

Миколаївський національний університет  
імені В. О. Сухомлинського

Факультет фізичної культури та спорту  
Кафедра теорії та методики фізичної культури

**Лекція на тему:**  
**«ФІЗІОЛОГІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ»**

Для студентів

Галузі знань – 0102 «Фізичне виховання, спорт і здоров'я людини»

Напрямам підготовки: 6.010201 – «Фізичне виховання\*»  
6.010202 – «Спорт»  
6.010203 – «Здоров'я людини\*»

Укладач:  
доцент Гетманцев С.В.

Миколаїв – 2016

**Мета:** ознайомити студентів з основними фізіологічними принципами будови та функціонування нервової системи людини.

**Завдання:** охарактеризувати основні структурно-функціональні особливості діяльності центральної нервової системи та їх роль у забезпеченні життєдіяльності організму людини.

**План.**

1. Функції і загальні принципи будови нервової системи	с. 3
2. Основні етапи еволюції нервової системи	с. 3
3. Методи досліджень центральної нервової системи	с. 4
4. Будова та функції нейронів	с. 5
5. Будова та механізм передачі збудження в синапсах	с. 7
6. Гальмування в центральній нервовій системі	с. 8
7. Нервові центри та їхні властивості	с. 11
8. Загальні принципи координації рефлексів	с. 13
9. Спинний мозок	с.16
10.Рефлекторна діяльність довгастого мозку і моста	с. 18
11.Ретикулярна формація стовбура мозку	с. 19
12. Автономна нервова система	с. 20
13.Фізіологія мозочка	с. 21
14.Фізіологія середнього мозку	с. 22
15.Функції проміжного мозку і підкіркових ядер	с. 24
16.Кора півкуль великого мозку	с. 26
17.Вікові особливості діяльності центральної нервової системи	с. 30

**Ключові слова:** нервова система, нейрон, синапс, рефлекс, збудження, гальмування, нервовий центр, спинний та головний мозок.

## ***Функції і загальні принципи будови нервової системи.***

Нервова система виконує в основному дві важливі функції. Перша — це об'єднання і регуляція всіх фізіологічних процесів організму, його органів, тканин і клітин. Друга — забезпечення взаємодії організму з зовнішнім середовищем. Обидві функції нерозривні і направлені на оптимальне пристосування діяльності організму до умов зовнішнього середовища.

Побудована нервова система із досить складних структур, утворених різними групами нервових клітин і їхніх численних відростків. Для зручності вивчення нервову систему умовно ділять на три частини: центральну, периферичну та автономну (вегетативну). До центральної частини відноситься спинний і головний мозок, до периферичної — черепні та спинномозкові нерви. Тіла нейронів переважно розташовані у вигляді скупчень, або груп, які називаються в центральній нервовій системі ядрами, а в периферичній—гангліями. Та частина нервової системи, яка керує діяльністю внутрішніх органів і функціями периферичних систем тіла, виділяється в автономну нервову систему. Вона складається з двох частин — симпатичної та парасимпатичної.

## **Основні етапи еволюції нервової системи.**

Клітини, які спеціалізовані на сприйнятті різних подразнень, вперше з'являються у кишковопорожнинних. Нервова система філогенетично розвивалася шляхом удосконалення способу передачі збудження, диференціювання і концентрації клітинних елементів. По цих трьох ознаках розрізняють чотири основні типи нервової системи: дифузну, дифузно-вузлову, гангліозну і трубчасту. Дифузну нервову систему мають представники типу кишковопорожнинних. Складається вона із мало диференційованих нервових клітин, з'єднаних між собою протоплазматичними відростками, які забезпечують двосторонню дифузну передачу збудження.

У зв'язку з ускладненням рухових реакцій і особливо у членистоногих нервові клітини концентруються і утворюють спочатку дифузно-вузлову (турбеларії), а потім гангліозну (вузлову) нервову систему. У хребетних концентрація і спеціалізація нервових клітин досягає ще вищого рівня. Утворюється трубчаста нервова система. Із нервової трубки сформувався спинний, а із переднього її кінця — різні відділи головного мозку.

Розвиток рухового апарату і сенсорних систем призвів до збільшення переднього мозку, а більша кількість нейронів стала забезпечувати більш тонкий аналіз нервових імпульсів від рецепторів і більш досконалу регуляцію рухів. Цей процес повторювався з підключенням аферентних сигналів до самої передньої частини мозку і виникненням ще вищого рівня аналізу сенсорних сигналів і регуляції рухів. Таким чином, в процесі еволюції утворення нових нервових структур йшло паралельно з передачею їм

функцій регуляції поведінки. При цьому вищі рівні регуляції, здійснюючи регуляцію поведінки, встановлювали зв'язки з нижче розташованими рівнями. Наслідком такого розвитку стало виникнення ієрархічної регуляції поведінки, при якій вищі рівні взаємодіють з нижчими рівнями, утворюючи складну інтегровану систему, яка забезпечує найкраще пристосування організму до умов зовнішнього середовища.

### Методи досліджень центральної нервової системи.

В області вивчення фізіологічних механізмів центральної нервової системи тривалий час ідеї значно випереджали можливість їх експериментальної перевірки. Протягом століть єдиним джерелом інформації про функціонування нервової системи були випадки її захворювання і травм. На початку XIX ст. почали використовувати метод перерізки і видалення (екстирпації) частин мозку. На зміну цьому грубому методу в наш час прийшов метод обернених пошкоджень. Для цього досліджувану ділянку мозку охолоджують нижче  $+25^{\circ}\text{C}$ . При цій температурі багато нейронів перестають функціонувати і відновлюють функціональну активність тільки після припинення дії холоду. Багато цінних відомостей було одержано за допомогою методу подразнення, або стимуляції, мозку електричним струмом і деякими хімічними речовинами. Використання в електрофізіології електронних підсилювачів, катодних осцилографів і мікроелектродів дало можливість точно реєструвати будь-які, навіть найслабкіші і найшвидші, електричні коливання в нервовій тканині та окремих нервових клітинах. Важливу інформацію для розкриття механізмів діяльності центральної нервової системи добуто за допомогою хімічних методів. Завдяки електронній мікроскопії вдалося одержати детальну картину ультраструктури центральних нейронів і міжнейронних зв'язків. В останні роки успішно розвивається і нейрокібернетика, яка вивчає математичні аспекти діяльності нервової системи і моделювання функції окремих нейронів і нервових структур.

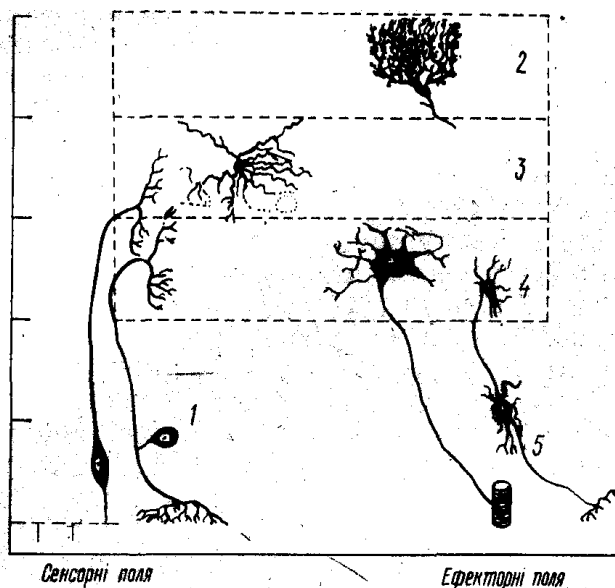
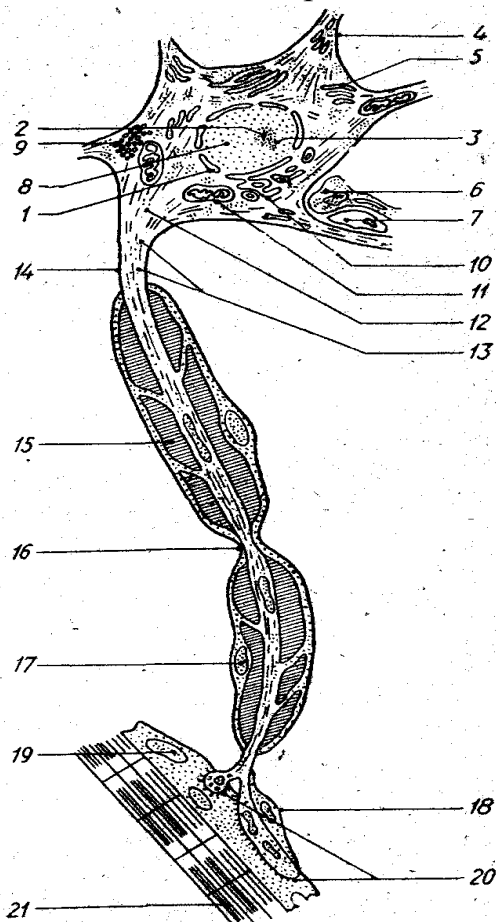


Рис. 1. Різні типи нейронів залежно від ступеня розгалуженості їхніх відростків і функціональної топографії (схема)

## Будова та функції нейронів.

Структурною одиницею нервової системи є нервова клітина, або нейрон. Форма нейронів різноманітна (рис. 1). Складається нейрон із тіла, або соми (діаметром від 2 до 100 мкм), коротких відростків — дендритів (довжиною до 300 мкм) і довгого відростка — аксона. Довжина останнього у людини може досягати 1 м. Діаметр аксона від 1 до 20 мкм (рис. 2). Поверхня тіла клітини і дендритів вкрита потовщеннями (гудзичками), які називаються синапсами (рис. 3). На тілі нейрона може бути до 5 тис. синапсів. Синапси — це місця контакту нейронів, через які відбувається передача нервових імпульсів від рецепторів або інших нейронів. Аксон, як правило, не утворює синаптичних контактів і по всій довжині, не рахуючи початкового сегменту, вкритий численними клітинами — сателітами, які утворюють неврилему. Крім цього, аксон може бути обгорнутий мієліновою оболонкою, яка утворена жироподібною речовиною. Ця оболонка через кожні 2 мм переривається, утворюючи так звані вузли нервового волокна (перехвати Ранв'є). Кінець аксона ділиться на кілька гілочок, кожна з них у свою чергу поділяється на багато кінцевих (термінальних) волокон, які обвиваються навколо дендритів і тіл інших нейронів, утворюючи з ними численні синапси. В середині нейронів знаходиться цитоплазма, де розміщені ядро і органіди (мітохондрії, рибосоми, лізосоми, внутрішній сітчастий апарат (апарат Гольджі), нейрофібрили і тигроїдні тільця). Залежно від кількості довгих відростків, нейрони бувають уніполярні, біполярні і мультиполярні. За функцією нейрони ділять на аферентні, еферентні і проміжні. Аферентні нейрони несуть інформацію від рецепторів у центральну нервову систему, проміжні передають нервові імпульси від однієї нервової клітини до іншої, здійснюючи їх попередній аналіз. Еферентні нейрони посилають імпульси до робочих органів.



Нейрони значно розрізняються і за параметрами: величиною мембранного потенціалу, величиною і тривалістю потенціалу дії і слідових потенціалів та критичним рівнем деполяризації.

