

ЛЕКЦИЯ 6. СТРУКТУРА ЦНС. СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ.

6. 1. ПОНЯТИЕ О НЕРВНОМ ЦЕНТРЕ. СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ.

- **Нервным центром называют** совокупность нейронов, участвующих в реализации определенного рефлекса, регуляции той или иной функции или осуществлении сложного поведенческого акта. Не следует понимать нервный центр как что-то узко локализованное в одном участке ЦНС. Клетки одного нервного центра могут быть расположены в разных отделах ЦНС. Понятие анатомическое по отношению к нервному центру рефлекса неприменимо потому, что в осуществлении любого сложного рефлекторного акта принимает участие всегда целая констелляция нейронов, расположенных на разных этажах нервной системы. Опыты с раздражением или перерезкой ЦНС показывают лишь, что отдельные нервные образования обязательны для осуществления того или иного рефлекса, а другие необязательны, хотя и участвуют при обычных условиях в рефлекторной деятельности. Примером служит дыхательный центр, в который в настоящее время включают не только "центр дыхания" продолговатого мозга, но и пневмотаксический центр моста, нейроны ретикулярной формации, коры и мотонейроны дыхательных мышц. Например, центр речи расположен в продолговатом и среднем мозге, откуда управляются речевые мышцы языка, гортани и губ. Части этого центра находятся в височной, лобной и теменной областях коры больших полушарий.
- Нервные центры обладают рядом характерных свойств, определяемых свойствами составляющих его нейронов, особенностями синаптической передачи нервных импульсов и структурой нейронных цепей, образующих этот центр.

- Свойства эти следующие:
- **1. Одностороннее проведение** в нервных центрах можно доказать при раздражении передних корешков и отведении потенциалов от задних. В этом случае осциллограф не регистрирует импульсов. Если поменять электроды - импульсы будут поступать нормально.
- **2. Задержка проведения в синапсах.** По рефлекторной дуге проведение возбуждения происходит медленнее, чем по нервному волокну. Это определяется тем, что в одном синапсе переход медиатора к постсинаптической мембране происходит за 0,3-0,5 мсек. (т.н. синаптическая задержка). Чем больше синапсов в рефлекторной дуге, тем больше время рефлекса, т.е. интервал от начала раздражения до начала деятельности. С учетом синаптической задержки проведение раздражения через один синапс требует около 1,5-2 мсек.
- У человека наименьшую продолжительность имеет время сухожильных рефлексов (оно равно 20-24 мсек). У мигательного рефлекса оно больше - 50-200 мсек. Время рефлекса складывается из: а) времени возбуждения рецепторов; б) времени проведения возбуждения по центростремительным нервам; в) времени передачи возбуждения в центре через синапсы; г) времени проведения возбуждения по центробежным нервам; д) времени передачи возбуждения на рабочий орган и латентного периода его деятельности.
- Время "в" носит название центрального времени рефлекса.
- Для упомянутых выше рефлексов оно составляет соответственно 3 мсек. и 36-180 мсек. Зная центральное время рефлекса, и учитывая, что через один синапс возбуждение проходит за 2 мсек., можно определить число синапсов в рефлекторной дуге. Например, коленный рефлекс считают моносинаптическим.
- **3. Суммация возбуждений.** Впервые Сеченов показал, что в целостном организме рефлекторный акт может осуществляться при действии подпороговых стимулов, если они действуют на рецепторное поле достаточно часто. Такое явление получило название временной (последовательной) суммацией. Пример - рефлекс чесания у собаки можно вызвать, если подать в одну точку подпороговые стимулы с частотой 18 гц. Суммация подпороговых стимулов можно получить и тогда, когда они прикладываются на разные точки кожи, но одновременно - это пространственная суммация.
- В основе этих явлений лежит процесс суммации возбуждающих постсинаптических потенциалов на теле и дендритах нейронов. При этом происходит накопление медиатора в синаптической щели. В естественных условиях оба вида суммации сосуществуют.

