

Лекція 4. ЗБУДЖЕННЯ ТА ГАЛЬМУВАННЯ В ЦНС. КООРДИНАЦІЯ РЕФЛЕКТОРНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ

У ЦНС від органів рецепції, рухового апарату та внутрішніх органів надходить велика кількість інформації, яка має різну модальність і різне біологічне значення. В умовах надлишковості різноманітних подразників нервова система може організувати доцільну рефлексорну відповідь тільки при досягненні взаємоузгодженості між усіма фізіологічними процесами організму. У цьому полягає координуюча роль ЦНС. Вивчення законів **координації рефлексорної діяльності** започатковано видатним англійським фізіологом Ч.Шеррінгтоном.

Під координацією розуміють взаємодію нейронів, нервових центрів і нервових процесів (збудження і гальмування) в них, що забезпечує узгоджену діяльність при здійсненні рефлексів.

Взаємоузгодженість забезпечується багатьма відібраними еволюцією механізмами. Усі вони базуються на двох групах принципів – морфологічних і функціональних.

Морфологічні принципи пов'язані з особливостями будови нервової системи. Вони включають **дивергенцію** і **конвергенцію**.

До функціональних принципів належать **ірадіація і генералізація збудження, центральне гальмування, взаємодія рефлексів, полегшення, оклюзія, домінанта та ін.**

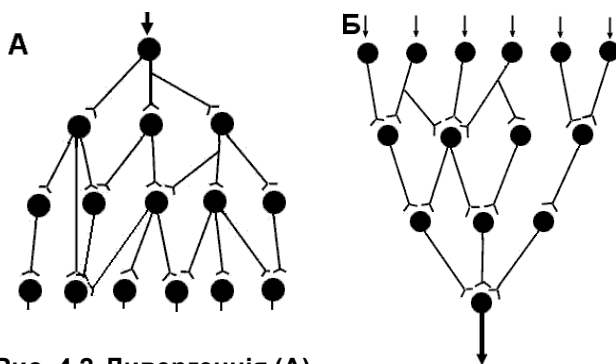


Рис. 4.2. Дивергенція (А)

Дивергенція й конвергенція, принцип загального кінцевого шляху, принцип зворотного зв'язку – структурно-функціональна основа координації

Дивергенція – розгалуження волокон одного нейрона з утворенням синапсів на багатьох нейронах (рис. 4.2, А). Наприклад, аферентні волокна, які надходять до спинного мозку в складі дорзальних корінців, розгалужуються на багато колатералей та прямують до мотонейронів та інтернейронів спинного мозку.

і **конвергенція (Б) нервових шляхів.**

Збудження розповсюджується на велику кількість нейронів, розташованих у всіх відділах спинного мозку та стовбурі. Один нейрон може утворювати до 2000 синапсів.

Конвергенція – сходження волокон багатьох нейронів з утворенням синапсів на одному нейроні (див. рис. 4.2, Б). Цей принцип діє на різних рівнях ЦНС. Завдяки цьому відбувається переробка й вибір інформації за значенням. Так, на мотонейроні закінчується близько 10000-20000 колатералей аксонів інших нейронів, на клітинах Пуркін'є – 100000 волокон; вони надходять із різних відділів ЦНС, утворюючи як збуджуючі, так і гальмівні синапси.

Прикладом конвергенції є **принцип загального кінцевого шляху**. Поняття про мотонейрон як загальний кінцевий шлях рухової системи на рубежі XIX і XX століть увів Шеррінгтон. Збудження, яке потрапляє до ЦНС будь-якими аферентними шляхами, надходить до еферентних нейронів. Кількість чутливих нейронів приблизно у 5 разів перевищує кількість рухових, а на рівні спинного мозку – у 20 разів. Якщо врахувати ще й проміжні нейрони, то стане зрозумілим, що до одного рухового нейрона надходить безліч імпульсів від різних рецепторів. Руховий нейрон опрацьовує (*інтегрує*) збуджуючі й гальмівні процеси, які утворюються на його мембрані. Саме у виборі імпульсу, який має вирішальне значення в даному випадку, і полягає інтегративна роль рухового нейрона.

Наступним структурним принципом координації є утворення **зворотного зв'язку**. Роль зворотного зв'язку в широкому розумінні цього поняття обговорювалась при розгляді функціональної системи. Зворотні зв'язки в організмі ієрархічні, накладаються один на одного й дублюють один одного.

