

# Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	9
Тема 1. ПРЕДМЕТ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ .....	10
1.1. История развития нейрофизиологии.....	10
1.2. Основные функции нервной системы.....	11
1.3. Функциональное значение различных структурных элементов нервной системы.....	13
1.4. Принципы работы нервной системы .....	17
Контрольные вопросы для самопроверки.....	21
Литература .....	21
Тема 2. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ НА НЕЙРОНАЛЬНОМ УРОВНЕ .....	22
2.1. Основа процессов возбуждения и торможения .....	22
2.2. Мембранный потенциал (потенциал покоя) .....	24
2.3. Потенциал действия.....	26
2.4. Проведение возбуждения по нервному волокну.....	28
Контрольные вопросы для самопроверки.....	30
Литература .....	31
Тема 3. ФИЗИОЛОГИЯ И НЕЙРОХИМИЯ НЕЙРОНА И ГЛИИ.....	32
3.1. Физиология нейрона и глии .....	32
3.2. Механизм передачи возбуждения в синапсах .....	34
3.3. Физиология синаптических процессов .....	36
3.4. Нейромедиаторная функция мозга .....	37
3.5. Формирование взглядов на нейромедиаторную функцию нервной системы.....	39
3.6. Нейромедиаторы и нейромодуляторы нервной системы.....	43
3.7. Практическое значение концепции нейромедиации .....	45
Контрольные вопросы для самопроверки.....	46
Литература .....	47
Тема 4. МЕДИАТОРНЫЕ СИСТЕМЫ МОЗГА.....	48
4.1. Виды нейромедиаторов и нейромодуляторов в нервной системе .....	48
4.2. Медиаторные системы мозга .....	50
4.2.1. Моноамины, их роль в нервной системе.....	51

4.2.2. Аминокислоты, их медиаторная роль в нервной системе .....	57
4.2.3. Нейропептиды, их роль в нервной системе .....	59
4.2.4. Нейромедиаторы ацетилхолин, гистамин, пуриновые нуклеотиды, оксид азота .....	60
Контрольные вопросы для самопроверки .....	62
Литература.....	63
Тема 5. РЕФЛЕКС .....	64
5.1. Понятие рефлекса .....	64
5.2. Время и рецептивное поле рефлекса .....	67
5.3. Нервный центр .....	68
5.4. Классификация рефлексов.....	69
5.5. Примеры безусловных рефлексов человека .....	70
5.5.1. Рефлексы дыхательной системы.....	70
5.5.2. Рефлексы зрительной системы .....	71
Контрольные вопросы для самопроверки .....	71
Литература.....	72
Тема 6. НЕЙРОННЫЕ СЕТИ.....	73
6.1. Морфо-функциональные основы образования нейронных сетей в нервной системе.....	73
6.2. Возбуждение в нейронных сетях .....	75
6.3. Торможение в нейронных сетях.....	77
6.4. Понятие о доминанте.....	79
Контрольные вопросы для самопроверки .....	81
Литература.....	81
Тема 7. ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА.....	83
7.1. Морфо-функциональная характеристика спинного мозга .....	83
7.2. Рефлекторная функция спинного мозга.....	86
7.3. Проводниковая функция спинного мозга.....	90
7.3.1. Чувствительные пути спинного мозга.....	90
7.3.2. Двигательные пути спинного мозга.....	93
7.4. Спинальный шок.....	95
Контрольные вопросы для самопроверки .....	95
Литература.....	96
Тема 8. ФИЗИОЛОГИЯ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА И МОСТА.....	97

8.1. Морфо-функциональная характеристика головного мозга .....	97
8.2. Морфо-функциональная характеристика продолговатого мозга и моста .....	100
8.3. Рефлексы продолговатого мозга и моста .....	102
8.4. Проводниковая функция продолговатого мозга и моста.....	105
Контрольные вопросы для самопроверки.....	108
Литература .....	108
Тема 9. ФИЗИОЛОГИЯ МОЗЖЕЧКА .....	109
9.1. Морфо-функциональная характеристика мозжечка.....	109
9.2. Функции мозжечка .....	110
9.3. Последствия повреждения мозжечка.....	113
9.4. Функции клеток мозжечка .....	115
Контрольные вопросы для самопроверки.....	117
Литература .....	117
Тема 10. ФИЗИОЛОГИЯ СРЕДНЕГО МОЗГА.....	118
10.1. Морфо-функциональная характеристика.....	118
10.2. Функции среднего мозга .....	120
10.3. Ядра среднего мозга и нейрохимическая система мозга .....	122
10.3.1. Норадренергическая система мозга .....	123
10.3.2. Дофаминергическая система мозга.....	124
10.3.3. Серотонин (5-НТ, 5-гидроокситриптамин).....	126
Контрольные вопросы для самопроверки.....	127
Литература .....	127
Тема 11. ФИЗИОЛОГИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА.....	128
11.1. Морфо-функциональная характеристика промежуточного мозга .....	128
11.2. Функции таламуса.....	130
11.3. Функции гипоталамуса .....	133
Контрольные вопросы для самопроверки.....	137
Литература .....	138
Тема 12. ФИЗИОЛОГИЯ РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ.....	139
12.1. Морфо-функциональная характеристика ретикулярной формации.....	139