Рис. 2. Нейрон: 1— ядро, 2 — ядерце, 3 — сателіт ядерця, 4— дендрит, 5 — ендоплазматична сітка з гранулами РНК, 6 — синаптичне закінчення, 7 — ніжка астроцита, 8 — гранули ДНД, 9 — ліпофусцин, 10 — внутрішній сітчастий апарат, 11 — мітохондрія, 12 — аксонний горбик, 13 — нейрофібрили, 14— аксон, 15 — мієлінова оболонка, 16 — вузол нервового волокна, 17 — ядро лемоцита (швановської клітини), 18— лемоцит (швановська клітина) в області нервово-м'язового синапса, 19 — ядро м'язової клітини, 20 — нервово-м'язовий синапс, 21 — м'яз.

**Нейроглія.** До складу нервової тканини крім нейронів входять також гліальні клітини. За своєю будовою вони нагадують нервові клітини, у них теж є тіло і велика кількість відростків, які, відходячи в різних напрямках, переплітаються між собою і утворюють густе сплетіння. В його петлях розташовані нервові клітини та їхні відростки.

За типом відростків і рядом інших ознак є кілька типів гліальних клітин. Клітини з дуже великою кількістю відростків, які променями відходять в усі боки, називають астроцитами, а гліальні клітини з порівняно

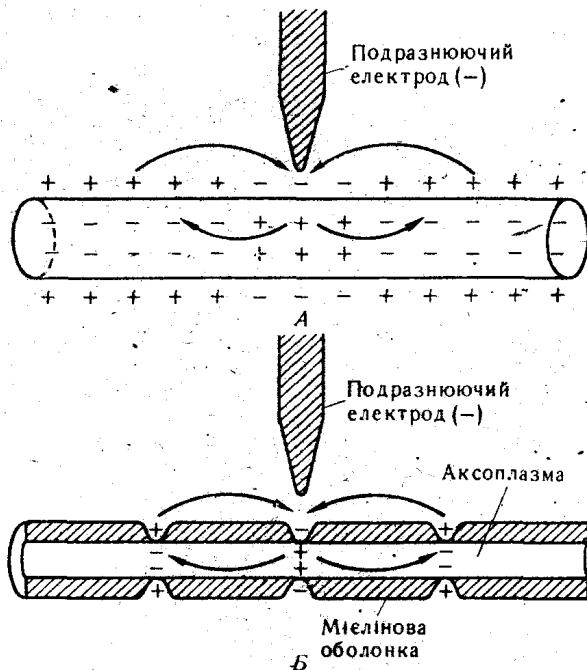


Рис. 3. Механізм розповсюдження потенціалу дії в обох напрямках від подразнюючого електрода в немієліновому волокні (А) і сальтаторне проведення в мієліновому нервовому волокні (Б).

невеликою кількістю відростків, що розгалужуються досить далеко, — олігодендроцитами.

Кількість гліальних клітин приблизно в 10 разів більша за кількість нейронів. Таким чином, нейроглія утворює основну масу мозкової речовини. Відростки гліальних клітин дуже щільно підходять до нервових клітин і до стінок венозних судин. Все це дає підставу вважати, що гліальні клітини виконують не тільки опорну і захисну функції. Вони відіграють суттєву роль в транспорті речовин із крові до нервових клітин і виведенні продуктів обміну речовин із нервових клітин у кров. Є докази, що гліальні клітини виділяють речовини, які впливають на збудливість нервових елементів. Існують припущення, що нейроглія бере участь у формуванні тривалих слідових процесів у центральній нервовій системі.

**Нервові волокна.** Периферичні відростки нервових клітин, або нервові волокна, зверху вкриті оболонкою, а всередині мають осьовий циліндр, в якому знаходяться нейрофібрили. Нейрофібрили в свою чергу складаються з трубочок: нейротубулів (діаметром до 30 нм) і нейрофіламентів (до 10 нм), по яких транспортуються до іннервованих тканин речовини, що утворюються в клітинах. Нервові волокна, які не втратили зв'язку з тілами клітин, здатні до відновлення (регенерації). Збудження по нервових волокнах проводиться ізольовано і в обидва напрямки від місця його виникнення. По волокнах, що не мають мієлінової оболонки (немієлінове нервове волокно), збудження

проводиться за рахунок електричних струмів, що виникають між збудженими і не збудженими ділянками мембрани (див. рис. 3), а по мієлінізованих волокнах збудження передається тільки через вузли нервового волокна (рис. 3). При цьому збудження одночасно передається через 2 ... 3 вузла, що значно підвищує швидкість і надійність його передачі в порівнянні з не мієліновими нервовими волокнами.

З функціональної точки зору нервові волокна характеризуються високою збудливістю, лабільністю і відносною нестимлюваністю.

Враховуючи будову, швидкість проведення збудження і тривалість фаз потенціалу дії, нервові волокна ділять на три групи. Група А — товсті (4 ... 20 мкм), мієлінізовані волокна з великою швидкістю проведення збудження (до 120 м/с). Група В — деякі мієлінізовані волокна автономної нервової системи (діаметром 1 ... 3 мкм і швидкістю проведення збудження 3 ... 14 м/с). Група С — тонкі не мієлінові волокна діаметром 0,5 мкм і малою швидкістю проведення збудження.

### **Будова та механізм передачі збудження в синапсах.**

Місця, в яких збудження з однієї нервової клітини передається на другу, називають синапсами. Синапс складається з пресинаптичної і постсинаптичної частин, між якими лежить синаптична щілина (рис. 4). До пресинаптичної частини відноситься кінцева гілочка аксона, яка поблизу місця контакту втрачає мієлінову оболонку і розширюється, утворюючи синаптичний гудзичок. У синаптичному гудзичку знаходяться міхурці (везикули), наповнені хімічною речовиною — медіатором, а також мітохондрії

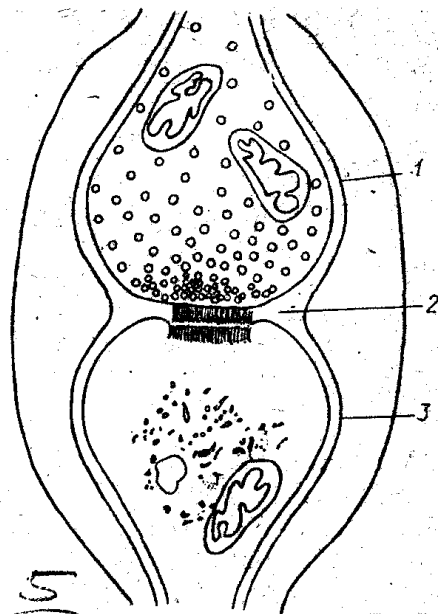


Рис. 4. Будова аксодендритного синапса.

і рибосоми. Синаптична щілина має ширину 12... 30 нм. Постсинаптична частина утворена мембраною тіла клітин або її відростків, на якій

розміщується потовщення — постсинаптична мембрана товщиною 5 нм і довжиною 150 ... 450 мкм. Залежно від місця контакту аксона з частинами нервової клітини розрізняють аксосоматичні, аксодендритні, аксоаксональні і дендродендритні синапси .

Синапси, що утворені закінченням аксона і м'язом, носять назву нервово-м'язових синапсів, або кінцевих пластинок.

**Механізм передачі збудження в синапсах центральної нервової системи.** Тривалий час існувала думка, що збудження від однієї нервової клітини до іншої передається за допомогою електричних потенціалів. Але електрофізіологічними дослідженнями встановлено, що електричний струм не проникає через синаптичну щілину і не передається на постсинаптичну мембрану. Збудження в синапсах передається за допомогою хімічних речовин, що дістали назву медіаторів. В нервово-м'язових синапсах, синапсах парасимпатичної нервової системи медіатором є ацетилхолін. В синапсах центральної нервової системи, згідно з даними Д. Кертіса, збуджуючим медіатором є похідні глютамінової кислоти, а в деяких нейронах — ацетилхолін і норадреналін. Передача збудження в синапсах відбувається таким чином: збудження, яке проходить по нервовому закінченню до синапса, викликає зміни проникності пресинаптичної мембрани. В результаті цих змін везикули лопаються, а медіатор, що знаходиться в них, виходить у синаптичну щілину і внаслідок дифузії переміщується до постсинаптичної мембрани. Досягнувши постсинаптичної мембрани, медіатор взаємодіє з її структурними елементами - білково-ліпідними комплексами, чутливими до дії медіатора. Наслідком цієї взаємодії є зміна проникності постсинаптичної мембрани для іонів, деполяризація її і виникнення так званого збуджуючого постсинаптичного потенціалу (ЗПСП). Величина ЗПСП, який виникає внаслідок одноразового виділення медіатора з одного синапса, незначна і не здатна викликати збудження мембрани нервової клітини. І тільки внаслідок сумарної дії медіатора, який виділяється кілька разів підряд з одного або одночасно з кількох синапсів, збуджуючий постсинаптичний потенціал досягає величини, здатної деполяризувати мембрану до критичного рівня і викликати новий потенціал дії, тобто передати збудження з однієї нервової клітини на іншу. Медіатор, наприклад ацетилхолін, після взаємодії з активними центрами постсинаптичної мембрани інактивується специфічним ферментом ацетилхолінестеразою, і постсинаптична мембрана знову стає готовою до сприйняття нового збудження.

### **Гальмування в центральній нервовій системі.**

Гальмування — це особливий нервовий процес, що проявляється в зменшенні або відсутності реакції у відповідь на подразнення. Вперше гальмування було відкрито німецькими вченими братами Вебер, у 1845 р. при вивченні дії подразнення блукаючого нерва на скорочення серця.



Початком розвитку досліджень гальмування в центральній нервовій системі слід вважати роботу І. М. Сеченова «Про гальмування згинального рефлексу у жаби при хімічному подразненні середнього мозку», яка була надрукована у 1863 р. Далі І. М. Сеченовим і М. Є. Введенським було показано, що гальмування не можна звести до стомлення рефлекторних центрів і що розвиток гальмування пов'язаний із зміною електричної активності центральної нервової системи. Сучасні електрофізіологічні

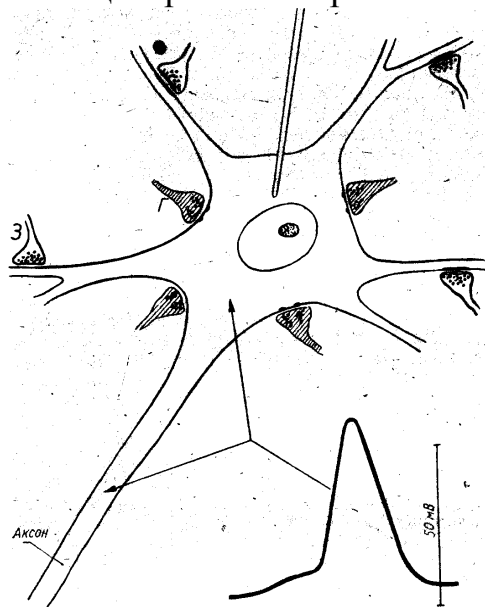


Рис.5. Схема нейрона із збуджувальними (З) гальмівними (Г) синапсами і внутрішньоклітинний запис повільних постсинаптичних потенціалів.

дослідження дозволили встановити два принципово різних способи гальмування у нервових клітинах. Перший спосіб пов'язаний із діяльністю спеціальних гальмівних нейронів, у другому випадку гальмування в клітині виникає вторинно як наслідок її збудження. На кожній нервовій клітині розташовані збуджуючі і гальмівні синапси (рис. 5). Співвідношення активності збуджуючих і гальмівних синапсів в кожний даний момент визначає характер реакції нервової клітини.

Залежно від механізму виникнення гальмування буває деполяризаційне (виникає внаслідок тривалої деполяризації мембрани) і гіперполяризаційне (яке пов'язане з гіперполяризацією мембрани).

