# Содержание

Введение

1 Понятия возбуждения и торможения

2 Свойства корковых процессов возбуждения и торможения

2.1 Иррадиация и концентрация корковых процессов

2.2 Индукция корковых процессов

3 Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе

Заключение

Список литературы

# Введение

Для деятельности центральной нервной системы характерна определенная упорядоченность и согласованность рефлекторных реакций, т. е. их координация.

Взаимодействие двух нервных процессов - возбуждения и торможения, лежащих в основе всех сложных регуляторных функций организма, закономерности их одновременного протекания в различных нервных центрах, а также последовательная смена во времени определяют точность и своевременность ответных реакций организма на внешние и внутренние воздействия.

# 1 Понятия возбуждения и торможения

Функционирование условно рефлекторного механизма базируется на двух основных нервных процессах: возбуждения и торможения. Достаточно сильное раздражение органа приводит его в активное деятельное состояние - возбуждение.

Возбуждение - свойство живых организмов, активный ответ возбудимой ткани на раздражение. Основная функция нервной системы, направленная на реализацию того или иного способа активации организма. Оно проявляется в мгновенных и существенных сдвигах в процессах обмена веществ, то есть может происходить только в живых клетках. Первый и притом обязательный признак возникшего возбуждения - электрическая реакция на результат изменений электрического заряда поверхностной мембраны клеток. Затем наступает специфическая для каждого органа реакция, чаще всего выражающаяся во внешней работе: мышца сокращается, железа выделяет сок, в нервной клетке возникает импульс.

Возбудимость, то есть способность в ответ на раздражение приходить в состояние возбуждения, - одно из основных свойств живой клетки. Исчезновение возбудимости означает прекращение рабочих функций, а в конечном счете, и жизни.

Вызвать состояние возбуждения можно различными раздражителями, например механическими (укол булавкой, удар), химическими (кислота, щелочь), электрическими. Наименьшая сила раздражения, достаточная для того, чтобы вызвать минимальное возбуждение, называется порогом раздражения.

По мере укрепления условного рефлекса происходит усиление тормозного процесса.

Торможение - активный, неразрывно связанный с возбуждением процесс, приводящий к задержке деятельности нервных центров или рабочих органов. В первом случае торможение называется центральным, во втором -периферическим.

В зависимости от природы физиологического механизма, лежащего в основе тормозного эффекта на условнорефлекторную деятельность организма, различают безусловное (внешнее и запредельное) и условное (внутреннее) торможение условных рефлексов.

Торможение безусловное - разновидность коркового торможения. В отличие от условного торможения наступает без предварительной выработки. Включает в себя: 1) индукционное (внешнее) торможение; 2) запредельное (охранительное) торможение.

Внешнее торможение условного рефлекса возникает под действием другого постороннего условного или безусловного раздражителя. Когда под влиянием какого-нибудь изменения внешней или внутренней среды в коре больших полушарий возникает достаточно сильный очаг возбуждения, то вследствие отрицательной индукции, возбудимость других ее пунктов оказывается пониженной - в той или иной степени в них развивается тормозное состояние.

Индукционное (внешнее) торможение - экстренное прекращение условнорефлекторной деятельности под воздействием посторонних стимулов, биологическое значение его - преимущественное обеспечение ориентировочной реакции на неожиданно возникший раздражитель. Примером такого торможения может служить следующий опыт.

У собаки выработан прочный условный рефлекс на свет электрической лампочки. Величина реакции - 10 капель слюны за 30 секунд изолированного действия раздражителя. Включение одновременно с зажиганием лампочки нового раздражителя (звонка) привело к уменьшению условного рефлекса до 1-2 капель. На повторное действие света (без включения звонка) выделилось 7 капель слюны. Испробованный еще через несколько минут условный рефлекс на свет лампочки полностью восстановился. Таким образом, под влиянием нового постороннего раздражителя произошло торможение услов¬ного рефлекса, продолжавшееся в течение некоторого времени. Источником индукционного торможения могут оказаться и раздражения, возникающие в самом организме, например сдвиги в работе пищеварительного аппарата.

При повторном действии одного и того же постороннего раздражителя вызываемый им очаг возбуждения постепенно слабеет, явление индукции исчезает и в результате прекращается тормозящее влияние на условные рефлексы.