12.2. Методы диагностики функциональных состояний .....	142
12.3. Нейрофизиологические механизмы регуляции уровня бодрствования .....	144
Контрольные вопросы для самопроверки .....	145
Литература.....	145
<b>Тема 13. ФИЗИОЛОГИЯ КОНЕЧНОГО МОЗГА .....</b>	<b>147</b>
13.1. Морфо-функциональная характеристика конечного мозга .....	147
13.2. Функции полушарий.....	148
13.3. Локализация функций в коре полушарий большого мозга .....	149
13.4. Ассоциативные зоны коры головного мозга.....	152
13.5. Физиология мышления и сознания .....	153
13.6. Функциональная асимметрия полушарий .....	156
Контрольные вопросы для самопроверки .....	157
Литература.....	157
<b>Тема 14. ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА .....</b>	<b>159</b>
14.1. Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) .....	159
14.2. Вызванные потенциалы .....	161
14.3. Сверхмедленная электрическая активность мозга.....	162
14.4. Нейронная активность .....	162
14.5. Электромиография (ЭМГ) .....	163
14.6. Кожно-гальваническая реакция .....	164
14.7. Показатели работы сердечно-сосудистой системы, электрокардиография.....	165
14.8. Электроокулография (реакции глаз).....	167
Контрольные вопросы для самопроверки .....	168
Литература.....	169
<b>Тема 15. ФИЗИОЛОГИЯ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР .....</b>	<b>170</b>
15.1. Структурно-функциональные основы лимбической системы.....	170
15.2. Подкрепляющая система мозга.....	172
15.3. Функции эмоций .....	174
15.4. Функции мотиваций .....	176

15.5. Базальные ядра.....	177
Контрольные вопросы для самопроверки.....	178
Литература .....	179
<b>Тема 16. ФИЗИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....</b>	<b>180</b>
16.1. Морфо-функциональная характеристика.....	180
16.2. Медиаторы вегетативной нервной системы.....	182
16.3. Функции вегетативной нервной системы.....	183
16.4. Вегетативные рефлексы спинного мозга.....	184
16.5. Вегетативные функции ствола головного мозга.....	185
Контрольные вопросы для самопроверки.....	186
Литература .....	186
<b>Тема 17. ФИЗИОЛОГИЯ ДВИЖЕНИЯ .....</b>	<b>188</b>
17.1. Принципы организации движений.....	188
17.2. Уровни организации движений.....	190
17.3. Механизмы управления позой.....	194
17.4. Ориентация на источник внешнего движения .....	194
17.5. Перемещение тела в пространстве .....	195
17.6. Координация тонких движений .....	196
Контрольные вопросы для самопроверки.....	196
Литература .....	196
<b>Тема 18. ФИЗИОЛОГИЯ СНА И БОДРСТВОВАНИЯ .....</b>	<b>198</b>
18.1. Общая характеристика цикла бодрствование-сон .....	198
18.2. Типы биологических ритмов.....	200
18.3. Физиологические основы засыпания.....	202
18.4. Физиология фаз сна .....	204
18.5. Отделы мозга, связанные с регуляцией ритмов человека и животных .....	205
18.6. Особенности сна человека.....	207
18.7. Физиология сновидений.....	207
Контрольные вопросы для самопроверки.....	210
Литература .....	211
<b>Тема 19. ФУНКЦИИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.....</b>	<b>212</b>
19.1. Общая характеристика афферентной функции мозга.....	212
19.2. Понятие об анализаторах.....	213
19.3. Классификация сенсорных систем.....	214

19.4. Рецепторы сенсорных систем.....	214
19.5. Кодирование в сенсорных системах.....	217
19.6. Принципы работы сенсорных путей и сенсорных сетей.....	217
19.7. Уровни восприятия в сенсорных системах.....	219
Контрольные вопросы для самопроверки.....	220
Литература.....	220
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	221
ТЕСТЫ .....	225
ТЕМЫ КОНТРОЛЬНЫХ РАБОТ ПО ДИСЦИПЛИНЕ «НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ» И МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ К НИМ .....	247
ВОПРОСЫ ПО ТЕМАМ КУРСА «НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ».....	251
ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЭКЗАМЕНУ .....	262
СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ .....	265
Сведения об авторах.....	269

## ВВЕДЕНИЕ

Нейрофизиология — раздел физиологии, изучающий деятельность нервной системы. Она базируется на экспериментальных исследованиях животных, т. к. фундаментальные проявления деятельности нервной системы одинаковы у животных и человека. К таким функциям нервной системы относятся : проведение нервного импульса, передача возбуждения с одной нервной клетки на другую (например, нервную, мышечную, железистую), простые рефлексы (например, сгибания или разгибания конечности), восприятие относительно простых световых, звуковых, тактильных и других раздражителей и многие другие.