Гальмування може виникати як в пресинаптичній частині аксона, так і в постсинаптичній мембрані. Постсинаптичне гальмування пов'язане з виділенням із синапсів медіатора, який призводить до збільшення величини мембранного потенціалу на 5 ... 8 мВ, тобто до гіперполяризації мембрани. Це збільшення мембранного потенціалу дістало назву гальмівного постсинаптичного потенціалу (ГПСП).

Наявність гальмівних синапсів вперше була доведена для рухових нейронів спинного мозку вченими Д. Лойдом і Б. Реншоу, а виміри зміни

поляризації мембрани за допомогою мікроелектродів, проведені Екклсом (1954), показали, що гальмування розвивається внаслідок гіперполяризації постсинаптичної мембрани.

Природа гальмівного медіатора в різних синапсах різна. В нервово-м'язових синапсах серця гальмівним медіатором є ацетилхолін, який в той же час для скелетних м'язів відіграє роль збуджуючого медіатора. В гальмівних синапсах нервово-м'язових з'єднань гальмування викликає гамма-аміномасляна кислота (ГАМК). Для міжнейронних синапсів природа гальмівного медіатора повністю ще не з'ясована. Існує думка про те, що цю роль можуть виконувати різні речовини і що різниця між збуджуючими і гальмівними нейронами полягає лише в особливостях біохімічних процесів синтезу цих медіаторних речовин. Первинне деполяризаційне пресинаптичне гальмування розвивається в пресинаптичних розгалуженнях аксонів аферентних нейронів за допомогою проміжних гальмівних нейронів (рис. 6). Внаслідок тривалої деполяризації (до кількох сотень мілісекунд) пресинаптичних закінчень, викликані високочастотними розрядами цих проміжних нейронів, проведення імпульсів до мотонейронів блокується, через що зменшується або повністю припиняється активність їх. Цей тип гальмування широко розповсюджений в центральній нервовій системі. Гальмування викликається не тільки з боку аферентних волокон, а і при подразненні різних структур головного мозку.

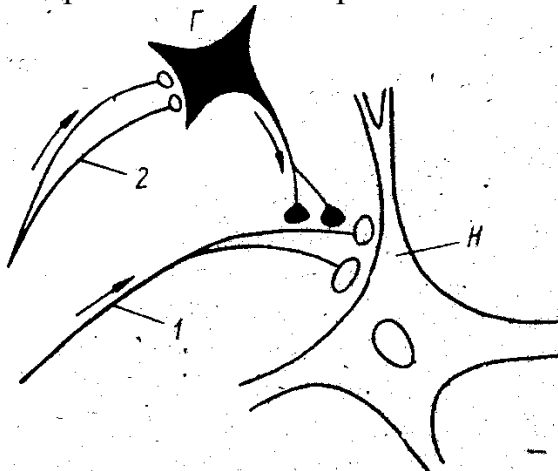


Рис. 6. Схема розташування гальмівних синапсів на пресинаптичних розгалуженнях аксона.

Вторинне деполяризаційне гальмування розвивається в тих синапсах, що збуджуються. Внаслідок тривалого збудження, тобто тривалої деполяризації, яка може виникнути як у пресинаптичній так і постсинаптичній мембранах синапса, зменшується збудливість клітини. Збільшується період рефрактерності, внаслідок чого зменшується лабільність. При цьому збудження змінюється гальмуванням.

Цей тип гальмування було вивчено М. Є. Введенським (1886) і названо песимальним гальмуванням. Воно може виникнути в будь-якій ділянці нервового утворення саме там, де низький рівень лабільності. Найлегше спостерігати цей вид гальмування у нервово-м'язовому синапсі. Тому

механізм виникнення песимального гальмування детально вивчено на нервово-м'язових синапсах. Виявлено, що основною причиною цього гальмування є стійка деполяризація, яка виникає під впливом частоті стимуляції. Але синапси і центральної нервової системи мають невелику лабільність, тому вони також можуть стати місцем вторинного гальмування.

**Вторинне гіперполяризаційне гальмування.** Гальмування може розвиватися і в збуджуючих нейронах без участі впливу гальмівного медіатора як наслідок тривалої деполяризації в мембрані синапсу під впливом імпульсів високої частоти. Таке, гальмування називають песимальним. Сильне збудження нейрона призводить до збільшення величини і фази гіперполяризації потенціалу дії. Збуджуючий постсинаптичний потенціал при цьому стає недостатнім, щоб деполяризувати мембрану до критичного рівня, і тому розвивається гальмування, яке називають вторинним гіперполяризаційним.

### **Нервові центри та їхні властивості.**

Сукупність нервових клітин, що регулюють певну функцію, називають нервовим центром. Поняття нервового центру більше функціональне, ніж анатомічне, оскільки групи нейронів, пов'язаних з регуляцією тієї самої функції, можуть знаходитись у різних відділах нервової системи. Наприклад, регуляція дихання здійснюється групами нейронів, що лежать у спинному, довгастому, середньому, проміжному мозку і корі півкуль великого мозку (головного мозку). Те ж саме можна сказати про руховий центр мови. З іншого боку, ті ж самі нервові клітини можуть брати участь у регуляції різних функцій. Слід відмітити, що роль нервових структур у здійсненні тієї ж самої функції різна. Пошкодження одних нервових структур призводить до незначних порушень функції, тоді як пошкодження інших — до повного припинення її. Нервові центри мають ряд характерних властивостей, що зумовлені особливостями передачі збудження в синапсах і взаємозв'язками нейронів, які утворюють ці центри.

**Одностороннє проведення збудження.** У центральній нервовій системі збудження проводиться в одному напрямку від рецепторного нейрона через проміжний до ефекторного або з аксона на дендрит. В основі цієї властивості лежить особливість морфологічного зв'язку між нейронами, а саме: медіатор, що здійснює передачу збудження, виділяється тільки пресинаптичними закінченнями.

**Затримка проведення збудження.** Збудження в центральній нервовій системі розповсюджується значно повільніше, ніж по нервових волокнах. Це пояснюється тим, що для здійснення процесів, пов'язаних з виділенням медіатора в синапсі, дифузією його через синаптичну щілину, виникненням збуджуючого постсинаптичного потенціалу і з переходом його в потенціал дії, потрібно 1,5 ... 2 мс. Це явище отримало назву синаптичної затримки проведення збудження, а час від початку подразнення рецептора до появи рефлекторної відповіді носить назву прихованого, або латентного, періоду

рефлексу. Тривалість цього періоду буде тим більшою, чим більшу кількість синапсів має рефлекторна дуга. Наприклад, двонейронна моносинаптична рефлекторна дуга сухожилкового колінного рефлексу має латентний період 24 мс, зорово-рухової реакції — 200 мс і більше.

**Сумація збудження.** Сумація збудження проявляється у складанні ефектів дії подразників. Ще І. М. Сеченовим (1863) було виявлено, що поодинокі слабкі підпорогові подразнення не викликають рефлексу, а кілька таких подразнень, коли вони подаються один за одним з певною частотою, викликають рефлекс. Це відбувається внаслідок підвищення збудливості нейронів. Розрізняють послідовну і просторову сумацію. Перша виникає, коли в нервовий центр послідовно приходить підряд кілька підпорогових імпульсів, підсумовуючись, деполяризують мембрану до критичного рівня і викликають потенціал дії. Просторова сумація має такий самий механізм виникнення потенціалу дії, а підпорогові імпульси до нейрона приходять по різних нервових шляхах. Деякі рефлекси не виникають тоді, коли рецептор подразнюється поодиноким стимулом навіть дуже великої сили. Так, почісувальний рефлекс у спинального собаки не може бути викликаний поодинокими індукційними ударами рецепторів шкіри великої інтенсивності. Слабкі ритмічні і індукційні подразнення з частотою 18 ударів через 2... 3 с викликають рефлекторну реакцію.

**Трансформація ритму збудження.** Нервові центри здатні змінювати частоту імпульсів, яка приходить до них від рецепторів. На велику частоту подразнень нервовий центр може відповідати рідким ритмом імпульсів і, навпаки, на поодинокі подразнення більш частими імпульсами. Причиною зміни ритму високої частоти є те, що синапси можуть пропускати лише імпульси такої частоти, яка не перевищує рівня його лабільності, зумовленої процесами передачі збудження в них. Збільшення частоти імпульсації у відповідь на поодинокі сильні стимули пов'язують з виділенням такої кількості медіатора, яка викликає тривалу деполяризацію мембрани, а також з наявністю тривалого слідового негативного потенціалу, на фоні якого будь-які підпорогові стимули, що надходять до нервової клітини, здатні викликати потенціал дії.

**Післядія.** Збудження в центральній нервовій системі не завжди припиняється після закінчення дії подразника. Рефлекторна діяльність може продовжуватись ще деякий проміжок часу і після припинення подразнення. Це явище носить назву рефлекторної післядії. Післядія може бути короткочасною (кілька мілісекунд) і більш-менш тривалою (кілька секунд). Короткочасна післядія пов'язана з тривалою слідовою деполяризацією, яка викликає потенціали дії і таким чином підтримує рефлекторну реакцію. Тривала рефлекторна післядія зумовлена циркуляцією імпульсів по нейронних сітках нервового центру.

**Полегшення.** В природних умовах нейрони генерують не поодинокі імпульси, а залпи імпульсів певної частоти. Дослідами встановлено, що при ритмічному подразненні нервового центру кожний наступний імпульс викликає більшу рефлекторну реакцію. Це явище дістало назву полегшення.

Його виникнення пояснюється тим, що при ритмічному подразненні близько пресинаптичної мембрани скупчуються міхурці з медіатором. Внаслідок цього нові імпульси призводять до виділення більшої кількості медіатора в синаптичну щілину і швидшого досягнення критичного рівня деполяризації.

**Ритмічна активність нервових центрів.** В більшості нервових клітин збудження виникає тільки при дії стимулів, що надходять по аферентних шляхах. Але існують нейрони, в яких збудження виникає без нанесення подразнення. Ці нейрони проявляють фонову, або так звану спонтанну, активність. Причиною фонові активності вважають самовільне виділення медіатора нервовими закінченнями і постійну циркуляцію імпульсів по кільцевих зв'язках між нейронами. Ритмічна активність підвищує чутливість нейронів до дії подразників.

**Тонус нервових центрів.** Внаслідок ритмічної активності нервових центрів, їхньої спонтанної імпульсації до робочих органів постійно надходять нервові імпульси. Але з периферії від рецепторів до нервових центрів також постійно поступають імпульси, які підтримують нервові центри в стані невисокого збудження або тону.

**Стомлюваність нервових центрів.** При тривалому або сильному подразненні аферентних нервових волокон спостерігається зменшення частоти імпульсів, що надходять до робочих органів. Внаслідок цього рефлекторна відповідь зменшується або припиняється повністю. У нервових центрах розвивається стомлення. Вважається, що причиною виникнення стомлення є зміни в синапсах, які розвиваються при тривалому або сильному збудженні нейрона. Однією з причин може бути зменшення запасів медіатора в процесі роботи нейрона і, отже, порушення передачі збудження. Крім того, при тривалих ритмічних збудженнях зменшується чутливість холінергічних рецепторів постсинаптичної мембрани. Це явище зветься десенсибілізацією.

### **Загальні принципи координації рефлексів.**

Рефлекторна діяльність центральної, нервової системи складається з великої кількості рефлекторних актів, які забезпечують пристосування організму до змін умов зовнішнього середовища. Здійснення цих рефлекторних актів можливе лише завдяки узгодженій взаємодії нейронів, наявності системи координації рефлексів, побудованої на морфологічних особливостях зв'язку між нейронами, і функціональним властивостям нервових центрів.