Відносно нервових механізмів зворотний зв'язок полягає в тому, що колатералі аксона нейрона можуть встановлювати синаптичні контакти зі спеціальними вставними нейронами, роль яких полягає у впливові на нейрони або аксональні закінчення шляхів, що конвергують на тій же самій нервовій клітині, яка посиляє ці аксонні колатералі. Так, наприклад, виникнення імпульса в мотонейроні не тільки активує м'язові волокна, але й через колатералі збуджує спеціальні гальмівні клітини Реншоу (рис. 4.3). Аксони клітин Реншоу, у свою чергу, встановлюють синаптичні зв'язки з мотонейронами. Тому, чим сильніша імпульсація мотонейрона, тим більша активація клітини Реншоу й тим інтенсивніше вони гальмують мотонейрони, зменшуючи частоту їх імпульсації. Це явище носить назву **зворотного гальмування**. Саме

воно запобігає надмірності м'язового тону. Існує можливість розвитку й **позитивного зворотного зв'язку** – тобто наявності ланцюгів, в яких збудження клітини надалі ще більше підсилює це збудження. Отже, виникає **реверберація збудження** з наростаючим підсумком. Вважається, що саме така реверберація збудження забезпечує формування короткочасної пам'яті.

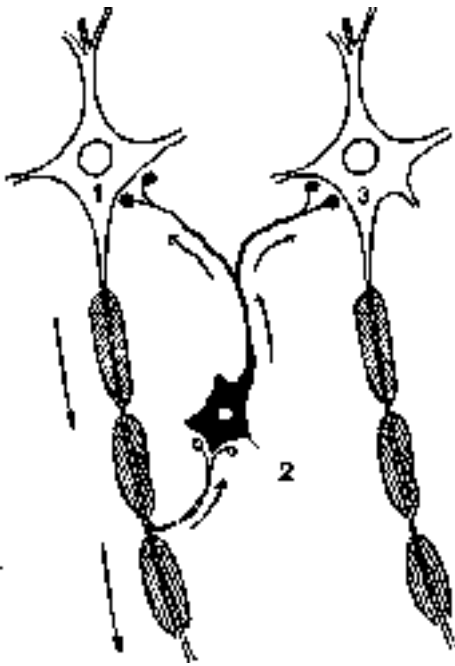


Рис. 4.3. Схеми зв'язків клітин Реншоу з мотонейронами. Колатералі аксона мотонейрона (1) збуджують клітину Реншоу (2), яка при збудженні забезпечує розвиток зворотного гальмування мотонейрона 1 і латерального гальмування мотонейрона 3.

Іррадіація і генералізація збудження

Іррадіація – це розповсюдження збудження з одного нервового центру на навколишні. Іррадіація відбувається завдяки дивергенції. Максимальний ступінь іррадіації – **генералізація**, тобто охоплення збудженням практично всієї ЦНС.

Для виникнення іррадіації необхідні певні *причини та умови*.

- Подразнення повинне бути досить сильним.
- Виникненню іррадіації сприяє *попереднє підвищення збудливості нервових центрів*.
- Іррадіації сприяє *дія хімічних сполук, які блокують гальмівні синапси*, що усуває перешкоди для розповсюдження збудження. До таких сполук належать стрихнін, правцевий токсин та ін. При дії цих речовин найменше подразнення викликає генералізовану збудливу реакцію, яка виявляє себе судомними мимовільними скороченнями м'язів.
- Іррадіація виникає *при функціональній незрілості нервової системи*, особливо у дітей перших місяців життя. У них нервові волокна ще не мієлінізовані, синапси незрілі (із запізненням дозрівають гальмівні синапси). Усі ці фактори сприяють розповсюдженню збудження в ЦНС.

У новонародженого можна спостерігати генералізовану рухову реакцію – одночасні рухи ручок, ніжок, голівки.

Іррадіація збудження має мобілізуюче значення і здійснюється як прояв орієнтовних реакцій при надзвичайних, несприятливих, аварійних ситуаціях. Але це вкрай неекономний механізм координації.

Розвитку іррадіації перешкоджає гальмування.

Центральне гальмування та його види (пряме, випереджаюче, реципрокне, зворотне, латеральне)

Гальмування – це активний процес пригнічення або повного припинення збудження під впливом подразнення. Тобто це активний процес, коли одне збудження припиняє інше збудження (Костюк П.Г.) і є наслідком конфлікту двох збуджень (Анохін П.К.)

Існує декілька типів відносин у ЦНС, які здійснюються на основі гальмування (рис. 4.4).