В последние десятилетия, с открытием новых методов исследования (в первую очередь, электрических проявлений деятельности нервной системы), наступил новый этап в изучении функций головного мозга. Стало возможным исследовать эти функции, не разрушая мозг, не вмешиваясь в его функционирование, и вместе с тем изучать высшие проявления его деятельности: восприятие сигналов, функции памяти, сознания и многие другие.

Физиологические исследования в сочетании с изучением анатомии и морфологии головного мозга привели к однозначному заключению — именно головной мозг является инструментом нашего сознания, мышления, восприятия, памяти и других психических функций. Основная трудность исследования заключается в том, что психические функции чрезвычайно сложны.

Предметом курса является изучение функций нервной системы.

В учебном пособии представлен материал по механизмам возбуждения и торможения нервной системы, раскрыты вопросы нейрофизиологических механизмов электрической и химической природы, рассмотрены физиологические механизмы высших функций нервной системы.

# Тема 1. ПРЕДМЕТ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

**Целевая установка:** изучить основные принципы нейрофизиологии и ее теоретико-методологические основы.

**После изучения данной темы слушатели смогут:**

- знать предмет и задачи нейрофизиологии;
- определить этапы развития нейрофизиологии;
- охарактеризовать функции нервной системы;
- знать основные принципы нейрофизиологии.

**В лекции рассмотрены следующие вопросы:**

- 1.1. История развития нейрофизиологии.
- 1.2. Основные функции нервной системы.
- 1.3. Функциональное значение различных структурных элементов нервной системы.
- 1.4. Принципы работы нервной системы.

## 1.1. История развития нейрофизиологии

Физиология (physiology) — наука, изучающая функции организма и его частей: систем, органов, тканей, клеток.

Функция (function) — проявление жизнедеятельности, имеющее приспособительный характер.

Нейрофизиология — наука о закономерностях функционирования нервной системы. История развития нейрофизиологии связана с открытием животного электричества итальянским исследователем Л. Гальвани в опытах на лягушках и развитием рефлекторной теории.

Рефлекс(ы) (reflex) — ответ на раздражение рецепторов организма, осуществляемое при участии ЦНС. Рефлекс осуществляется с помощью рефлекторной дуги.

Рефлекторная дуга (reflex arch) — совокупность образований, необходимых для осуществления рефлекса; состоит из рецептора, афферентного звена, центрального звена, эфферентного звена и эффлектора.

Первая рефлекторная теория, механическая теория, была выдвинута знаменитым философом и физиологом XVII века



Р. Декартом. Затем, уже в XVIII веке, чешским физиологом Г. Прохазкой была предложена биологическая теория рефлекса. Анатомическая теория рефлекса появилась позднее, благодаря работам Ч. Белла и Ф. Мажанди.

Поворотным пунктом развития рефлекторной теории стала психофизиологическая теория рефлекса И. М. Сеченова (середина XIX в.). И. П. Павлов в дальнейшем показал наличие условных рефлексов, реализующих высшие функции нервной системы. Явление торможения нервных центров было открыто И. М. Сеченовым в 1862 г. Это явление «центрального торможения» было описано в его книге «Рефлексы головного мозга». В дальнейшем Ч. Шеррингтон разработал принципы сочетанных рефлексов спинного мозга и предложил термин «синапс». Разработка действия синапса в нервной системе была произведена Дж. Экклсом, а природу нервного импульса на гигантском аксоне кальмара показали А. Ходжкин и А. Хаксли.

## **1.2. Основные функции нервной системы**

Нервная система регулирует деятельность органов и систем, обеспечивает их единство и взаимодействие организма с внешней средой. Структурной единицей нервной системы является нервная клетка (нейрон). Нервная система состоит из миллиардов нейронов, которые контактируют друг с другом при помощи специальных образований — синапсов.

Нервная система функционально делится на два отдела: соматическую и вегетативную (или автономную) нервную систему. Соматическая нервная система осуществляет взаимодействие организма с внешней средой, обеспечивает чувствительность и движения. Вегетативная нервная система обеспечивает взаимодействие с внутренней средой, оказывает влияние на процессы обмена веществ, дыхание, выделение и др. Обе системы тесно связаны между собой, однако, вегетативная нервная система обладает некоторой долей самостоятельности и относительно не зависит от нашей воли, вследствие чего ее называют автономной нервной системой. Она делится на две части: симпатическую и парасимпатическую системы. По анатомическому признаку нервную систему делят на центральную нервную систему и периферическую нервную систему, представленную отходящими от головного и спинного

мозга нервами. Центральная нервная система (ЦНС) — часть нервной системы, образующей спинной и головной мозг.