**Пластичність нервових центрів.** Здатність нервових центрів змінювати свої функціональні характеристики називають пластичністю їх. Ця властивість нервових центрів проявляється при пошкодженнях або вилученні деяких частин мозку, коли функції пошкоджених частин беруть на себе нервові центри, що розташовані навколо. Зміна функції органа також призводить до перебудови функціональних характеристик нервового центру. Показові щодо цього досліди, проведені П. К. Анохіним, який зшивав у

собаки центральний кінець блукаючого нерва з периферичним кінцем плечового нерва, що іннервує передню кінцівку. Спочатку кінцівка не рухалась, потім її рухи викликали різні вегетативні рефлекси, характерні для подразнення блукаючого нерва, а через кілька тижнів рухи кінцівки повністю відновились. З цього досліджу видно, що ядра блукаючого нерва перебудувались і стали виконувати функцію рухового центру.

**Принцип конвергенції.** У зв'язку з тим, що аферентних нейронів у центральній нервовій системі майже в 5 разів більше, ніж еферентних, імпульси, що поступають до нервових центрів від різних рецепторів, приходять до тих самих рухових нейронів. Це явище називається конвергенцією (сходженням) імпульсів. Явище конвергенції лежить в основі таких властивостей нервових центрів, як сумація і полегшення.

**Оклюзія.** При одночасному подразненні двох груп аферентних волокон величина рефлекторної відповіді менша, ніж сума величин двох рефлексів. Це явище називається оклюзією (закупоркою). Зумовлене воно особливостями зв'язків у нервових центрах.

Ділянки нейронів, які зв'язані з будь-яким аферентним волокном, перекривають одна одну. При одночасному виникненні двох хвиль збудження в близько розташованих ділянках загальна кількість збуджених нейронів буде менша, ніж сума, яка складалась із поодиноких послідовних подразнень кожного з цих аферентних волокон. Оклюзія проявляється при сильних подразненнях.

**Принципи загального кінцевого шляху.** Рефлекторні процеси взаємодіють один з одним. Ця взаємодія зумовлена анатомічним співвідношенням між аферентними і еферентними нейронами. Кількість чутливих нейронів, по яких надходять збудження в центральну нервову систему, в 5 разів перебільшує кількість рухових. Якщо врахувати ще й проміжні нейрони, то стане зрозумілим, що до одного мотонейрона приходить безліч імпульсів від різних рецепторів, але тільки деякі з них мають вирішальне ефektorне (робоче) значення.

Вчення про ці принципи координаційної діяльності нервових центрів закладено І. М. Сеченовим і М.Є. Введенським та розвинуто Ч.Шеррінгтоном у принцип загального кінцевого рухового шляху. Отже, при безлічі аферентних подразнень у здійсненні рефлекторних реакцій завжди виникає боротьба за «загальний кінцевий шлях». У цій боротьбі має значення не кількісне співвідношення шляхів, а функціональне значення нервового центру, який із безлічі імпульсів вибирає саме ті, які мають вирішальне біологічне значення в даному випадку.

**Процеси індукції.** Під час рефлекторної діяльності між нервовими центрами виникають гальмівні і полегшуючі взаємні впливи, які одержали назву позитивної і негативної одночасної індукції. Збудження, що виникає в певному нервовому центрі, викликає у взаємозв'язаному з ним центрі гальмування (негативна індукція), і, навпаки, якщо в ньому виникає гальмування, то у функціонально зв'язаному виникає збудження (позитивна індукція). Ці явища розвиваються не тільки в просторі, а і у часі.

І. М. Сеченов відмічав, що припинення гальмування супроводжується підсиленням рефлексів порівняно з вихідною величиною. Це явище дістало назву рефлексів віддачі, зумовлених позитивною, послідовною індукцією.

Зміна збудження в нервовому центрі при припиненні гальмування називається негативною послідовною індукцією. Вважають, що в основі послідовної індукції лежать процеси, пов'язані як з особливостями передачі збудження в синапсах, так і з взаємозв'язком між нервовими центрами.

**Реципрокна (взаємо узгоджена) іннервація.** Взаємодія рефлексів здійснюється таким чином, що функціонально однонаправлені рефлекси підсилюють один одного і, навпаки, функціонально протилежні рефлекси взаємо гальмуються. Це особливо чітко виявляється у взаємодії м'язів-антагоністів. Подразнення ділянки рухової зони кори великого мозку викликає скорочення м'язів-згиначів протилежної передньої кінцівки і розслаблення м'язів-розгиначів цієї самої кінцівки. На протилежному боці передньої кінцівки, навпаки, скорочуються м'язи-розгиначі і розслаблюються м'язи-згиначі. Такі ж взаємовідношення між м'язами-антагоністами спостерігаються і у спинальної тварини. Це зумовлено тим, що між їхніми нервовими центрами існують індукційні взаємовпливи, в результаті яких збудження центрів м'язів-синергістів призводить до гальмування центрів м'язів-антагоністів.

Реципрокна іннервація м'язів-антагоністів лежить в основі акту ходьби та інших циклічних рухів. При цьому здійснюється закономірний ланцюг елементарних рефлексів, де один рефлекс (одна фаза руху) підготовлює або викликає інший рефлекс (іншу фазу). У цих ланцюгових рефлексах м'язи виконують не тільки ефекторну, але й рецепторну функцію.

**Розповсюдження (ірадіація) збудження.** Збудження, яке виникло в центральній нервовій системі, захоплює не тільки центри певного рефлексу, а розповсюджується і на інші ділянки мозку. Ірадіація збудження пов'язана з наявністю численних зв'язків між нервовими клітинами. При надходженні аферентних імпульсів в нервові центри в першу чергу збуджуються нейрони, які мають найменший пороговий потенціал. В той же час, завдяки діяльності гальмівних нейронів, збудження поширюється лише на певні відділи.

**Принцип домінанти.** Характер рефлекторної реакції може значною мірою змінюватись залежно від стану збудження тих нервових центрів, якими вона здійснюється. При цьому рефлекторна реакція змінюється кількісно і якісно. Ці зміни відбуваються внаслідок того, що один із нервових центрів, маючи підвищену збудливість, гальмує діяльність інших, тобто він домінує в даний момент над іншими центрами нервової системи. Це явище було відкрито і детально вивчено О. О. Ухтомським (1911).

У зв'язку з тим що в домінуючому центрі нейрони з різних причин мають низький критичний рівень деполяризації, імпульси, які надходять від найрізноманітніших рецепторів, починають викликати рефлекторну діяльність, характерну для цієї ділянки. Домінантний осередок збудження ніби «притягує» до себе побічні впливи. Але насправді при утворенні домінантної ділянки мозку збудливість нейронів підвищується настільки, що

слабкі подразнення, які раніше не викликали збудження, тепер призводять до появи рефлекторної відповіді. Причиною виникнення домінантного осередка є потік аферентних імпульсів від різних органів, а також дія на нейрони гормонів і деяких хімічних речовин. Прикладом цього можуть бути зміни рефлекторної діяльності жаби в період спарювання. В цей час будь-які подразнення викликають замість звичайного рефлексу посилення тонічного об'ємального рефлексу.

Основні принципи виникнення і координації рефлекторних процесів були розглянуті кожний окремо і стосувалися регуляції окремих рефлекторних реакцій. В природних умовах діяльності окремих рефлекторних актів є лише компонентом більш складної системи нервових процесів, що забезпечують найбільш ефективно виконання тієї чи іншої функції цілісного організму. Об'єднання рефлекторних процесів у більш складні комплекси може базуватись на основі формування функціональних систем. Функціональні системи за допомогою зворотних зв'язків можуть оцінювати результат рефлекторної діяльності і забезпечувати тонкі пристосування кожної функції до зміни умов зовнішнього середовища.

### **Спинний мозок.**

Спинний мозок знаходиться в середині кісткового каналу, утвореного хребцями. Він вкритий трьома оболонками: твердою, павутинною і м'якою. Від м'якої і павутинної оболонок відходять зв'язки, які утримують мозок у певному положенні. Спинний мозок має сегментарну будову. Кількість сегментів відповідає кількості хребців. Всі сегменти поділяються на шийні, грудні, поперекові і крижові. Спереду і ззаду кожного хребця із спинного мозку виходять нервові волокна — корінці. Задні корінці утворені аферентними, а передні — еферентними волокнами. Спинний мозок складається із сірої і білої речовини. Сіра речовина розташована в центрі мозку і складається з нервових клітин і їхніх дендритів. Біла речовина розташована по краях спинного мозку. Вона утворена нервовими волокнами. В сірій речовині виділяють передні і задні роги, а в білій — передні, задні і бокові стовпці, в яких розташовані висхідні і низхідні провідні шляхи. Найбільш важливими з висхідних шляхів є тонкий та клиноподібний пучки (пучки Голля і Бурдаха), що розташовані в задніх стовпцях. По цих пучках ідуть імпульси від рецепторів шкіри, м'язів, сухожилків і направляються у довгастий мозок, де відбувається переключення на доцентровий нейрон. У задніх стовпцях проходять волокна двох висхідних шляхів, які зв'язують спинний мозок із корою мозочка — спинно-мозочковий шлях. По спинномозково-згірному (спинно-таламічному) шляху, розташованому в бокових стовпцях, ідуть імпульси від рецепторів больової і температурної чутливості. До найважливіших низхідних шляхів відносяться: пірамідний, або кірково-спинномозковий (кортико-спинальний), шлях по якому імпульси від пірамідних клітин кори великого мозку ідуть до спинного мозку, червоно-спинномозковий (рубро-спинальний) шлях, що несе імпульси від червоного



ядра середнього мозку до рухових клітин передніх рогів, і переддверно-спинномозковий (вестибуло-спинальний) шлях, по якому здійснюються координація рухів і орієнтація тіла в просторі.

**Рефлекторна діяльність спинного мозку.** Спинний мозок виконує велику кількість рефлекторних реакцій, пов'язаних з руховою діяльністю і регуляцією вегетативних функцій. Частина рефлексів забезпечується нервовими клітинами самого спинного мозку, в основному це прості рефлекси, більшість же складних рефлекторних реакцій він виконує спільно з головним мозком. Найбільш простими рефlekсами, які виконуються спинним мозком, є сухожилкові і міотатичні (або розтягувальні) рефлекторні, дуга яких складається з двох нейронів. Прикладом сухожилкового рефлексу може бути колінний сухожилковий рефлекс, який виникає при ударі по сухожилку чотирьохголового м'яза стегна. При розтягуванні м'язів виникають рефлекси розтягування, що носять тонічний характер.

Сухожилкові рефлекси і рефлекси розтягування виникають внаслідок подразнення рецепторів м'язів, тому ці рефлекси називають власними рефlekсами м'язів.

**Згинальні рефлекси.** При подразненні різних рецепторів шкіри, в основному больових, виникають згинальні рефлекси, які мають захисне значення. Згинальні рефлекси досить сильні, вони гальмують інші рефлекторні реакції. Але оскільки ці рефлекси дуже швидко затухають, то по механізму віддачі після закінчення їх підсилюються побічні рефлекси, що були загальмовані під час виконання згинального рефлексу.

