягушки одно очень слабое (допороговое) раздражение, которое не вызывало рефлекса сгибания. При быстром нанесении нескольких допороговых раздражений одного за другим лягушка отвечала соответствующей реакцией — сгибалась лапка. Это явление получило название **временной** или **последовательной суммации**. Её сущность состоит в следующем. Порция медиатора, выбрасываемая аксоном при нанесении одного допорогового раздражения, слишком мала для того, чтобы вызвать возбуждающий постсинаптический потенциал, достаточный для критической деполяризации мембраны. Если же к одному и тому же синапсу идут быстро следующие один за другим допороговые

импульсы, происходит суммирование порций медиатора, и наконец его количество становится достаточным для возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала, а затем и потенциала действия.

Кроме суммации во времени, в **нервных центрах** возможна и суммация в пространстве. **Пространственная суммация** характеризуется тем, что если раздражать одно афферентное волокно раздражителем допороговой силы, то ответной реакции не будет, а если раздражать несколько афферентных волокон раздражителем той же допороговой силы, то возникает рефлекс, так как импульсы, приходящие с нескольких афферентных волокон, могут суммироваться в **нервном центре**.

Трансформация ритма и силы импульсов. **Нервные центры** характеризуются способностью трансформировать ритм приходящих к ним афферентных импульсов в иной «центральный ритм». В центрах или повышается, или понижается ритм импульсов, приходящих с периферии. Даже на одиночный импульс **нервные центры** способны отвечать целой серией импульсов. Например, когда раздражают чувствительный (афферентный) нерв одиночным импульсом, то мышца сокращается длительно, тетанически, потому что нервный центр превратил одиночный импульс в целый ряд импульсов. В **нервных центрах** может происходить и *трансформация силы импульсов: слабые импульсы усиливаются, а сильные ослабляются.*

Окклюзия. При одновременном раздражении афферентных входов двух соседних взаимодействующих нервных центров количество возбужденных нейронов значительно меньше, чем арифметическая сумма возбужденных нейронов при раздельном раздражении каждого афферентного входа в отдельности. Таким образом, *снижается сила суммарной ответной реакции.* Это обусловлено перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными частями взаимодействующих рефлексов. Поэтому при одновременном поступлении двух афферентных влияний возбуждающий постсинаптический потенциал вызывается каждым из них отчасти в одних и тех же нейронах.

Обмен веществ в нервных центрах. Нервные центры в противоположность нервному волокну характеризуются высоким уровнем обмена веществ. При деятельности нервных центров обмен веществ в них еще более возрастает. Так, при рефлекторном возбуждении спинного мозга потребление кислорода увеличивается в 3—4 раза по сравнению с состоянием покоя. Возрастает также потребление глюкозы и выделение двуокси углерода.

Утомляемость нервных центров. Чрезвычайно интенсивный обмен в нервных клетках обуславливает сравнительно быстрое развитие **утомления** в них. *Утомление нервных центров* вызывается, прежде всего, нарушением проведения возбуждения в межнейронных синапсах. Однако некоторые рефлексy могут действовать длительное время без развития утомления. К ним относят **проприоцептивные** тонические рефлексy. **Тонус** — состояние незначительного постоянного возбуждения, в котором обычно находятся все центры, имеющие рефлекторный характер. Тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от **проприорецепторов** — чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по центробежным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в несколько сокращенном состоянии.

Пластичность нервных центров. Функции нервных центров при изменении условий могут меняться, то есть им свойственна пластичность. Изменение функции центров происходит в том случае, если рабочий орган, с которым данный центр связан, заменить другим.

Доминанта. Временное, достаточно стойкое возбуждение центра, занимающего господствующее положение в центральной нервной системе, называют **доминантой**. Причем этот **центр способен** усиливать, накапливать в себе возбуждение даже за счет импульсов, адресованных **другим центрам**; он как бы перехватывает данные импульсы. Поэтому все сильнее становится возбуждение **доминантного центра**, а другие реакции выражены слабо или совсем не возникают.

Основные черты доминанты следующие: повышенная возбудимость; способность к суммированию возбуждений, так как не сила возбуждения, а именно способность к длительному его увеличению под влиянием приходящих импульсов делает центр доминантным; инертность. Учение о **доминанте** разработал А. А. Ухтомский (1923).