Центральная нервная система состоит из серого и белого вещества. Серое вещество образуется скоплениями нервных и глиальных клеток. Отдельные ограниченные скопления серого вещества носят название ядер. Белое вещество составляет нервные волокна — это отростки нейронов, покрытые миелиновой оболочкой. Нервные волокна в головном и спинном мозге образуют проводящие пути или тракты.

Центральную нервную систему составляют спинной и головной мозг. Основными функциями центральной нервной системы являются: 1) регуляция деятельности всех тканей и органов и объединение их в единое целое; 2) обеспечение приспособления организма к условиям внешней среды (организация адекватного поведения соответственно потребностям организма).

Периферические нервы подразделяются на чувствительные и двигательные (афферентные и эфферентные), а также смешанные. Нервные клетки, отростки которых служат чувствительными нервами, лежат в нервных узлах вне мозга. Тела двигательных нейронов расположены в передних рогах спинного мозга или двигательных ядрах головного мозга, а тела вегетативных нейронов лежат на периферии.

Благодаря опытам великого русского исследователя, лауреата нобелевской премии И. П. Павлова, стало известно, что нервная система оказывает три рода воздействий на органы: 1) пусковое, вызывающее реализацию функции органа (секреция железы, сокращение мышцы); 2) сосудодвигательное, изменяющее просвет сосудов и регулирующее приток к органу крови; 3) трофическое, изменяющее обмен веществ и, следовательно, потребление питательных веществ и кислорода. Благодаря этому согласуются состояние органа и его потребность в химических веществах и кислороде.

Нейрофизиология является экспериментальной наукой и базируется на электрофизиологии. Электрофизиология — раздел физиологии, изучающий электрические явления в организме. Основные методы изучения механизмов деятельности мозга человека и животных: методы стимуляции и повреждения нервной ткани, регистрации нейронной активности и био-

электрической активности (ЭЭГ, сверхмедленной активности мозга, метод вызванных потенциалов), компьютерная и позитронно-эмиссионная томография, методы молекулярной биологии. В основе нейрофизиологии лежит также изучение генетически закрепленных приобретенных форм поведения, функционирования нервной ткани, способности нервных клеток под действием раздражения приходить в состояние возбуждения, вырабатывать импульсы и передавать их.

Согласно рефлекторному принципу организации нервной системы, в нейрофизиологии изучаются принципы переработки информации в нервной системе, принципы и механизмы организации нервной системы (периферической нервной системы, спинного мозга, отделов головного мозга) и организации движений. Нейрофизиология также изучает патологические основы работы нервной системы.

Управление различными функциями осуществляется не только через нервную систему, но и гуморальным путем (через кровь, лимфу, тканевую жидкость). Однако нервная система производит регуляцию очень быстро, в доли секунды распространяя команды из нервной системы на рабочие органы и ткани. У животных и человека высшим отделом мозга является кора больших полушарий, которая управляет наиболее сложными функциями человека — психическими процессами (сознание, мышление, память и др.).

### **1.3. Функциональное значение различных структурных элементов нервной системы**

Различают следующие структурные элементы нервной системы: нервные клетки (нейроны) и глиальные клетки.

Размеры тела нейронов колеблются в значительных пределах (от 3–4 до 130 мкм), что отражает их функции. Например, гигантские пирамидные клетки достигают размеров более 100 мкм, и их аксоны длиной до 1 метра регулируют произвольные движения тела и конечностей. Форма нервных клеток также непосредственно связана с функциями.

Различают два вида отростков нервной клетки. Аксон проводит импульсы от тела нервной клетки к другим клеткам или тканям рабочих органов. Нервная клетка имеет всегда только

один аксон. Дендриты проводят нервные импульсы к телу нервной клетки (их бывает несколько). Дендриты чувствительных нейронов имеют на периферическом конце специальные воспринимающие аппараты — чувствительные нервные окончания, или рецепторы.

По количеству отростков нейроны делятся на биполярные (двухполюсные) — с двумя отростками и мультиполярные (многополюсные) — с несколькими отростками. Особо выделяют псевдоуниполярные (ложные однополюсные) нейроны, нейрит и дендрит которых начинаются от общего выроста тела клетки с последующим Т-образным делением.