**Розгинальні рефлекси.** При надавлюванні на подушечки кінцівки спинальної жаби виникає розгинальний рефлекс. Цю швидко розгинальну реакцію ще називають розгинальним поштовхом. Вона є складовою частиною більш складних рухових реакцій — стрибків, бігу. До розгинальних рефлексів відносять—також рефлекси, пов'язані із статевою поведінкою тварин. Існує значна кількість розгинальних рефлексів, які здійснюються нервовими центрами, розташованими у різних відділах головного мозку. За допомогою цих рефлексів підтримується нормальна поза, виконуються різноманітні рухи.

**Ритмічні рефлекси.** Ця група рефлексів характеризується чергуванням згинання і розгинання кінцівок. До ритмічних рефлексів належать рефлекси почісування, крокування. Вважається, що ритмічні рефлекси здійснюються за механізмом реципрокної іннервації і, можливо, за рахунок постійних низхідних впливів із стовбура мозку, які підвищують збудливість нейронів спинного мозку, здатних до періодичного збудження.

**Тонічні рефлекси.** Підтримання певного положення тіла у просторі здійснюється завдяки тривалому напруженню м'язів, яке підтримується за рахунок тонічних рефлекторних впливів із спинного мозку і вищих відділів центральної нервової системи. Спинний мозок здійснює також значну рефлекторну регуляцію діяльності внутрішніх органів.

## Рефлекторна діяльність довгастого мозку і моста.

Довгастий мозок і міст анатомічно і функціонально тісно пов'язані між собою і складають разом задній мозок. За своєю будовою задній мозок наближається до спинного мозку, частково зберігаючи сегментацію. У ньому розташовані ядра з п'ятої до дванадцятої пар черепно-мозкових нервів. Крім цього, у задньому мозку є скупчення нейронів, які не мають специфічних функцій і називаються ретикулярною формацією.

Рефлекторна діяльність довгастого мозку значно ширша і складніша, ніж спинного. У довгастий мозок потрапляють імпульси від рецепторів шкіри голови, слизових оболонок очей, порожнини рота і носа, органів слуху, лабіринтів і внутрішніх органів. В той же час довгастий мозок забезпечує виконання захисних рефлексів, регуляцію діяльності серця і травного тракту. Таким чином, у довгастому мозку відбувається переключення імпульсів із сенсорних нервових ядер на рухові нейрони.

Довгастий мозок бере участь у здійсненні рефлекторних реакцій, пов'язаних з підтриманням певного положення тіла і переміщенням його у просторі. Перші рефлекси називають статичними і поділяють на позиційно-тонічні, які підтримують певну позу, і установчі, що забезпечують перехід від однієї пози до іншої. Виконуються позиційно-тонічні і установчі рефлекси довгастим мозком за участю імпульсів, що поступають від рецепторів вестибулярного апарату і пропріорецепторів м'язів шиї. При цьому виникає перерозподіл тону м'язів шиї, який забезпечує постійну орієнтацію голови у нормальному для даної тварини положенні.

Довгастий мозок бере участь також у здійсненні досить складних статокінетичних рефлексів. Ці рефлекси направлені на збереження положення тіла при прискоренні або сповільненні його руху. Наприклад, якщо людина починає рухатись, то в цей час рефлекторно скорочуються м'язи, що підтримували початкове положення тіла. Рефлекторне скорочення м'язів виникає і при сповільненні рівномірного руху і направлене воно на збереження цього руху. Статокінетичні рефлекси особливо чітко можна проілюструвати на прикладі рефлекторних рухів очей. Так, якщо тіло людини обертає в горизонтальній площині, наприклад на кріслі, яке крутиться, то під час прискорення очні яблука відхиляються в сторону, протилежну рухові. При досягненні певної межі вони швидким рухом повертаються у вихідне положення. І навпаки, при сповільненні руху спостерігається протилежна реакція - очні яблука відхиляються в сторону руху. Ці рефлекторні рухи очей називаються ністагмом. Статокінетичні рефлекси виконуються за рахунок перерозподілу тону скелетних м'язів тіла і за участю вестибулярного апарату, а також імпульсів з м'язів очей. Статичні і статокінетичні рефлекси відіграють надзвичайно важливу роль при виконанні різних спортивних вправ, особливо у таких видах спорту, як спортивна гімнастика, акробатика та ін.

Задній мозок виконує ряд складних рефлекторних актів, таких як рефлекси жування, ковтання, кашлю, дихання, кліпання. Імпульси, що

поступають по аферентних шляхах до центрів довгастого мозку, переключаються на еферентні волокна. Так, збудження ядер вестибулярного апарату призводить до збудження деяких вегетативних центрів. Виникають так звані вестибуло-вегетативні рефлексії (морська хвороба), які викликають зміни діяльності травного тракту, дихання, серцево-судинної системи.

### Ретикулярна формація стовбура мозку.

У стовбурі мозку, від спинного до проміжного, знаходиться скупчення густо переплєтених між собою нервових клітин, яке носить назву ретикулярної формації. Нейрони ретикулярної формації виконують специфічні і неспецифічні функції. До специфічних функцій відносяться регуляція дихання, діяльності серця і судин, травного тракту, шлункової секреції та ін. Важливе значення для підтримання нормального рівня збудливості різних відділів центральної нервової системи мають висхідні і низхідні неспецифічні впливи ретикулярної формації (рис.7). Неспецифічні низхідні впливи на спинний мозок можуть бути полегшуючі або гальмівні. Вони значно змінюють протікання спинномозкових рухових рефлексів. Висхідні впливи пов'язані з регуляцією активності вищих відділів головного

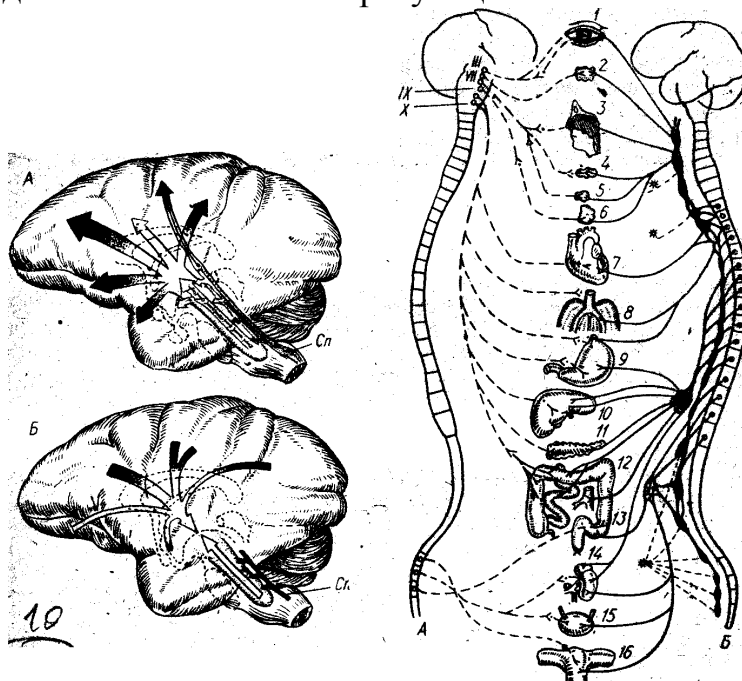


Рис. 7. Кірково-ретикулярні зв'язки (за Мегуном):

*А* — схематичне зображення шляхів розповсюдження висхідних, активуючих кору великого мозку впливів ретикулярної формації, *Б* — схематичне зображення низхідних шляхів кори великого мозку до ретикулярної формації. Показано конвергенцію цих шляхів з колатераліями специфічних аферентних шляхів. *С<sub>п</sub>* — специфічні аферентні шляхи до кори, що віддають колатералі до ретикулярної формації.

Рис.8. Автономна нервова система: *А* - парасимпатична частина, *Б* — симпатична , частина: 1 — око, 2 — слюзна залоза, 3 — дихальні шляхи, 4 — підщелепна слинна залоза, 5 — під'язикова залоза, 6 — навколівушна залоза, 7 — серце, 8 — трахея, 9 —

стравохід, 10 — печінка, 11 — підшлункова залоза, 12 — тонка кишка, 13 — товста кишка, 14 — нирка, 15 — сечовий міхур, 16 — матка.

мозку, головним чином кори великого мозку. Механізм активуючих впливів ретикулярної формації зводиться до підвищення збудливості кіркових клітин внаслідок деполяризації їхнього тіла і дендритів. У свою чергу, кора великого мозку за допомогою зворотних зв'язків регулює ступінь активності ретикулярної формації.

Характерною особливістю нейронів ретикулярної формації є висока чутливість їх до деяких хімічних речовин. Майже всі нейрони ретикулярної формації полісенсорні, тобто відповідають на подразнення різних рецепторів. Це призводить до взаємодії аферентних і еферентних імпульсів, циркуляції їх по кільцевих зв'язках, підтримання постійного рівня збудження ретикулярної формації і тонусу інших відділів центральної нервової системи.

### **Автономна нервова система.**

Сукупність центральних і периферичних нервових утворень, які регулюють діяльність внутрішніх органів і обмін речовин у скелетних м'язах і самій нервовій системі, називають автономною нервовою системою. Свої функції автономна нервова система виконує у тісному взаємозв'язку з усіма відділами центральної нервової системи.

За своєю структурою і функціями автономна нервова система поділяється на дві частини — симпатичну і парасимпатичну, кожна з яких має центральний і периферичний відділи.

**Симпатична частина** (рис. 8). Центральний відділ цієї частини автономної нервової системи представлений ядрами нейронів, розташованих у грудних і верхніх поперекових сегментах спинного мозку, в основному в його бокових рогах. Периферичний її відділ утворений розташованими по обидва боки від хребта і зв'язаними між собою вузлами нервових клітин (гангліями) і нервовими волокнами нейронів гангліїв, які ідуть до органів. Аксони нейронів спинного мозку, спочатку у складі передніх корінців, а потім у вигляді окремих гілок, ідуть до гангліїв симпатичного ланцюга, де відбувається передача збудження на другий нейрон. Від гангліїв симпатичного ланцюга імпульси ідуть до робочих органів. Волокна, які ідуть від нейронів спинного мозку до гангліїв, короткі, їх називають прегангліонарними, а нервові волокна, які передають збудження безпосередньо в робочі органи, довші, вони називаються постгангліонарними. Частина симпатичних прегангліонарних волокон закінчується в гангліях, де, переплітаючись із парасимпатичними волокнами, утворюють сплетення. Найбільше з них — черевне сплетення.

У симпатичному стовбурі виділяють шийну (від шийних вузлів відходять гілки до серця, а також до судин і внутрішніх органів голови та шиї), грудну і черевну (волокна до органів грудної клітки, до судин і органів черевної порожнини) та тазову (іннервує органи малого тазу) частини.

**Функціональне значення симпатичного відділу.** При подразненні симпатичної нервової системи збільшується частота і сила серцевих скорочень, розширюються судини серця і звужуються судини шкіри, органів черевної порожнини. Із депо селезінки і печінки виходить кров, підвищується кров'яний тиск. Симпатична нервова система стимулює секрецію адреналіну і деяких інших гормонів, підвищує обмін речовин. Радянськими фізіологами Л.А.Орбелі і А.Г.Гінецинським було встановлено, що подразнення симпатичних волокон відновлює працездатність стомлених скелетних м'язів. На підставі цих даних Л.А.Орбелі висунув гіпотезу про адаптаційно-трофічну дію симпатичної нервової системи на скелетні м'язи. Фізіологічний механізм трофічної дії симпатичної нервової системи повністю ще не розкрито.

Експериментальними дослідженнями встановлено, що подразнення симпатичних волокон призводить до збільшення потенціалів кінцевої пластинки, викликаних руховими нервовими імпульсами. Але ці дані не виключають можливості прямої дії норадреналіну, який виділяється закінченнями симпатичних нервових волокон, на процеси обміну речовин всередині м'язових волокон.