Если изолированное действие условного пищевого раздражителя, обычно подкрепляемого через 20 секунд, продолжать 2-3 минуты, выделение слюны прекратится. То же произойдет при чрезмерном усилении раздражения. Секреция прекращается в результате развившегося торможения. Это можно доказать, пробуя также другие условные раздражители. Примененные сразу же после удлиненного во времени или чрезмерно сильного раздражения, они вызывают слабую рефлекторную реакцию вследствие иррадиации тормозного процесса на другие клетки коры.

Торможение, развивающееся в корковой клетке под влиянием длительного или сверхсильного раздражения, Павлов назвал запредельным.

Запредельное (охранительное) торможение - торможение, возникаю¬щее при действии стимулов, возбуждающих соответствующие корковые структуры выше присущего им предела работоспособности, и обеспечивающее тем самым реальную возможность ее сохранения или восстановления.

Как индукционное, так и запредельное торможение свойственно не только коре больших полушарий, но и всем другим отделам нервной системы. Существует, однако, вид торможения, встречающийся только в высшем отделе головного мозга. Такое специфическое корковое торможение Павлов назвал условным или внутренним.

Условное (внутреннее) торможение условного рефлекса носит условный характер и требует специальной выработки. Биологический смысл его в том, что изменившиеся условия внешней среды требуют соответствую¬щего адаптивного приспособительного изменения в условнорефлекторном поведении.

При выработке обычного условного рефлекса устанавливается связь раздражаемого пункта с другим возбужденным пунктом коры. При выработке условного торможения действие раздражителя связывается с тормозным состоянием корковых клеток. Один и тот же раздражитель в зависимости от того, с каким состоянием коры связывается его действие, может привести к образованию либо условного рефлекса, либо условного торможения. В первом случае он станет положительным условным раздражителем, а во втором -отрицательным.

Развитие торможения легко обнаружить в эксперименте. Так, у собаки предварительно были выработаны прочный условный рефлекс на удары метронома с подкреплением через 3 минуты и условные рефлексы на другие раздражители с подкреплением через 30 секунд. Затем метроном пускался в ход на 1 минуту и тотчас заменялся другим раздражителем, подкрепляемым через 30 секунд. При такой постановке опыта эффект действия второго раздражителя оказывался резко сниженным, то есть заторможенным. Очевидно, торможение, развившееся под влиянием, одноминутного действия метронома, захватило и другие участки коры.

Различают четыре вида внутреннего торможения: угасание, дифференцировка, условный стимул, запаздывание.

Если условный раздражитель предъявляется без подкрепления безусловным, то через некоторое время после изолированного применения условного стимула реакция на него угасает. Такое торможение условного рефлекса называется угасательным (угасание). Угасание условного рефлекса - это временное торможение, угнетение рефлекторной реакции. Спустя некоторое время новое предъявление условного стимула без подкрепления его безусловным вначале вновь приводит к проявлению условнорефлекторной реакции.

Если у животного или человека с выработанным условным рефлексом на определенную частоту звукового стимула (например, звука метронома с частотой 50 в секунду) близкие по смыслу раздражители (звук метронома с частотой 45 или 55 в секунду) не подкреплять безусловным стимулом, то условно рефлекторная реакция на последние угнетается, подавляется. Такой вид внутреннего (условного) торможения называется дифференцировочным торможением (дифференцировка). Дифференцировочное торможение лежит в основе многих форм обучения, связанных с выработкой тонких навыков.

Если условный стимул, на который образован условный рефлекс, применяется в комбинации с некоторым другим стимулом и их комбинация не подкрепляется безусловным стимулом, наступает торможение условного рефлекса, вызываемого этим стимулом. Этот вид условного торможения называется условным тормозом.

Запаздывательное торможение - торможение, наступающее тогда, когда подкрепление условного сигнала безусловным раздражителем осуществляется с большим опозданием (2-3 мин.) по отношению к моменту предъявления условного раздражителя.