Нервные клетки так малы (от 600 до 70000 мкм ), что их нельзя увидеть без микроскопа. Каждая нервная клетка окружена оболочкой (мембраной), которая сохраняет ее автономность. Тело заключено в клеточную оболочку и содержит ядро с ядрышком, митохондрии, сетчатый аппарат Гольджи, эндоплазматическую сеть и рибосомы, фибриллы (нейрофибриллы), а также нейротрубочки и микропузырьки, вещество Ниссля. Каждый элемент нервной клетки имеет свою специфическую функцию, необходимую для жизнедеятельности. Основной целью работы нервной клетки является генерация нервного импульса электрической природы.

Глиальных клеток примерно в 5–10 раз больше, чем нейронов. В отличие от нервных клеток клетки глии могут делиться. Окружая нервные клетки, они, по-видимому, предохраняют нейроны от повреждений, снабжают их энергией и способствуют поддержанию гомеостаза нейронов. Глиальные клетки подразделяются на четыре основных типа: астроциты, олигодендроциты, микроглия и эпендимоглия.

Астроцит — глиальная клетка звездчатой формы, выполняет функцию опорной структуры нервной ткани. Астроциты также участвуют в обменных процессах, играющих роль в активности нервных клеток и синапсов.

Олигодендроцит — клетка нейроглии; участвует в образовании миелиновой оболочки нервных волокон в ЦНС. Олигодендроциты оплетают аксоны и образуют вокруг них миелиновую оболочку. Чем толще миелиновая оболочка, тем быстрее аксон проводит нервный сигнал. В периферической нервной

системе миелиновую оболочку создают видоизмененные глиальные клетки, так называемые шванновские клетки.

Третий тип глиальных клеток — клетки микроглии. Они удаляют продукты распада, выполняют в нервной системе функции клеток-санитаров подобно макрофагам периферических органов.

Четвертый тип глии — эпендимоглия. Она необходима для синтеза спинномозговой жидкости.

Глиальные клетки активно участвуют в работе нейрона. Показано, что при длительном возбуждении в нейроне высокое содержание белка и РНК поддерживается за счет глиальных элементов. Глиальные клетки обладают способностью передвигаться по направлению к наиболее активным нейронам. Это наблюдается при различной стимуляции и возбуждении, при нагрузках. Возможно, глиальные клетки принимают участие в условно-рефлекторной деятельности мозга и в процессах памяти (рис. 1).

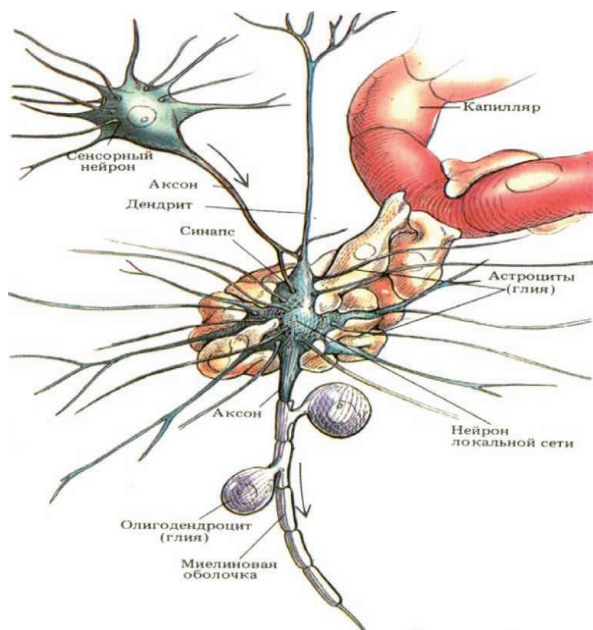


Рис. 1. Микроструктура нервной ткани

По толщине миелиновой оболочки нервные волокна подразделяются на миелинизированные (мякотные) и немиелинизированные (безмякотные). Соседние миелинизированные участки разделены просветом длиной около 1 мкм, получившем название перехвата Ранвье. Здесь аксон лишен миелиновой оболочки. Чем толще нервное волокно, тем быстрее распространяется нервный импульс — от 1 до 150 м/с. Нервные волокна заканчиваются нервными окончаниями, образуют нервные стволы, или нервы.

По функции различают три группы нервных окончаний: чувствительные (рецепторы), двигательные и секреторные (эффекторы) и окончания на других нейронах — межнейрональные синапсы.

Чувствительные нервные окончания (рецепторы) образованы концевыми разветвлениями дендритов — чувствительных нейронов. Они воспринимают раздражения из внешней среды (экстерорецепторы), от мышц и сухожилий (проприоцепторы) и от внутренних органов (интерорецепторы).

Связь между нервными клетками осуществляется при помощи синапсов и эфасов. Синапс — зона контакта между нейронами (а также между нейроном и возбудимой тканью), обеспечивающая передачу возбуждения.