Реципрокне (пряме, випереджаюче, антагоністичне, (поєднане)) гальмування – нервовий процес, який базується на тому, що один і той же аферентний шлях, через який реалізується збудження однієї

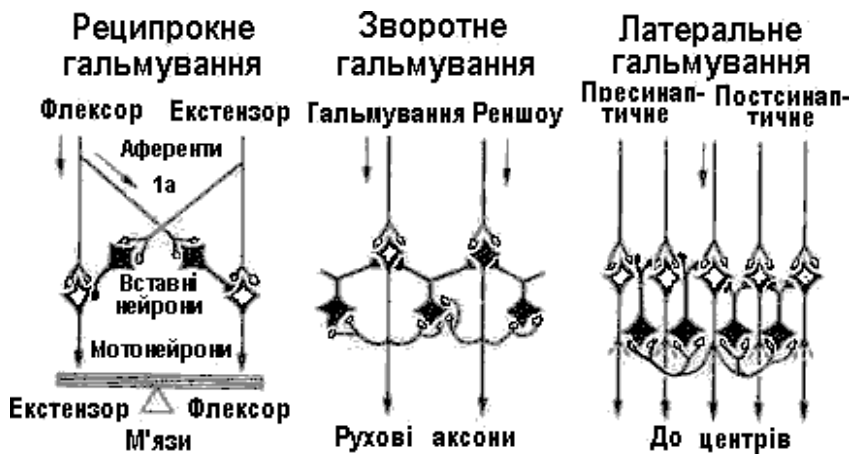


Рис. 4.4. Типові гальмівні ланцюги.

Гальмівні нейрони та синапси показано чорним.

групи нервових клітин, здійснює через вставні гальмівні нейрони гальмування інших груп клітин. Реципрокні відносини мають місце при здійсненні антагоністичних рефлексів. Особливо чітко реципрокне

гальмування виявляється при взаємодії мотонейронів флексорів (згиначів) та екстензорів (розгиначів) кінцівок. Аферентним волокном імпульси прямують до мотонейрона флексора. Одночасно відгалуженням цього аферентного волокна імпульси надходять до вставного гальмівного нейрона, який гальмує мотонейрон екстензора. З фізіологічної точки зору таке гальмування дуже корисне, оскільки полегшує рух у суглобі «автоматично», без додаткового контролю. У наведеному прикладі гальмування м'язів-антагоністів відбувається без попереднього їх збудження, тому такий тип гальмування є *прямим випереджаючим гальмуванням*.

Якщо гальмівні вставні нейрони діють на ті ж нервові клітини, які активують ефektor, така форма гальмування зветься **зворотним гальмуванням**. Механізм зворотного гальмування було обговорено на прикладі гальмування Реншоу. Цей вид гальмування є *послідовним*, оскільки гальмуванню тут передують збудження. Зворотне гальмування забезпечує підтримання помірного м'язового тону. Саме цей механізм вважається поруше-

ним при дитячому церебральному паралічі.

Наступною різновидністю зворотного гальмування є **латеральне гальмування**. Умовою для його виникнення може бути синаптичний контакт зворотної колатералі аксона гальмівного нейрона завдяки дивергенції на мотонейроні, розташованому поряд з нейроном, який збуджено (див. рис. 4.4). Створюється декілька паралельних каналів передачі інформації, які з'єднуються за допомогою гальмівних клітин Реншоу. При посиленні збудження центрального інформаційного каналу периферійні канали в більшій мірі гальмуються. Такий тип гальмування обмежує іррадіацію збудження, тим самим забезпечує концентрацію збудження і набуває особливого значення в функціонуванні аферентних систем (процеси розрізнення, диференціювання). Наприклад, у сітківці ока латеральне гальмування забезпечує контраст, тобто виділення суттєвих сигналів із фону.

Гальмування гальмування (розгальмовування) – це процес загальмовування гальмівних нейронів за принципом постсинаптичного гальмування. Таким чином гальмівний вплив зменшується, тому цей ефект зветься *розгальмовуванням*. Такий тип гальмування можна спостерігати в корі мозочка, а також в рухових системах спинного мозку. Так, гальмівні нейрони Реншоу гальмують клітини Уілсона, унаслідок чого гальмівний вплив клітин Уілсона на мотонейрони припиняється (рис. 4.5).