- **Центральное облегчение.** Возникновение временной и особенно пространственной суммации способствуют и особенности организации синаптического аппарата в нервных центрах. Каждый аксон, поступая в ЦНС, ветвится и образует синапсы на большой группе нейронов (нейронный пул, или нейронная популяция). В такой группе принято условно различать центральную (пороговую) зону, и периферическую (подпороговую) кайму. Нейроны, находящиеся в центральной зоне, получают от каждого рецепторного нейрона достаточное количество синаптических окончаний для того, чтобы ответить разрядом ПД на приходящие импульсы. На нейронах же подпороговой каймы каждый аксон образует лишь небольшое число синапсов, возбуждение которых не способно возбудить нейрон. Нервные центры состоят из большого числа нейронных групп, причем отдельные нейроны могут входить в разные нейронные пулы. Это объясняется тем, что на одних и тех же нейронах оканчиваются разные афферентные волокна. При совместном раздражении этих афферентных волокон возбуждающие постсинаптические потенциалы в нейронах подпороговой каймы суммируются друг с другом и достигают критической величины. В результате в процесс возбуждения оказываются вовлеченными и клетки периферической каймы. При этом сила рефлекторной реакции суммарного раздражения нескольких "входов" в центр оказывается больше арифметической суммы отдельных раздражений. Этот эффект и носит название центрального облегчения.
- **5. 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. Происходит это потому, что отдельные нейроны могут входить в центральные зоны разных нейронных популяций.
- В таком случае появление возбуждающих постсинаптических потенциалов на телах нейронов не приводят к увеличению числа возбужденных одновременно клеток. Если суммация лучше проявляется при действии слабых афферентных раздражений, то явления окклюзии хорошо выражены в случае применения сильных афферентных раздражений, каждое из которых активирует большое число нейронов. Более наглядно эти эффекты видны на схемах в таблицах.
- **6. Трансформация ритма возбуждений.** Частота и ритм импульсов, поступающих к нервным центрам, и посылаемых ими на периферию, могут не совпадать. Это явление носит название трансформации. В ряде случаев на одиночный импульс, приложенный к афферентному волокну, мотонейрон отвечает серией импульсов. Образно говоря, в ответ на одиночный выстрел нервная клетка отвечает очередью. Чаще это бывает при длительном постсинаптическом потенциале и зависит от триггерных свойств аксонного холмика.
- Другой механизм трансформации связан с эффектами сложения фаз двух или более волн возбуждения на нейроне - тут возможны эффекты как увеличения, так и снижения частоты выходящих из центра стимулов.

- **7. Последствие.** Рефлекторные акты, в отличие от потенциалов действия, заканчиваются не одновременно с прекращением вызвавшего их раздражения, а через некоторый, иногда сравнительно длинный период времени. Продолжительность последствия может во много раз превышать продолжительность раздражения. Последствие обычно бывает больше при сильном и длительном раздражении.
- Имеются два основных механизма, обуславливающих эффект последствия. Первый связан с суммацией следовой деполяризации мембраны при частых раздражениях (посттетаническая потенциация), когда нервная клетка продолжает давать разряды импульсов, несмотря на то, что кончилась серия раздражений. Вторым механизмом связывает последствие с циркуляцией нервных импульсов по замкнутым нейронным сетям рефлекторного центра.
- **8. Утомление нервных центров.** В отличие от нервных волокон нервные центры легко утомляемы. Утомление нервного центра проявляется в постепенном снижении и в конечном итоге полном прекращении рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных нервных волокон. Если после этого приложить раздражение в афферентному волокну - эффект возникает вновь. Утомление в нервных центрах связано прежде всего с нарушением передачи возбуждения в межнейронных синапсах. Такое нарушение зависит от уменьшения запасов синтезированного медиатора, уменьшением чувствительности к медиатору постсинаптической мембраны, уменьшением энергетических ресурсов нервной клетки. Не все рефлекторные акты утомляются быстро (например, мало утомляемы проприоцептивные тонические рефлексы).
- **9. Рефлекторный тонус нервных центров.** В его поддержании участвуют как афферентные импульсы, поступающие непрерывно от периферических рецепторов в ЦНС, так и различные гуморальные раздражители (гормоны, углекислота, и др.)
- **10. Высокая чувствительность к гипоксии.** Показано, что 100 г. нервной ткани в единицу времени потребляет кислорода в 22 раза больше, чем 100 г. мышечной ткани. Поэтому нервные центры очень чувствительны к его недостатку. При этом чем выше центр, тем более страдает он от гипоксии. Для коры мозга 5-6 минут достаточно, чтобы без кислорода произошли необратимые изменения, клетки ствола мозга выдерживают 15-20 минут полного прекращения кровообращения, а клетки спинного мозга - 20-30 минут. При гипотермии, когда снижается обмен веществ, ЦНС дольше переносит гипоксию.
- **11. Избирательная чувствительность к химическим веществам.** Объясняется особенностями обменных процессов и позволяет находить фармакопрепараты направленного действия.
- Такие свойства, как однонаправленность проведения, замедление проведения нервных импульсов, и суммация непосредственно вытекают из свойств отдельных нейронов. Усвоение и трансформация ритма входящих в центр импульсов проявляются в способности центра возбуждаться или тормозиться в соответствии с ритмом поступающих сигналов. Это свойство имеет значение для взаимодействия нервных центров при организации поведенческих актов. Кроме того, нервный центр способен превращать ритм входящих импульсов в свой собственный.

6.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФУНКЦИЙ ЦНС.