Синапс состоит из трех основных частей: пресинаптической, постсинаптической и синаптической щели. Пресинаптическая часть синапса образована участком аксона, передающего информацию нейрона, а постсинаптическая часть — участком воспринимающего информацию нейрона. Синаптическая щель представляет собой узкий участок, который находится между пре- и постсинаптическими мембранами. Медиатор(ы) — биологически активные вещества, выделяемые нервным окончанием и являющиеся посредниками в процессе синаптической передачи. Медиаторы, своего рода мозговые гормоны (нейрогормоны), накапливаются в пузырьках синаптических бляшек и освобождаются, когда по аксону сюда приходит нервный импульс. Обычно различают 3 основных типа синапсов: аксо-дендритные, аксо-соматические и аксо-аксональные.

Плотные соединения или эфасы, представляют собой безмедиаторный тип синапса, в котором нет синаптических пузырьков.

Эффекторы бывают двух типов — двигательные и секреторные. Двигательные называются нервно-мышечными окончаниями. Секреторные окончания в железах образуют нервно-железистые окончания.

Особенностью обмена веществ в нейроне является его высокая скорость. Потребность клеток мозга в кислороде чрезвычайно велика по сравнению с другими клетками. Хотя вес головного мозга по отношению к весу тела составляет лишь 2%, потребление кислорода мозгом достигает 50%. Даже кратковременное (5–7 мин.) нарушение кровоснабжения может вызвать необратимые патологические процессы в нервных клетках, особенно в коре полушарий головного мозга. Основным источником энергии для нервных клеток служит глюкоза. Мозг человека требует более 100 г глюкозы в сутки. Высокая потребность нейронов в кислороде и глюкозе обеспечивается быстрым кровотоком, наличием разветвленной сети капилляров и специальным кругом кровообращения. В результате, кровь протекает через мозг в несколько раз быстрее, чем через мышцы и другие органы. Наиболее густая сеть капилляров имеется в полушариях головного мозга, реализующих высшие функции нервной системы.

Отличие работы нервных клеток состоит в значительной активности работы генного аппарата. Известно, что у человека имеется около 100000 активных генов, в том числе более 50000 работают в пределах головного мозга. При возбуждении нервных клеток в нервной ткани значительно возрастает количество белка и РНК, при тормозных же состояниях и утомлении нейронов их содержание значительно уменьшается. В процессе восстановления оно возвращается к исходному уровню или превышает его. Часть синтезированного в нейроне белка компенсирует его расходы в теле клетки во время деятельности, а другая часть перемещается вдоль по аксону (аксональный ток, скорость его около 1–3 мм в сутки) и, вероятно, участвует в биохимических процессах в синапсах.

#### **1.4. Принципы работы нервной системы**

В основе нейрофизиологии лежат фундаментальные принципы организации работы нервной системы: рефлекторный принцип, который рассмотрен ранее, а также принцип

упорядоченности и субординации, полифункциональности и пластичности.

Субординация — определенное подчинение отделов нервной системы друг другу. Высшие отделы центральной нервной системы способны изменять активность и направление деятельности низших отделов. Для нервной системы характерна также упорядоченность рефлекторных реакций. Последовательная смена возбуждения и торможения определяет своевременность ответных реакций организма на внешние и внутренние воздействия.

Распространение процесса возбуждения на другие нервные центры называется иррадиацией. Она осуществляется благодаря многочисленным связям нейронов рефлекторной дуги с различными нейронами других рефлекторных дуг, так что при раздражении одного рецептора возбуждение может иррадиировать, т. е. распространяться в нервной системе в широкие области мозга с большой скоростью. Стимуляция одной зоны мозга через доли секунды может охватить несколько зон мозга, и реализуется поведенческая реакция.

Чем сильнее афферентное раздражение и чем выше возбудимость окружающих нейронов, тем больше нейронов охватывает процесс иррадиации. Это явление можно наблюдать на спинальной лягушке. Слабое давление на лапку вызывает ответный рефлекс ее сгибания. Увеличение интенсивности стимула вызывает сгибание другой задней лапки, хотя раздражения этой лапки не производится. Это объясняется тем, что возбуждение иррадиирует также на нервные центры другой половины спинного мозга. Затем возбуждение охватывает другие сегменты спинного мозга, в результате наблюдается движение передних лапок и всего туловища лягушки. Иррадиация возбуждения со временем сменяется концентрацией, т. е. возбуждением в определенном месте нервной системы. Иррадиация и концентрация являются функциональной основой образования временных связей высшей нервной деятельности головного мозга.