Рефлекси антагоністичні, союзні, синергічні, ланцюгові

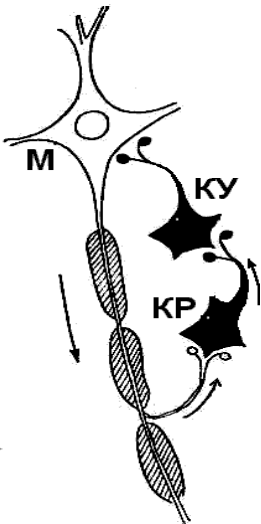
Роль гальмування в координації рефлекторної діяльності можна продемонструвати на прикладі здійснення ряду рефлексів.

Антагоністичні рефлекси.

Рефлекторні скорочення м'язів-антагоністів покладено в основу локомоторних актів і характеризуються, наприклад, тим, що при збудженні мотонейронів згиначів одночасно відбувається гальмування мотонейронів м'язів-розгиначів. При цьому в центрах кінцівок іншої сторони спостерігаються протилежні нервові процеси. У цілому це створює правильне чергування протилежних за функціональним значенням м'язових скорочень.

Рис. 4.5. Розгальмовування.

М – мотонейрон, КР – клітини Реншоу, КУ – клітини Уілсона.



Механізм, який забезпечує таке чергування активності різних рухових ядер, наприклад при ході, локалізується в інтернейронному апараті спинного мозку.

«Боротьба» між аферентними імпульсами при антагоністичних рефlekсах за спільний кінцевий шлях здійснюється за механізмом поєданого гальмування, яке відгороджує спільний кінцевий шлях від сторонніх аферентних впливів.

У вегетативній сфері антагонізм прослідковується в почерговій зміні актів вдиху та видиху. Антагонізм між центрами та рефlekсами різного функціонального значення можна проілюструвати на прикладі вдиху й ковтання, захисного й травного рефlekсів. Але деякі випадки свідчать про відносність антагонізму між центрами. Наприклад, до акту стояння залучаються тонічні скорочення як екстензорів, так і флексорів. При блювоті синергістами стають м'язи черевного пресу та діафрагми. Змінюється реципрокність під впливом вищих підкоркових центрів і кори великих півкуль.

Синергічні рефлекси здійснюються завдяки залученню додаткових м'язів, однозначних за функцією (наприклад, цілої групи згиначів). Ілюстрацією таких рефlekсів може бути рефлекс згинання кінцівки в собаки, що викликано одночасним подразненням двох ділянок шкіри. При такому подразненні згинальний рефлекс підсилюється.

Взаємне підсилення рефlekсів можна спостерігати й при дії подразників на різні за природою рецептори.

Союзні або аліювані рефлекси – такі, що сприяють здійсненню даного рефлекторного акту. Наприклад, зручна поза для виконання певної робочої операції, передстартовий стан, розминка, що сприяє оптимальному виконанню спортивного навантаження.

Ланцюгові рефлекси – складні рефлекторні акти, в яких завершення одного рефlekса зумовлює виникнення наступного. Наприклад, при акті жування координується діяльність жувальних м'язів, язика, щік, піднебіння і дна ротової порожнини. Коли їжа торкається піднебіння, кореня язика, задньої стінки глотки, м'яке піднебіння підіймається і закриває носову частину глотки, надгортанник опускається і закриває вхід до дихальних шляхів, дихання припиняється і їжа коренем язика проштовхується до глотки. У регуляції цих процесів приймає участь мозковий стовбур. Ковтання починається довільно під впливом імпульсів з кори великих півкуль. Далі відбувається швидке мимовільне просування харчової грудки через глотку й стравохід до шлунка завдяки рефлекторним перистальтичним рухам. Особливістю ланцюгових рефlekсів є те, що наступний з них може здійснитись лише після попереднього.

Полегшення, оклюзія

Завдяки конвергенції координація рефлекторної діяльності здійснюється з реалізацією таких принципів як *полегшення і оклюзія* (рис. 4.6).

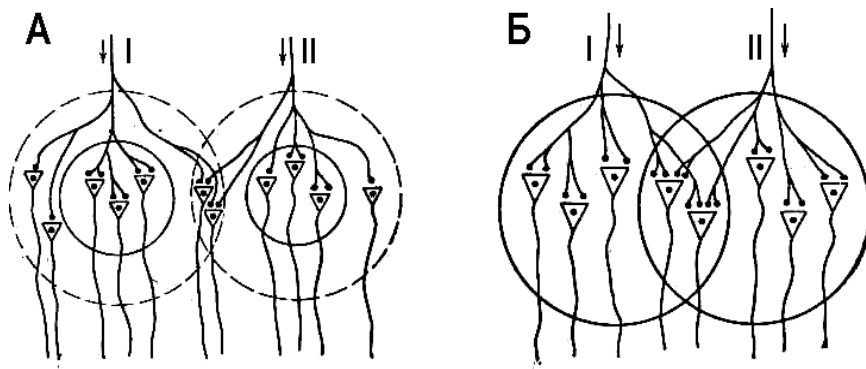


Рис. 4.6. Схеми розвитку явищ полегшення (А) і оклюзії (Б).