Парасимпатична частина автономної нервової системи представлена вегетативними нейронами, волокна яких ідуть у складі окорухового, лицьового, язикового і блукаючого нервів і нервовими клітинами, розташованими у II—IV крижових сегментах спинного мозку (рис. 8). Парасимпатичні периферичні ганглії, в яких закінчуються прегангліонарні аксони, розташовані безпосередньо біля тих органів, які іннервуються. На відміну від симпатичної нервової системи, в парасимпатичній системі набагато коротшим є постгангліонарний аксон. Симпатична і парасимпатична частини здійснюють протилежний вплив на функції різних органів і є функціонально антагоністичними. Симпатична частина автономної нервової системи сприяє інтенсивній діяльності організму в умовах, які потребують мобілізації сил, тоді як парасимпатична система забезпечує відновлення ресурсів, витрачених під час напруженої роботи.

Передача збудження у автономній нервовій системі здійснюється через синапси за допомогою медіаторів. У закінченнях постгангліонарних симпатичних нервів (за виключенням нервів потових залоз) медіатором є норадреналін. Ці волокна називають адренергічними. В усіх парасимпатичних нервах і прегангліонарних симпатичних волокнах медіатором є ацетилхолін, їх називають холінергічними. Нервові волокна автономної нервової системи тонкі (2 ... 3,5 мкм), більшість постгангліонарних волокон немієлінізовані. Тому збудження по них проводиться повільніше, ніж по аксонах мотонейронів, і характеризується тривалим збуджуючим постсинаптичним потенціалом, тривалою фазою гіперполяризації. Внаслідок цього ефект дії імпульсів нейронів автономної нервової системи виникає повільно і триває довго.

Мозочок розташований над довгастим мозком і мостом, складається з двох півкуль та черв'яка. На поверхні півкуль мозочка знаходиться кора, утворена сірою речовиною, в якій міститься основна маса нервових клітин. Крім кори в глибині мозочка, в білій речовині, знаходиться скупчення нервових клітин, які утворюють ядра. Мозочок, як і ретикулярна формація стовбура мозку, є надсегментарною структурою і має дуже широкі двосторонні зв'язки з усіма відділами центральної нервової системи, особливо з тими, які мають відношення до координації рухів. До мозочка ідуть шляхи, по яких приходять імпульси від спинного мозку і вестибулярного апарату. Від ядер мозочка еферентні сигнали потрапляють до ретикулярної формації, червоного ядра, середнього мозку, вестибулярних ядер довгастого мозку. Через зорові горби мозочок має тісні двосторонні зв'язки з корою півкуль великого мозку. Наявність цих зв'язків, що мають реципрокний характер, забезпечує чіткий взаємозв'язок і взаємоузгодженість механізмів управління руховою діяльністю. Функціональне значення мозочка чітко проявляється в експериментах з його видаленням. Видалення мозочка у ссавців призводить до порушення рівноваги тонуусу скелетних м'язів і характерних змін у виконанні довільних рухів. Довільні рухи втрачають свою точність і чіткість, стають незграбними і широкими (розмашистими). Порушення координації рухів (атаксія) характеризується нерівною зигзагоподібною ходою. Видалення мозочка супроводжується також зниженням сили м'язових скорочень і швидкою стомлюваністю (астенія), невідповідністю між реальною силою м'язових скорочень і силою скорочень, необхідною для виконання руху (дисметрія), а також порушенням тонуусу м'язів (дистонія). В основі фізіологічних механізмів, регулюючих впливів мозочка на скелетні м'язи, згідно з сучасними мікроелектродними дослідженнями, лежить гальмування нейронами кори мозочка його підкіркових ядер, які знаходяться в стані постійної тонічної активності і через низхідні шляхи підтримують певний рівень збудливості центрів спинного мозку.

Функції управління руховою діяльністю мозочок виконує спільно з корою півкуль великого мозку, тому розлади координації рухів, викликані видаленням мозочка, з часом частково компенсуються за рахунок роботи кори півкуль великого мозку.

Поряд з порушенням рухової діяльності видалення мозочка призводить до розладу вегетативних функцій. Вважається, що мозочок відіграє певну роль в об'єднанні (інтеграції) діяльності внутрішніх органів.

### **Фізіологія середнього мозку.**

Середній мозок розташований за довгастим мозком і мостом. У його анатомічній будові розрізняють дві основні структури — ніжки мозку і чотиригорбкові тіла, або покривну тектальну область. У ніжках мозку

розташований шар сірої речовини, яка містить пігмент меланін і називається чорною речовиною (субстанцією). Всередині ретикулярної формації середнього мозку знаходиться специфічне нерве утворення — червоне ядро. Чотиригорбкові тіла поділяють на передні і задні горби. Через середній мозок проходять висхідні шляхи до зорових горбів, мозочка, великих півкуль і низхідні шляхи до довгастого та спинного мозку. В передніх горбах закінчується частина аферентних волокон других нейронів зорового шляху сітківки. Нервові клітини передніх горбів збуджуються при світлових подразненнях сітківки. При цьому одні нейрони тектальної області середнього мозку відповідають на включення або виключення світла, інші — при рухах світлового подразника. Це свідчить про те, що ця ділянка середнього мозку здійснює певний аналіз параметрів світлового подразника, тому її називають ще первинним зоровим центром.

Задні горби здійснюють функцію регуляції рухів, які необхідні для нормального сприйняття звуків і виконання орієнтувальних реакцій на

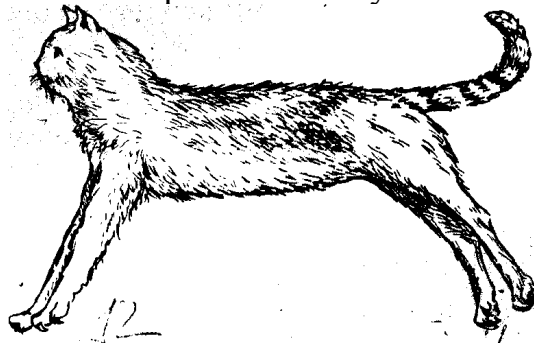


Рис.9. Децеребраційна ригідність у кішки.

звукові подразнення, тому їх називають ще первинними слуховими центрами. Орієнтувальні рухові реакції у відповідь на звукові і зорові подразнення називають ще «сторожовими» рефlekсами, які характеризуються типовими рухами (здриганням, насторожуванням), а також підвищенням тону м'язів-згиначів і зниженням тону м'язів-розгиначів.

Функції червоного ядра були встановлені за допомогою метода перерізки. Якщо у тварин перерізати стовбур мозку так, щоб червоне ядро залишилося вище місця перерізки, то спостерігається значне посилення тону м'язів-розгиначів, антигравітаційних м'язів, скорочення яких направлено проти дії земного тяжіння і підтримує нормальне положення тіла. Це явище називають децеребраційною ригідністю (рис. 9). Децеребраційна ригідність має рефlekторну природу і пов'язана з виключенням при перерізці стовбура мозку низхідних гальмівних і посиленням збуджуючих впливів, що надходять до спинного мозку від червоного ядра і ретикулярної формації стовбура мозку. Про це свідчать досліди з прямим подразненням червоного ядра.

Реєстрація синаптичних потенціалів у мотонейронах спинного мозку під час подразнення червоного ядра показала, що в мотонейронах м'язів-розгиначів виникає гальмівний постсинаптичний потенціал і одночасно

збуджуються мотонейрони м'язів-згиначів. Протилежний ефект виникає при подразненні переддверних (вестибулярних) ядер, які підтримують тонус мотонейронів м'язів-розгиначів.

Середній мозок бере участь у здійсненні випрямляючих і статокінетичних рефлексів. Випрямляючі рефлекси забезпечують підтримання необхідного положення тіла, а за допомогою статокінетичних рефлексів тіло повертається у вихідне положення при переміщенні його в просторі під час поворотів.

Чорна речовина середнього мозку також пов'язана з регуляцією рухової діяльності. При її ураженні зникають співдружні рухові реакції, що супроводжують основний рух, збіднюються рухи м'язів і інші тонко координовані дрібні рухи.

Таким чином, середній мозок є одним з основних центрів регуляції рухової діяльності, направленої на забезпечення підтримання нормального положення тіла.

### **Функції проміжного мозку і підкіркових ядер.**

Проміжний мозок розташований над середнім мозком, зверху він вкритий півкулями великого мозку. До складу проміжного мозку входять такі області: згір'я (таламус), підзгір'я (гіпоталамус), надзгір'я (епіталамус) та колінчасті тіла. Функції цих областей дуже різноманітні, і тому їх можна розглядати кожен самостійно.

Згір'я, або зоровий горб, нараховує близько 40 ядер, тісно зв'язаних між собою, а також з корою півкуль великого мозку, підкірковими ядрами і ретикулярною формацією. До ядер згір'я підходять всі аферентні шляхи, крім нюхового, які переключаються у ньому на третій нейрон і йдуть у кору півкуль великого мозку. Частина ядер згір'я здійснює регуляцію дотикової, температурної, больової та смакової чутливостей, а також слухового і зорового відчуттів. Ці ядра називають специфічними. Дослідженнями встановлено, що специфічні ядра згір'я беруть участь у проведенні та первинному аналізі і синтезі імпульсів, які надходять від різних рецепторів. Нейрони специфічних ядер згір'я здатні до ритмічної активності з частотою близько 10 коливань у секунду. Вважається, що ця ритмічна активність має відношення до формування електричних коливань у корі півкуль великого мозку. Ядра згір'я спільно з іншими відділами головного мозку беруть участь у формуванні емоційного забарвлення відчуттів.

При подразненні деяких ядер згір'я у корі півкуль великого мозку виникають викликані потенціали з великим латентним періодом і поступово зростаючою амплітудою. Цю реакцію назвали реакцією втягування, а ядра, які її викликають, — неспецифічними. Неспецифічні ядра утворюють неспецифічну, або центренцефалічну, систему. Неспецифічні ядра підвищують збудливість нейронів кори півкуль великого мозку і, таким чином, здатні збуджуватись у відповідь на імпульси, що надходять у кору через специфічні (проекційні) ядра згір'я. Існує думка про те, що



неспецифічна система згір'я бере участь у організації процесів уваги і підтриманні збудливості кіркових нейронів, необхідних для збереження свідомості.

У згір'ї, крім проєкційних і неспецифічних ядер, містяться групи нейронів, які не посилають нервових волокон у кору півкуль великого мозку, а зв'язані, в основному, з підкірковими ядрами і підзгір'ям. Вважається, що за рахунок таких внутрішніх зв'язків забезпечується координація складних рухових функцій, що регулюються підкірковими ядрами з вегетативними процесами, регуляція яких здійснюється підзгір'ям.

У підзгірну область входить близько 32 ядер різноманітних за своєю функцією. Ядра підзгір'я ділять на кілька груп: преоптичну, передню, задню, середню і зовнішню. Підзгір'я має широкі зв'язки з підкірковими ядрами, середнім мозком, ретикулярною формацією та гіпофізом. За допомогою методів вибіркового пошкодження і прямого подразнення встановлено, що ядра підзгір'я відіграють важливу роль у регуляції діяльності вегетативних органів, жирового, вуглеводного і водно-сольового обміну.