В основе нейрофизиологии лежат процессы возбуждения и торможения электрической и химической природы. Тормозные процессы — необходимый компонент в обеспечении координации нервной деятельности. Торможение снижает рас-



пространение возбуждения и обеспечивает его концентрацию в определенных участках центральной нервной системы. Кроме того, торможение в нервных центрах играет охранительно-восстановительную роль, предотвращая от перевозбуждения и гибели нервные клетки. Яркий пример торможения в нервной системе — клетки Рэншоу спинного мозга. Эти клетки лежат непосредственно около мотонейронов и тормозят их при перевозбуждении. Мотонейроны — крупные нервные клетки в передних рогах спинного мозга — иннервируют мышцы. При возбуждении мотонейрона спинного мозга нервные импульсы поступают по эфферентным отросткам к мышечным волокнам и одновременно по коллатералям аксона — к тормозной клетке Рэншоу. Аксоны клетки Рэншоу образуют синапсы с этим же мотонейроном и вызывают торможение. Таким образом, мотонейрон может сам себя тормозить через клетку Рэншоу. Чем больше возбуждается мотонейрон, тем больше он себя тормозит и предохраняет от гибели, а мышцу — от перенапряжения и быстрого утомления. Такая замкнутая система образует механизм саморегуляции в нейронной сети, ограничивая степень ее возбуждения и предохраняя от чрезмерной активации.

В 1922 г. профессор Петербургского университета А. А. Ухтомский сформулировал принцип доминанты как рабочий принцип деятельности нервных центров. Под доминантой он понимал очаг повышенной возбудимости в центральной нервной системе, определяющий текущую деятельность организма. Были сформулированы свойства доминанты: 1) повышенная возбудимость нервных центров; 2) стойкость возбуждения; 3) способность к суммации раздражений; 4) инерция доминанты. Доминантный очаг может возникнуть лишь при определенном функциональном состоянии нервных центров, а именно их повышенном уровне возбудимости нервных клеток. Под доминантой понимают целое созвездие нервных центров, возбуждающих друг друга в едином ритме от первичной синхронизации до «единого марша возбуждения» в нервной системе. Доминанта может сохраняться в течение длительного срока.

При обучении формируется текущая доминанта, она переходит от стадии образования к стадии укрепления и затем к стадии стабилизации, во многом объясняя образование временных связей в головном мозге. По мере формирования

навыка в системе доминанты выключаются все нервные центры, не участвующие в организации доминантного очага и остаются лишь те, которые необходимы и достаточны для осуществления необходимой потребности. Чем выше степень возбуждения текущей доминанты, тем больше она тормозит другие рефлекторные акты. Возникновение процесса торможения в нервных центрах при одновременном возбуждении других центров получило название индукции (термин взят из физики) или реципрокного торможения. Реципрокные отношения взаимного торможения формируются при возникновении доминанты, когда при возбуждении одних центров с помощью торможения выключается деятельность других, посторонних, нервных центров.

Деятельность нервной системы есть постоянная смена процессов возбуждения и торможения во времени не только в разных центрах нервной системы, но также и в одном центре. В частности, И. М. Сеченов описал повышение рефлекса лягушки вслед за его торможением. Смена процессов возбуждения и торможения обычно происходит в коре больших полушарий при условнорефлекторной деятельности.

Схождение импульсов, которые идут от разных источников, в какой-либо один центр (или нейрон) получило название конвергенции. Принцип конвергенции особенно четко выражен в высших образованиях головного мозга, где происходит конвергенция импульсов различного происхождения, от разных рефлекторных путей. Нейроны отделов головного мозга могут получать сигналы о световых, звуковых, обонятельных, вкусовых, кожных и других раздражениях, т. е. сигналы разной сенсорной модальности. Один нейрон может получать до 10000 входов (т. е. на теле нейрона могут заканчиваться большое количество аксонов других нейронов и образовывать с ним синапсы). Благодаря такому разнообразию поступающей информации в нейронах вышележащих отделов головного мозга может происходить анализ и синтез, отбор информации и выработка алгоритмов поведения.

Ч. Шеррингтон, лауреат нобелевской премии, установил также принцип общего конечного пути. Он писал о том, что сенсорных нейронов в центральной нервной системе в несколько раз больше, чем двигательных. Поэтому многие аффе-

рентные влияния поступают к одним и тем же вставочным и эфферентным нейронам, которые являются для них общими конечными путями к рабочим органам. Система воспринимающих нейронов образует, таким образом, как бы воронку. Большое число разных раздражителей может войти в эту «воронку Шеррингтона» и вызвать один результирующий ответ мотонейрона и соответственно одну двигательную реакцию (например, сокращение мышцы-сгибателя нижней конечности). Преобладание на общем конечном пути какой-либо рефлекторной реакции обусловлено ее важностью для организма в данный момент.

### **Контрольные вопросы для самопроверки**

1. История нейрофизиологии.
2. Функции нервной системы.
3. Единство структуры и функции нервной клетки.
4. Принципы структурности, субординации, доминанты, упорядоченности, общего конечного пути.
5. Возбуждение и торможение нервной системы — основа ее работы.