# 2 Свойства корковых процессов возбуждения и торможения

##

## 2.1 Иррадиация и концентрация корковых процессов

Проведение афферентной волны по рефлекторной дуге вызывает в ее нервных центрах состояние возбуждения или торможения. Эти процессы при определенных условиях могут охватывать и другие рефлекторные центры. Распространение процесса возбуждения на другие нервные центры называют иррадиацией. Она осуществляется благодаря многочисленным взаимосвязям нейронов одной рефлекторной дуги с нейронами других рефлекторных дуг, так что при раздражении одного рецептора возбуждение в принципе может распространяться в центральной нервной системе в любом направлении и на любую нервную клетку.

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 пальцы задней лапки вызывает ответный рефлекс сгибания этой же лапки. Небольшое усиление давления приводит к сгибанию другой задней лапки, хотя рецепторы последней не раздражаются. Этот ответ возникает в результате того, что в сферу возбуждения помимо нервных центров одноименной половины спинного мозга вовлекаются центры другой его половины. При еще более сильном раздражении волна возбуждения охватывает вышележащие и нижележащие нервные центры и вызывает движения верхних конечностей (сначала на стороне тела, подвергшейся раздражению, а затем на противоположной).

Аналогичное явление иррадиации возбуждения можно наблюдать при действии различных раздражении в коре больших полушарий.

Иррадиация через некоторое время сменяется явлением концентрации процессов возбуждения в том же исходном пункте центральной нервной системы. Концентрация происходит в несколько раз медленнее, чем иррадиация нервных процессов.

Процесс иррадиации играет положительную роль при формировании новых реакций организма (ориентировочных реакций, условных рефлексов). Активация большого количества различных нервных центров позволяет отобрать из их числа наиболее нужные для последующей деятельности, т. е. совершенствовать ответные действия организма. Благодаря иррадиации возбуждения между различными нервными центрами возникают новые функциональные связи — условные рефлексы. На этой основе возможно, например, формирование новых двигательных навыков.

Вместе с тем иррадиация возбуждения может оказать и отрицательное воздействие на состояние и поведение организма. Так, иррадиация возбуждения в центральной нервной системе нарушает тонкие взаимоотношения, сложившиеся между процессами возбуждения и торможения в нервных центрах, и приводит к расстройству двигательной деятельности.

## 2.2 Индукция корковых процессов

При исследовании взаимоотношений возбуждения и торможения в коре мозга было установлено, что в течение нескольких секунд после воздействия тормозного раздражителя эффект положительных условных раздражителей усиливается. И наоборот, после применения положительных условных раздражителей усиливается действие тормозящих раздражении. Первое явление названо И.П.Павловым отрицательной индукцией, второе - положительной индукцией.

При положительной индукции в клетках, смежных с теми, где только что вызывалось торможение, после прекращения действия тормозного сигнала возникает состояние повышенной возбудимости. Вследствие этого импульсы, поступающие к нейронам при действии положительного раздражителя, вызывают повышенный эффект. При отрицательной индукции в клетках коры, окружающих возбужденные нейроны, возникает процесс торможения.

Отрицательная индукция ограничивает иррадиацию процесса возбуждения в коре мозга. Отрицательной индукцией можно объяснить торможение условных рефлексов более сильными посторонними раздражениями (внешнее безусловное торможение). Такое сильное раздражение вызывает в коре мозга интенсивное возбуждение нейронов, вокруг которых появляется широкая зона торможения нейронов, захватывающая клетки, возбужденные условным раздражителем.

Явления отрицательной и положительной индукции в коре головного мозга подвижны, постоянно сменяют друг друга. В разных пунктах коры мозга одновременно могут возникать очаги возбуждения и торможения, положительной и отрицательной индукции.

# 2.3 Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе.

Важнейшей характеристикой деятельности нервных центров является постоянное взаимодействие процессов возбуждения и торможения как между разными центрами, так и в пределах каждого из них.

Взаимосочетанная (реципрокная) иннервация мышц-антагонистов. Для сгибательного движения в суставе необходимо не только сокращение мышц-сгибателей, но и одновременное расслабление мышц- разгибателей. При этом в мотонейронах мышц-сгибателей возникает процесс возбуждения, а в мотонейронах мышц-разгибателей — процесс торможения. При возбуждении же центров разгибателей, наоборот, тормозятся центры сгибателей. Такие координационные взаимоотношения между моторными центрами спинного мозга были названы взаимосочетанной или реципрокной иннервацией мышц-антагонистов.