- Современная физиология располагает большим арсеналом методов, направленных на изучение физиологических свойств и функциональных от-правлений ЦНС. Список этих методов достаточно велик: клиническое наблюдение, патологоанатомическое исследование, экстирпация, перерезка, раздражение и самораздражение, регистрация биопотенциалов (электроэнцефалография - ЭЭГ), исследование свойств условных и безусловных рефлексов, изучение поведения в разных условиях, тестовые психологические исследования, реоэнцефалография и доплерография ЦНС - вот даже не полный спи-сок применяемых в физиологии и клинике методик.
- К числу экспериментальных методов классической физиологии относятся приемы, направленные на активацию, или стимуляцию, подавление, или угнетение, функции данного нервного образования. Способы активирования изучаемого органа сводятся к раздражению его адекватными (или неадекватными) стимулами. Адекватное раздражение достигается специфическим раздражением соответствующих рецептивных входов рефлексов либо электрическим раздражением проводникового или центрального отдела рефлекторной дуги, имитирующим нервные импульсы. Среди неадекватных стимулов наиболее распространенными являются раздражение различными химическими веществами и градуируемое раздражение электрическим током.
- Подавление функции вплоть до полного выключения достигается частичным или полным удалением (экстирпация), разрушением изучаемого нервного образования, кратковременным блокированием передачи возбуждения под действием химического вещества, холодового фактора или анода постоянного тока (анэлектротон, распространяющаяся депрессия), денервацией органа.
- Развитие и совершенствование электронной и усилительной техники значительно повышают возможности метода регистрации и анализа электрических проявлений деятельности нервных структур. Регистрация электрических потенциалов головного мозга (электроэнцефалография) с последующим автоматизированным анализом с помощью средств вычислительной техники становится одним из важнейших методов исследования в нейрофизиологии мозга. Развитие микротехники отведения электрических потенциалов отдельных нервных клеток или даже частей клетки (микроэлектродная техника) за последние два-три десятилетия существенно обогатило ценными экспериментальными фактами физиологию мозга.

- **Электроэнцефалография (ЭЭГ)** является современным и достаточно распространенным в клинике методом исследования функций мозга. Метод этот позволяет многое понять в деятельности головного мозга, в процессах кодирования и переработки информации в ЦНС. Амплитуда потенциалов, отводимых от кожных покровов черепа у человека, колеблется от 5 до 300 мкв., а частота от 0,5 до 70 герц. Современные электроэнцефалографы позволяют регистрировать ЭЭГ от 4 до 32 точек сразу, а энцефалоскоп - от 50 до 100 точек одновременно. Анализ ЭЭГ производится с помощью ЭВМ.
- На ЭЭГ различают четыре основных типа колебаний.
- Альфа-ритм - 8-13 герц, амплитуда до 50 мкв., регистрируется в условиях физического и психического покоя. Лучше всего регистрируется в затылочной зоне коры и теменной области.
- Бета-ритм - частота более 13 герц, амплитуда 20-25 мкв. Он наиболее выражен в лобных и теменных долях. Сменяет альфа-ритм при нанесении раздражений, напряженной умственной работе, эмоциях.
- Тета-ритм - 4-8 герц, амплитуда 100-150 мкв. Регистрируется во время сна, при гипоксии и неглубоком наркозе.
- Дельта-ритм - частота 0,5-3,5 герц, амплитуда 200-300 мкв, регистрируется во время глубокого сна, при гипоксии, глубоком наркозе и ряде патологических состояний коры мозга.
- При патологии к этим ритмам присоединяются другие формы активности (веретена, вспышки эпилептиформных пиков и т.п.) причем нарушения обычной ритмики происходит в очагах повреждения, что позволяет производить топическую диагностику.

- Большинство исследователей считают, что ЭЭГ является результатом алгебраической суммы постсинаптических потенциалов клеток под электродами. Необходимо четко различать спонтанную активность коры, под которой понимают ритмическую биоэлектрическую активность в условиях отсутствия внешних раздражений, и вызванную активность, возникающую при внешнем раздражении. Примером такой вызванной активности могут быть т.н. первичные и вторичные ответы в коре при нанесении одиночных периферических раздражений на рецепторы. При этом т.н. первичный ответ возникает в первичной сенсорной зоне коры через 10 мсек., а вторичный - в других областях коры через 50-60 мсек. Важным отличительным признаком вторичных реакций является их диффузное распространение по коре головного мозга.
- При изучении биофизических аспектов деятельности нервных клеток и исследовании нейрогуморальных регуляторных систем, включая гематоэнцефалический барьер, цереброспинальную жидкость, широко используются радиоизотопные методы.
- Классический условнорефлекторный метод изучения функции коры большого мозга в современной нейрофизиологии успешно применяется в ком-плексном анализе механизмов обучения, становления и развития адаптивного поведения в сочетании с методами электроэнцефалографии, электронейронографии, нейро- и гистохимии, психофизиологии, способствуя более полному представлению физиологической сущности протекающих в мозге процесс.
- В познании механизмов работы мозга в последнее время возрастает роль методов теоретической физиологии, в частности методов моделирования (физического, математического, концептуального).