### **Литература**

#### *Основная литература*

1. Новикова И. А., Полякова О. Н., Лебедев А. А. Практическое пособие по анатомии и физиологии центральной нервной системы. — СПб.: Речь, 2011. — 95 с.
2. Смирнов В. М. Нейрофизиология и высшая нервная деятельность детей и подростков. — М.: Академия, 2007. — 410 с.
3. Шульговский В. В. Основы нейрофизиологии. — М.: Аспект-пресс, 2007.

#### *Дополнительная литература*

4. Агаджанян И. А. Основы физиологии человека. — М.: Академия, — 451 с.
5. Швырев А. С. Анатомия и физиология с основами общей патологии. — Ростов н/Д.: Феникс, 2013. — 459 с.
6. Щербатых Ю. В., Туровский Я. А. Физиология центральной нервной системы для психологов. — СПб.: Питер, 2009.

## **Тема 2. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ НА НЕЙРОНАЛЬНОМ УРОВНЕ**

### **Целевая установка:**

- охарактеризовать фундаментальные процессы возбуждения и торможения на нейрональном уровне;
- описать принципы мембранной теории проводимости.

### **После изучения данной темы слушатели смогут:**

- понимать основы возбуждения и торможения;
- знать характеристики основных электрических процессов на нейронах;
- понимать основы регистрации мембранного потенциала и потенциала действия нервных клеток;
- знать характеристики проведения нервного импульса по нервному волокну и нерву.

### **В лекции рассмотрены следующие вопросы:**

- 2.1. Основа процессов возбуждения и торможения.
- 2.2. Мембранный потенциал (потенциал покоя).
- 2.3. Потенциал действия.
- 2.4. Проведение возбуждения по нервному волокну.

### **2.1 Основа процессов возбуждения и торможения**

«Животное электричество», как было отмечено выше, было открыто в конце XVIII века итальянским ученым Л. Гальвани. Деятельность нервной системы есть постоянная смена процессов возбуждения и торможения во времени не только в разных центрах нервной системы, но также и в одном центре. В частности, И. М. Сеченов (1829–1905) описал повышение рефлекса лягушки вслед за его торможением. И. М. Сеченовым в 1862 г. было открыто явление торможения нервных центров. Сеченовское торможение (центральное торможение) — феномен, доказывающий наличие тормозящих влияний головного мозга на спинномозговые рефлексы. Явление «центрального торможения» было описано в его книге «Рефлексы головного мозга».

И. М. Сеченов опускал лапку лягушки в слабый раствор кислоты и в это время стимулировал область в районе четверохолмий ствола головного мозга (он помещал кристалл поваренной соли). В результате, лапка лягушки переставала реагировать на раствор кислоты. Был сделан вывод, что центры нервной системы могут тормозить спинальные рефлексы (рис. 2).

Распространение процесса возбуждения на другие нервные центры осуществляется благодаря многочисленным связям нейронов рефлекторной дуги с различными нейронами других рефлекторных дуг, так что при раздражении одного рецептора возбуждение может распространяться на обширные территории головного мозга и определять высокие степени активации. Так стимуляция одной зоны мозга уже через доли секунды может охватить несколько зон мозга, и реализуется поведенческая реакция. При этом, чем сильнее афферентное раздражение и чем выше возбудимость окружающих нейронов, тем больше нейронов охватывает процесс распространения возбуждения (иррадиации или генерализации).

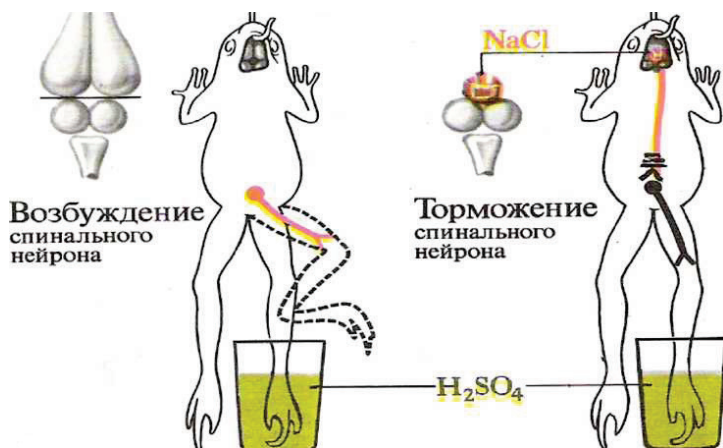


Рис. 2. Центральное торможение (опыты И. М. Сеченова)

В дальнейших исследованиях на собаках лауреатом нобелевской премии И. П. Павловым было показано, что смена процессов возбуждения и торможения происходит в коре больших полушарий при формировании и упрочении условного рефлекса.

Конец ознакомительного фрагмента.

Приобрести книгу можно

в интернет-магазине

«Электронный универс»

[e-Univers.ru](http://e-Univers.ru)