А – у складі кожного пула нейронів у центральній частині суцільним колом виділено нейрони з високою збудливістю (порогові). Навкруги розташовуються менш збудливі нейрони, створюючи навколопорогову кайму. У цих нейронах ЗПСП досягають лише підпорогових значень при роздільній активації входів I і II. При одночасній дії на два аферентні входи слабким (пороговим) подразником

спостерігається перевищення ефекту над сумою ефектів при роздільній активації входів. Такий наслідок свідчить, що в даному разі крім порогових нейронів до відповіді залучаються і навколопорогові завдяки конвергенції на них волокон двох чутливих нейронів.

Б – суцільним колом виділено порогові нейрони. При роздільному подразненні одного з волокон (I чи II) збуджується по 5 нейронів. При одночасній дії на два аферентні входи внаслідок конвергенції імпульси адресуються до спільних «порогових» мотонейронів і в них створюється надпорогове збудження; збуджуються 8 нейронів (усі наявні). Навіть якщо надходження двох потоків імпульсів відрізняться в часі, але на настільки малий інтервал, що «запізнілий» другий потік прийде на стан рефрактерності в спільних нейронах у зв'язку з їх збудженням імпульсами від першого потоку. Отже, шлях для збудження від впливу другого потоку опиняється «зачиненим». Звідси й відповідна назва явища (від лат. «occlusi» – запирання).

Полегшення – перевищення ефекта одночасної дії двох відносно слабких аферентних збуджуючих входів у ЦНС над сумою їх роздільних ефектів. Пояснюється це сумациєю ЗПСП зі збільшенням амплітуди до КРД у групі мотонейронів, в яких ЗПСП досягають лише значень підпорогових при роздільній активації входів.

Ефект конвергенції може бути різним у залежності від того, на яких за збудливістю нейронах «зустрічаються» волокна, тобто імпульси, а також від сили подразнень.

Для пояснення враховується, що в складі центру нейрони групуються в пули, тобто скупчення мотонейронів, які іннервуються волокнами одного чутливого нейрона. У складі кожного пула, у центральній частині є нейрони з високою збудливістю. Саме вони реагують на порогове подразнення й тому зветься «пороговими». Навкруги розташовуються менш збудливі нейрони, створюючи навколопорогову кайму. Вони не здатні реагувати на порогове подразнення, а тому отримали назву «підпорогових». При одночасній дії на два аферентних входи (два нервових волокна) слабким (пороговим) подразником спостерігається перевищення ефекту над сумою ефектів при роздільній активації входів. Такий наслідок свідчить, що в даному разі крім порогових нейронів до відповіді залучаються і навколопорогові завдяки конвергенції на них волокон двох чутливих нейронів. Ефект здійснюється за механізмом просторової сумациї.

Окклюзія – зменшення ефекту одночасного збудження двох сильних аферентних входів, порівняно з сумою ефектів при роздільному їх подразненні.

Причина оклюзії полягає в тому, що ці аферентні входи внаслідок конвергенції адресуються до спільних «порогових» мотонейронів і кожен може створити в них таке ж надпорогове збудження, як і обидва входи разом. Навіть якщо надходження двох потоків імпульсів відрізняться в часі, але на такий малий інтервал, що «запізнілий» другий потік прийде на стан рефрактерності в спільних нейронах у зв'язку з їх збудженням імпульсами від потоку першого. Отже шлях для збудження від впливу другого потоку опиняється «зачиненим». Звідси й відповідна назва явища (від лат. «occluso» – запирання).

Принцип домінанти

Домінанта - панівний осередок збудження, який підсилюється під впливом імпульсів, що надходять з інших центрів, гальмуючи при цьому останні.

Це визначення сформульоване О.О.Ухтомським на підставі експерименту, який він зробив ще будучи студентом. При подразненні у собаки ділянки кори головного мозку, збудження якої звичайно викликало згинання кінцівки, амість очікуваного ефекту відбувся акт дефекації. Після тривалих роздумів вчений дійшов висновку, що отриманий результат слід пояснювати високою збудливістю центру моторики кишківника. У відповідному вегетативному центрі, в якому вже була підвищена збудливість, під впливом подразнення соматичного центру виникло підсилене, домінуюче збудження, а як наслідок, подразнюваний центр загальмувався. Тому цілком доречним є такий додаток до визначення: **домінанта** – це панівний осередок збудження в ЦНС, який підпорядковує собі діяльність інших центрів, загальмовуючи їх.