Появление и усиление в нервных центрах процесса торможения при одновременном возбуждении других центров получило по аналогии с физическими процессами название индукции (в данном случае это одновременная индукция). В настоящее время выяснены механизмы проявления реципрокной иннервации. Афферентное раздражение (например, болевое раздражение рецепторов кожи) направляется не только по собственному рефлекторному пути к мотонейронам мышц-сгибателей, но и одновременно через коллатерали активирует тормозные клетки Рэншоу. Окончания этих клеток образуют тормозные синапсы на мотонейронах мышц-разгибателей, вызывая в них торможение.

Реципрокные отношения между центрами мышц-антагонистов не являются постоянными и единственно возможными. В необходимых ситуациях (например, при фиксации суставов, при точностных движениях) они сменяются одновременным их возбуждением. В этом проявляется большая гибкость, целесообразность сложившихся в организме координации.

Показано, что у человека во время ходьбы и бега основной формой координации являются реципрокные отношения, но помимо них имеются фазы одновременной активности мышц-антагонистов голеностопного и, особенно коленного и тазобедренного суставов. Длительность фаз одновременной активности увеличивается с повышением скорости перемещения.

Взаимосочетанные (реципрокные) отношения характерны не только для моторных центров спинного мозга, но и для других центров. Еще в 1896 г. Н. Е. Введенский в опытах на животных наблюдал при раздражении двигательной зоны одного полушария коры головного мозга реципрокное торможение моторных центров другого полушария. При этом сокращение мышц одной половины тела сопровождалось расслаблением одноименных мышц другой.

Реципрокные отношения формируются также при возникновении доминанты, когда при возбуждении одних центров с помощью сопряженного торможения выключается деятельность других, посторонних, нервных центров.

Последовательная смена процессов возбуждения и торможения. Взаимоотношения процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе могут проявляться во времени в виде последовательной смены возбуждения и торможения в одних и тех же нервных центрах.

«Возбуждение вслед за торможением» впервые наблюдал И. М. Сеченов. Он описал резкое усиление у лягушки рефлекторной деятельности после ее торможения сильным раздражителем: резкий прыжок с голосовой реакцией и восстановлением кожной чувствительности («рефлекс Сеченова»). Позднее было обнаружено «торможение вслед за возбуждением» (А. А. Ухтомский). После сильных ритмических раздражении лапки лягушки выключение раздражителя приводит к мгновенному расслаблению лапки—поднятая конечность падает, как плеть. Описанные взаимоотношения процессов возбуждения и торможения часто встречаются в коре больших полушарий при условнорефлекторной деятельности.

Контрастное усиление одного процесса после другого в одном и том же нервном центре получило название последовательной индукции. Оно имеет большое значение при организации ритмической двигательной деятельности, обеспечивая попеременное сокращение и расслабление мышц.

Принцип конвергенции. К одной и той же нервной клетке благодаря многочисленным побочным взаимосвязям рефлекторных дуг могут поступать импульсы от различных рецепторов тела, т. е. сигналы о самых разнообразных раздражениях. Схождение импульсов, поступивших по различным афферентным путям, в каком-либо одном центральном нейроне или нервном центре называется конвергенцией.

В низших отделах нервной системы—спинном и продолговатом мозгу—конвергенция выражена гораздо меньше. нейроны этих отделов получают информацию от рецепторов сравнительно небольших участков тела — рецептивных полей одного и того же рефлекса. В надсегментарных отделах, особенно в коре больших полушарий, происходит конвергенция импульсов различного происхождения от разных рефлекторных путей. нейроны надсегментарных отделов могут получать сигналы о световых, звуковых, проприоцептивных и прочих раздражениях, т. е. сигналы разной модальности. На теле нейронов постоянно изменяются «конвергентные узоры» — возбужденные и заторможенные участки. Подсчитано, что размеры рецептивных полей корковых нейронов, т. е. участков тела, от которых к ним могут поступать афферентные раздражения, в 16— 100 раз больше, чем размеры тех же полей для афферентных клеток спинальных рефлекторных дуг. Благодаря такому разнообразию поступающей информации в нейронах вышележащих отделов головного мозга может происходить ее широкое взаимодействие, сопоставление, отбор, выработка адекватных реакций и установление новых связей между рефлексами.