Подразнення деяких ядер підзгір'я призводить до підвищення артеріального тиску, серцевої діяльності, зниження рухової активності травного тракту, тобто викликають реакції, характерні для симпатичної частини автономної нервової системи. В той же час подразнення деяких точок середніх ядер підзгір'я викликає протилежний ефект — падіння кров'яного тиску, послаблення серцевої діяльності, посилення перистальтичних скорочень шлунка. Ці зміни виникають як наслідок зниження тонуусу симпатичної частини і підвищення тонуусу парасимпатичної частини автономної нервової системи. Слід зазначити, що паралельно із зміною діяльності внутрішніх органів при подразненні ядер підзгір'я посилюються або послаблюються тонуус і обмін речовин у м'язах, які забезпечують роботу внутрішніх органів. Таким чином, підзгірні ядра виконують функції управління як соматичними, так і вісцеральними компонентами складних реакцій організму.

У підзгір'ї розташований терморегуляційний центр. Подразнення задніх ядер призводить до посилення процесів теплопродукції і, як наслідок, — до підвищення температури тіла. Механізм тепловіддачі (розширення судин, потовиділення) також регулюються, ядрами підзгір'я.

Важлива роль належить підзгір'ю і в регуляції таких складних реакцій організму, як задоволення спраги, голоду та статевих потреб. Так, при пошкодженні певних ділянок середніх і бокових ядер в одних випадках виникає сильний апетит, який при надмірному споживанні їжі призводить до ожиріння; порушення діяльності інших ділянок цих ядер проявляється у відмові від їжі і сильному схудненні. Тому області задніх і бокових ядер, при подразненні яких виникає відчуття ситості або голоду, а також комплекс вегетативних і рухових реакцій, зв'язаних із харчовою діяльністю, називають ще центрами ситості і голоду. Вважається, що нейрони цих ділянок підзгір'я реагують на зміну хімічного складу крові, що до них притікає (вмісту глюкози, амінокислот, жирних кислот), і тим самим забезпечують у

комплексі з іншими механізмами підтримання концентрації цих речовин у крові на необхідному рівні.

Нейрони, які реагують на зміни осмотичного тиску крові, знайдені в області супраоптичного ядра підзгір'я. При прямому подразненні цих нейронів різко збільшується споживання води твариною, руйнування їх викликає протилежний ефект.

Підзгір'я бере участь у здійсненні поведінкових реакцій. Негативні емоційні реакції (страх, лють) виникають при подразненні переднього відділу, а позитивні реакції (задоволення, радість) — заднього відділу підзгір'я. Таким чином, підзгір'я бере участь у формуванні поведінки організму, яка забезпечує виконання основних біологічних реакцій, що супроводжуються певними емоційними станами (мотивами).

Однією з функцій підзгір'я є регуляція процесу чергування сну і бадьорості. При подразненні деяких ділянок підзгір'я у тварини можна викликати пробудження або перехід її в стан сну. Підзгір'я має прямі нервові зв'язки з головною залозою внутрішньої секреції — гіпофізом, і тому, поряд із нервовими механізмами, підзгірні впливи реалізуються і через ендокринну систему. Разом з гіпофізом підзгір'я утворює єдину нейрогуморальну систему регуляції фізіологічних функцій. Колінчасті тіла проміжного мозку беруть участь у сприйнятті і аналізі інформації від рецепторів слуху і зору.

**Функції підкіркових ядер.** Підкіркові ядра (базальні ганглії) розташовані всередині білої речовини півкуль великого мозку і мають спільне з ними походження. До підкіркових ядер відносять бліду кулю (бліде ядро) і смугасте тіло. Вони беруть участь у регуляції різних функцій. До смугастого тіла ідуть аферентні волокна від різних областей кори півкуль великого мозку, згір'я, мозочка. При ураженнях ядер смугастого тіла у людини спостерігаються безперервні ритмічні рухи (атетоз) і сильні некоординовані рухи (хорея). Ці порушення з'являються внаслідок втрати гальмівного впливу на бліде ядро з боку смугастого тіла. Смугасте тіло має відношення також до регуляції ряду вегетативних функцій, судинних реакцій, обміну речовин, тепловіддачі.

Бліда куля бере участь у регуляції складних рухів. Видалення частини блідої кулі призводить до збіднення і сповільнення рухової діяльності. У людей з ураженнями блідої кулі спостерігається скованість рухів рук, маскоподібне обличчя. Внаслідок втрати зв'язків з проміжним мозком при видаленні блідої кулі спостерігається порушення орієнтувальних і захисних рефлексів.

### **Кора півкуль великого мозку.**

Кора великого мозку — це частина мозку, яка знаходиться на поверхні півкуль великого мозку і вкриває їх (рис. 10). У ссавців кора включає стародавню (архіокортекс), до складу якої входять гіпокамп, поясна звивина, мигдалеподібні тіла і нюхова цибулина, стару кору (палеокортекс), до неї належить грушоподібна доля, і нову кору (неокортекс), яка займає більшу

частину всієї кори (у людини 95,9%; рис. 11). Кора півкуль великого мозку у людини має велику кількість борозен і звивин, за рахунок яких площа кори дорівнює 1450 ... 1500 см<sup>2</sup>. Трьома основними борознами кора великого мозку поділяється на чотири частки. Центральна борозна відділяє лобну частку від тім'яної, тім'янопотилична борозна — тім'яну частку від потиличної і бокова борозна відділяє скроневу частку від інших.

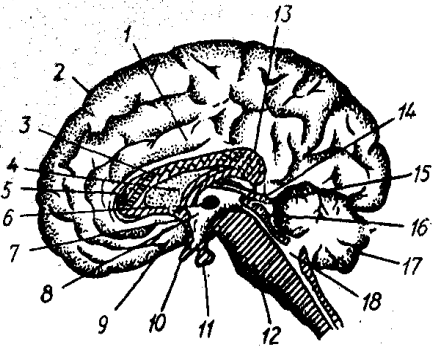


Рис.10. Сагітальний зріз головного мозку людини по середній лінії.

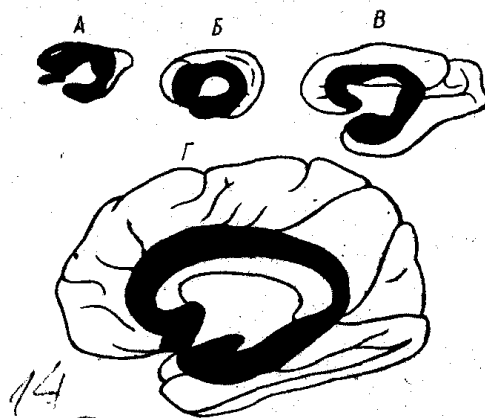


Рис.11. Співвідношення між старою та новою корою на медіальній поверхні великого мозку. Чорний колір – стара кора, білий – нова.  
А – кролик, Б – кішка, В – мавпа, Г – людина.

Крім цих борозен кожна частка має ще велику кількість менших борозен, між якими розташовані звивини.

**Гістологічна будова кори.** За наближеними підрахунками в корі великого мозку людини знаходиться близько 14 млрд. нейронів. Нервові клітини кори бувають кількох типів. Основними є пірамідні і зірчасті. Пірамідні клітини мають довгий аксон, що виходить за межі кори. Виконують вони в основному ефекторні функції і функцію зв'язку з різними відділами ЦНС. Зірчасті нейрони мають короткі аксони, але у них сильно розгалужені дендрити з багатьма терміналами. Ці нейрони забезпечують внутрішньо кіркові зв'язки і сприйняття та аналіз аферентних імпульсів.

Кора великого мозку на різних її ділянках має неоднакову товщину, яка коливається в межах 2... 3 мм. Нейрони кори і їхні нервові волокна розташовані в корі не хаотично, а утворюють кілька шарів. Залежно від типу нервових клітин, у корі великого мозку розрізняють шість таких шарів.

Перший шар — плексиморфний, або молекулярний, утворений дуже дрібними нервовими клітинами, нервові волокна яких розгалужуються в межах цього шару. Основну масу цього шару складають нервові волокна нейронів нижніх шарів.

Другий шар — зовнішній зернистий, складається в основному із дрібних зернистих і пірамідних клітин. Третій шар — зовнішній пірамідний, також утворений пірамідними клітинами різної величини. Четвертий шар - внутрішній зернистий, характеризується наявністю великої кількості короткоаксонних зірчастих нейронів, серед яких трапляються і пірамідні клітини. П'ятий шар — шар внутрішніх пірамідних клітин — утворений великими пірамідними нейронами. Шостий шар — мультиморфний, складається з різних за формою і розмірами трикутних і веретеноподібних клітин. Це основні характерні риси структури кори. У деяких ділянках кора має певні відмінності; середні шари мають менше зірчастих клітин, пірамідні клітини у деяких частинах кори відносно більші, спостерігається різниця в розгалуженнях волокон. Ці відмінності відображені у картах цитоархітектонічної будови кори. В найбільш відомій карті Бродмана для позначення різних за структурою ділянок кори великих півкуль поділено на 52 поля. В розгалуженні нервових волокон кори великого мозку також існує певна закономірність.

Аксони пірамідних нейронів кори ідуть, в основному, перпендикулярно її поверхні, а дендрити — у паралельному напрямку, розгалужуючись на невелику відстань (приблизно на 160 мкм від тіла клітини). Аксони зірчастих клітин короткі і закінчуються в основному в межах дендритного поля, відходячи від тіла клітини не більше одного міліметра. Аферентні аксони розгалужуються у термінальній зоні з діаметром близько 600 мкм. Одне аферентне волокно, таким чином, може охопити більше 5 тис. кіркових нейронів.

Основна частина довгих аксонів кіркових клітин іде перпендикулярно вниз, входить у білу речовину, потім частина з них повертається знову в кору, зв'язуючи різні області її, це асоціативні волокна; друга частина аксонів закінчується в інших відділах центральної нервової системи.

Із будови кори видно, що передача інформації в ній в горизонтальному напрямку неефективна внаслідок великої кількості коротких волокон. Цю функцію краще виконують екстракортикальні (асоціативні) волокна. На основі вивчення анатомічних зв'язків нейронів кори і їхньої взаємодії висловлено припущення, що кора у вертикальному напрямку розчленована на стовпці, або колонки, які у функціональному відношенні є певною одиницею, тобто нейрони всіх шести шарів, що розташовані один над одним, мають тісні функціональні зв'язки і працюють як функціональна одиниця.

Велика кількість нейронів кори (близько 14 млрд.), які мають надзвичайно розгалужені дендрити з великою кількістю синапсів, утворюють нервові сітки з необмеженою можливістю просторових зв'язків між окремими нейронами і нервовими центрами. Все це і забезпечує величезні

потенціальні можливості кори великого мозку для аналізу і синтезу інформації, яка надходить до них.

**Електрична активність кори.** В корі великих півкуль виникають постійні електричні коливання. Графічне зображення їх дістало назву електроенцефалограми (ЕЕГ), а метод реєстрації — електроенцефалографії. Електричні коливання в корі мають ритмічний характер. На електроенцефалограмі виділяють кілька хвиль, різних за частотою і амплітудою. У людини в стані спокою з закритими очима реєструються коливання з частотою 8 ... 13 в 1 секунду і амплітудою до 50 мкВ, які дістали назву альфа-ритму. При відкриванні очей альфа-ритм змінюється більш частими коливаннями (частотою 14 ... 55 в 1 секунду і амплітудою 25 мкВ). Це бета-ритм. Під час неглибокого сну, наркозу і гіпоксії на електроенцефалограмі з'являються повільні коливання з малою частотою (4 ... 7 в 1 секунду) і великою амплітудою (100...150 мкВ). Ці електричні коливання одержали назву тета-ритму. У стані глибокого сну і наркозу тета-ритм змінюється ще більш повільними коливаннями (0,5... 3,5 в 1 секунду і амплітудою 250...300 мкВ—дельта-ритм). Таким чином, електроенцефалограма відображає загальний функціональний стан кори великого мозку, а тому широко використовується для контролю за її роботою при різних станах, в тому числі і під час м'язової діяльності. В основі виникнення ритмічних коливань в корі лежить сумація потенціалів нейронів кори. При одночасному збудженні багатьох нейронів виникає синхронізація їхньої активності, внаслідок чого з'являються низькочастотні високоамплітудні хвилі. Появу високочастотних хвиль у корі називають десинхронізацією, або реакцією активації. Ця реакція є наслідком надходження в кору аферентних імпульсів і неодногочасного збудження її нейронів.