Принцип общего конечного пути. Афферентных нейронов в центральной нервной системе в несколько раз больше, чем эфферентных. В связи с этим многие афферентные влияния поступают к одним и тем же вставочным и эфферентным нейронам, которые являются для них общими конечными путями к рабочим органам. Система реагирующих нейронов образует таким образом как бы воронку («воронка Шеррингтона»). Множество разнообразных раздражении может возбудить одни и те же мотонейроны спинного мозга и вызвать одну и ту же двигательную реакцию (например, сокращение мышц-сгибателей верхней конечности). Английский физиолог Ч. Шеррингтон, установивший принцип общего конечного пути, предложил различать союзные (аллиированные) и антагонистические рефлексы. Встречаясь на общих конечных путях, союзные рефлексы взаимно усиливают друг друга, а антагонистические—тормозят. В первом случае в нейронах общего конечного пути имеет место пространственная суммация (например, сгибательный рефлекс усиливается при одновременном раздражении нескольких участков кожи). Во втором случае происходит борьба конкурирующих влияний за обладание общим конечным путем, в результате чего один рефлекс осуществляется, а другие затормаживаются. При этом освоенные движения выполняются с меньшим трудом, так как в их основе лежат упорядоченные во времени синхронизированные потоки импульсов, которые проходят через конечные пути легче, чем импульсы, поступающие в случайном порядке.

Преобладание на конечных путях той или иной рефлекторной реакции обусловлено ее значением для жизнедеятельности организма в данный момент.

В таком отборе важную роль играет наличие в центральной нервной системе доминанты. Она обеспечивает протекание главной реакции. Например, ритмический шагательный рефлекс и одиночный, непрерывный рефлекс сгибания при болевом раздражении являются антагонистическими. Однако спортсмен, внезапно получивший травму, может продолжать бег к финишу, т. е. осуществлять ритмический рефлекс и подавлять болевые раздражения, которые, поступая к мотонейронам сгибательных мышц, препятствуют попеременному сгибанию и разгибанию ноги.

#

# Заключение

В начале образования положительного условного рефлекса происходит распространение возбуждения из непосредственного пункта раздражения в коре мозга на другие отделы. Такое распространение И.П.Павлов назвал иррадиацией возбудительного процесса. При иррадиации в процесс возбуждения вовлекаются соседние нервные клетки по отношению к группе клеток, непосредственно возбужденных пришедшими сигналами. Распространение происходит по ассоциативным нервным волокнам коры, которые соединяют рядом расположенные клетки. В иррадиации возбуждения могут участвовать также подкорковые образования и ретикулярная формация.

По мере замедления условного рефлекса возбуждение сосредоточивается все в более ограниченной зоне коры, к которой адресовано раздражение. Это явление носит название концентрации возбудительного процесса. В случае выработки дифференцировоч-ного торможения, оно и ограничивает иррадиацию возбуждения.

И.П.Павлов считал, что торможение также способно к иррадиации и концентрации. Торможение, возникшее в анализаторе при использовании отрицательного условного раздражителя, иррадиирует по коре головного мозга, но в 4-5 раз медленнее (от 20 сек до 5 мин), чем возбуждение. Еще медленнее происходит концентрация торможения.

При исследовании взаимоотношений возбуждения и торможения в коре мозга было установлено, что в течение нескольких секунд после воздействия тормозного раздражителя эффект положительных условных раздражителей усиливается. И наоборот, после применения положительных условных раздражителей усиливается действие тормозящих раздражении. Первое явление названо И.П.Павловым отрицательной индукцией, второе - положительной индукцией.

# Список литературы

1. Воронин Л.Г. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. - М.: Высшая школа, 1965. - 165с.
2. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. Учебник. - М.: Изд-во МГУ, 1989. - 399 с.
3. Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга. - М.: Медицина, 1975. - 240с.
4. Физиология человека: Учебник / В двух томах, под ред. Покровского В.М. и Г.Ф. Коротько, Медицина,1997 г.- 448с.