**Аналізаторна функція кори.** За допомогою нейрофізіологічних досліджень встановлено, що нова кора великого мозку є найвищим центром сприйняття і аналізу сигналів, що поступають у неї від усіх рецепторів організму. На основі аналізу сигналів у корі великого мозку формується програма рефлекторної відповіді. Аналіз сигналів відбувається в різних зонах кори. Розрізняють сенсорні, моторні і асоціативні зони. У сенсорні зони поступають імпульси від різних рецепторів організму, де і відбувається аналіз їх. Тому І. П. Павлов назвав ці зони центральними кінцями аналізаторів. Сомато-сенсорна зона знаходиться в задньоцентральної звивині позаду центральної борозни. До цієї зони надходять імпульси від рецепторів скелетних м'язів, сухожилків і суглобів, температурних, дотикових рецепторів шкіри, внутрішніх органів. Імпульси від рецепторів правої половини тіла (крім вісцеральних рецепторів) надходять у ліву півкулю і, навпаки, — в праву півкулю від лівої половини тіла. В потиличній області кори розташована зорова сенсорна зона, яка сприймає імпульси від рецепторів сітківки. Звукові сигнали, що сприймаються рецепторами завитки, аналізуються в слуховій сенсорній зоні, розташованій у скроневій області.

Зона смакових відчуттів знаходиться в нижній частині зацентральної звивини. Відчуття запахів сприймаються рецепторами слизової оболонки носа і надходять у стару кору, гіпокампову звивину і амоніїв ріг. **Моторні зони.** В корі великого мозку існує така ділянка подразнення, яка викликає певні рухові реакції. Ця ділянка розташована в центральній звивині і позначається, як перша моторна зона. Додаткова рухова зона знаходиться на медіальній поверхні кори. Подразнення моторних зон призводить до скорочення скелетних м'язів, а видалення їх — до порушення рухової діяльності. Певні ділянки рухових зон відповідають за регуляцію м'язів певної частини тіла. Найбільший простір займає рухова зона кисті, пальців руки і м'язів обличчя, найменший — м'язів тулуба.

Моторна і сенсорна зони взаємодіють і у функціональному відношенні є єдиним цілим, тому їх об'єднують у одну сенсомоторну зону.

**Асоціативні зони.** Крім моторних і сенсорних зон існує велика частина кори (тім'яна і лобна долі), подразнення яких не викликає специфічних реакцій. Особливістю цих зон є те, що збудження в них може виникати при надходженні імпульсів від різних рецепторів. Тому ці ділянки кори, що лежать між сенсорними зонами і здійснюють інтеграцію сенсорних сигналів, називають асоціативними. Одержано експериментальні дані, згідно з якими асоціативні зони, що розташовані утім'яній області, мають відношення до зберігання інформації, тобто пам'яті, та регуляції мовно-рухової функції. Передні ділянки лобної долі пов'язані з процесами, що беруть участь у формуванні особистості і соціальних відносин людини. При травмах цих областей у значній мірі змінюються вищі форми поведінки людини, а рухова діяльність і сенсорна чутливість при цьому не порушуються.

### **Вікові особливості діяльності центральної нервової системи.**

Розвиток рефлексорних функцій нервової системи зумовлюється зміною її морфологічної структури і функціональних властивостей. Морфологічні зміни проявляються у збільшенні розмірів нейронів, мієлінізації нервових волокон, утворенні нових синапсів і встановленні зв'язків між нейронами. Розвиток функціональних властивостей нервової системи характеризується встановленням відповідних величин мембранного потенціалу, потенціалу дії, лабільності та інших функціональних характеристик.

Загальною закономірністю функціонального розвитку центральної нервової системи є те, що філогенетично більш старі відділи мозку розвиваються раніше, ніж молоді. Спочатку розвиваються рефлексії, пов'язані з діяльністю спинного мозку (сухожилкові, рефлексії почісування, хватання та ін.), які формуються ще в період внутрішньоутробного розвитку.

Частина рефлексорних реакцій людини, що виконуються довгастим мозком і мостом, також формується до народження. Так, дихальні рухи плода з'являються на 5 ... 6-му місяці внутрішньоутробного розвитку. До народження уже добре розвинені харчові безумовні рефлексії смоктання,

ковтання. Дотик до губ новонародженої дитини може викликати у неї смоктальні рухи без збудження смакових рецепторів. У новонароджених функціонують деякі позно-тонічні і вестибулярні рефлексі, які виконуються нервовими центрами довгастого мозку і моста.

Розвиток різних відділів головного мозку тісно пов'язаний з розвитком функцій рухового апарату. Так, мозочок найбільш інтенсивно росте в перший рік життя, особливо в період, коли дитина вчиться сидіти і ходити. В період з 1 до 7 років мозочок завершує свій розвиток і встановлення зв'язків з іншими відділами центральної нервової системи.

Ряд рефлексів, що здійснюються за участю середнього мозку, також з'являється ще до народження. У 6...7-місячних плодів спостерігаються рухові реакції у відповідь на звукові, температурні та інші подразнення. Починаючи з 3-го місяця життя у дітей проявляється орієнтувальний рефлекс.

Статичні, установчі і випрямляючі рефлексі середнього мозку формуються протягом першого року життя за участю кори великого мозку.

У новонароджених вже проявляються рефлекторні реакції на дотикові, смакові, нюхові, температурні і больові подразники, що свідчить про достатньо високий розвиток функціональної діяльності проміжного мозку. Але недосконалість регуляції температури тіла говорить про незрілість важливої частини проміжного мозку - підгір'я. Розвиток центру терморегуляції в основному закінчується в 3...4 роки.

Поява в 4..5-місячному віці більш-менш координованих довільних рухів і здатності до вираження емоцій (посмішка, сміх), пов'язана з розвитком базальних гангліїв і рухових центрів великого мозку.

У процесі розвитку значні зміни спостерігаються і в функціональній діяльності кори. Хоч у новонароджених є всі первинні, вторинні і третинні борозни, розвиток їх продовжується і після народження. Формування борозен і звивин в основному закінчується в 7 років. Рухова зона кори великого мозку з'являється ще в період внутрішньоутробного розвитку, але її регулюючі виливи на нижчі відділи формуються після народження. В 3...4 роки за будовою моторна зона кори дітей не відрізняється від дорослих. Пірамідні нейрони завершують свій розвиток у 7 років. У цей період встановлюється тісний взаємозв'язок між кірковими і підкірковими механізмами регуляції рухів. В цей же час досягають свого функціонального розвитку і поля рухового центру мови.

Досить швидко розвивається зона шкірно-м'язової чутливості, нейрони якої за своєю будовою вже у дітей двох років майже не відрізняються від нейронів цієї зони у дорослих. Розвиток цієї зони в основному закінчується в 7 років.

Зорова зона швидко росте в перші два роки життя, потім ріст її сповільнюється, і в 7 років вона становить 83,5% величини зони дорослої людини. Розвиток зорової зони тісно пов'язаний з розвитком вищої нервової діяльності, навчанням дітей письму. Слід зазначити, що функціональний розвиток центральної нервової системи, особливо в перші роки життя,

надзвичайно тісно пов'язаний з рівнем рухової активності дітей, розвитком їхнього рухового апарату.

### **Контрольні питання**

1. Охарактеризуйте основні функції і загальні принципи будови нервової системи людини.
2. Назвіть основні етапи еволюції нервової системи.
3. Опишіть методи досліджень центральної нервової системи.
4. Дайте характеристику будови та функцій нейронів.
5. Дайте визначення поняттю нейроглія?
6. Назвіть особливості будови та функціонального призначення нервових волокон.
7. Опишіть особливості будови та механізм передачі збудження в синапсах.
8. Дайте характеристику механізмам гальмування в центральній нервовій системі.
9. Визначте типи гальмування в центральній нервовій системі.
10. Дайте визначення нервовим центрам та сформулюйте їх фізіологічні властивості.
11. Опишіть загальні принципи координації рефлексів в центральній нервовій системі.
12. Дайте характеристику особливостям будови та функціонального призначення спинного мозку людини.
13. Назвіть особливості рефлекторної діяльності довгастого мозку і моста.
14. Сформулюйте особливості будови та функціонального призначення ретикулярної формації стовбура мозку.
15. Дайте характеристику особливостям будови та функціонального призначення автономної нервової системи людини.
16. Опишіть особливостям будови та функціонального призначення мозочка.
17. Дайте характеристику особливостям будови та функціонального призначення середнього мозку.
18. Назвіть особливості будови та функцій проміжного мозку і підкіркових ядер.
19. Опишіть загальні принципи будови та функціональної організації кори великих півкуль головного мозку людини.
20. Охарактеризуйте ритми біоелектричної активності кори великих півкуль.
21. Сформулюйте поняття аналізаторної функції кори великих півкуль.
22. Опишіть вікові особливості діяльності центральної нервової системи людини.

### **ЛІТЕРАТУРА**

1. Солодков А.В., Сологуб Е.Б. Физиология человека: Общая. Спортивная. Возрастная.- М.: «Терра –Спорт», «Олимпия –Пресс», 2001.-520 с.
2. Бабский Е.Б., Зубков А.А., Косицкий Г.И., Ходоров Б.И. Физиология человека.- М.: “Медицина”, 1992. –655 с.



3. Кучеров І.С., Шабатура М.Н., Давиденко І.М. Фізіологія людини. – К.: “Вища школа”, 1991. – 340 с.
4. Кучеров І.С. Фізіологія людини і тварин.- К.: “Вища школа”. –1991.-320с.
5. Фомин Н.А. Физиология человека. -М.: “Просвещение”, 1982.
6. Физиология человека / Под.ред. Н.В. Зимкина./- М.: “Фізкультура и спорт”, 1975. – 382 с.
7. Ноздрачев А.Д. Общий курс физиологии человека и животных, т.1,2 – М.: “Высшая школа», 1991.-417с.
8. Нормальная физиология / Под.ред. А.В.Коробкова./- М.: «Высшая школа», 1980.- 412 с.
9. Хрипкова А.Г., Антропова М.В., Фарбер Д.А. Возрастная физиология и школьная гигиена - М.: «Просвещение», 1990. – 423 с.
10. Леонтьева Н.Н., Маринова К.В. Анатомия и физиология детского организма. М.: «Просвещение», - 1986. –278 с.
11. Старушенко Л.І. Анатомія та фізіологія людини.- К.: «Вища школа», 1992.- 378 с.
12. Хрипкова А.Г. Вікова фізіологія. – К.: «Вища школа» – 1982. – 290 с.
13. Ермолаев Ю.А. Возрастная физиология. – М.: « Высшая школа.» – 1986.- 420 с.
14. Физиология человека / Под ред. Р.Г. Шмидта и Г. Тевса/ –М.: «Мир», 1985.,Ч.1-4, - 530 с.