Домінанта формується під впливом адекватних стимулів ззовні чи з внутрішнього середовища, а також під впливом гуморальних агентів, наприклад, гормонів. Домінантними стають ті центри, які забезпечують задоволення життєвонеобхідних потреб. Домінантою може бути харчова, статева, захисна потреба, що визначає поведінку в даний момент.

Для домінантного центру характерними є такі **особливості**: підвищена збудливість, інертність збуд-

ження, просторова сумація, стійкість і тривалість збудження, загальмовування інших центрів.

Домінанта в своєму формуванні проходить декілька **стадій**:

- початкова – іррадіація (генералізація) збудження, котра характеризується розповсюдженням збудження на багато інших центрів;
- концентрація збудження – відбувається в центрі біологічно вагомої на даний час реакції.

Негативна сторона домінанти – її консервативність. Зруйнувати домінанту важко: для цього необхідно створити нову, ще сильнішу домінанту.

Відкриттям явища домінанти продемонстровано умовність існування в класичній фізіології уявлень про рефлекторні дуги як чітко локалізовані, ізольовані один від одного шляхи проведення нервових імпульсів та стабільність координаційних відносин між нервовими центрами. У дійсності координаційні відносини між центрами можуть змінюватись під впливом «функціонального фону», який створюється аферентними імпульсами, що попередньо надходять у нервові центри.

Відхилення від принципу структурності в ЦНС пов'язане з пластичністю нервової системи.

Пластичність нервової системи

Пластичність - здатність змінювати реактивність під впливом послідовних подразнень. Ця властивість є необхідною передумовою для забезпечення нервових механізмів навчання.

Процеси навчання супроводжуються мікроструктурними змінами в нервових синапсах, особливо в ділянці аксонного горбика та на дендритах. Відбуваються й медіаторні зрушення.

Проявом пластичності є також здатність нервових центрів приймати на себе функцію втраченого або пошкодженого центру. Саме завдяки цій властивості при пошкодженні або виключенні частин мозку виконання функцій втрачених центрів забезпечують інші центри.

Структурною основою пластичності після виключення центру, по-перше, може бути відновлення нервових зв'язків (на заміну втраченим) завдяки формуванню *спраутинга* – розгалуження аксонних колатералей, котрі відходять від протилежної сторони (від іншої, неушкодженої півкулі). По-друге, певне значення має перенавчання нейронів, зокрема синапсів з явищами «проторення» нервового шляху за типом посттетанічної потенціації за рахунок змін у пресинаптичних мембранах і мобілізації більшої кількості медіатора, а також змін аксотранспорту, отже й трофічних процесів. *Нейрофізіологічні експерименти озброюють сучасну відновну неврологію і нейрохірургію новими підходами до реабілітації (перенавчання після протезування, навчання мові після ураження певних мозкових ділянок).*

Кора півкуль – наймолодший і найдосконаліший відділ ЦНС – володіє максимальною пластичністю і забезпечує пластичність інших мозкових центрів. Прикладом можуть бути досягнення клініцистів з перенавчання клітин кори великих півкуль з метою відновлення мови в разі пошкодження моторного центру Брока (Медведєв О.С.).

Сучасні уявлення про інтегративну діяльність мозку

Інтегративна діяльність ЦНС зводиться до підпорядкування і об'єднання всіх функціональних елементів організму в цілісну систему, яка володіє певною спрямованістю діяльності.

У здійсненні інтегративної функції приймають участь різні рівні ЦНС.

Перший рівень інтеграції здійснюється внаслідок взаємодії ЗПСП і ГПСП, які генеруються при активації синаптичних входів нейрона. У тому випадку, коли збуджуючі й гальмівні входи активуються одночасно, виникає сумація синаптичних потенціалів протилежної полярності й мембранний потенціал може віддалятися від того КРД, при якому в клітинах низькопорогової зони виникає ПД. Конвергенція збуджуючих і гальмівних входів на мембрані нейрона визначає частоту імпульсів, що генерується і виступає в якості універсального фактора інтегративної діяльності нервової клітини.

Другий рівень інтеграції полягає в координаційній діяльності нейронів елементарних нервових сіток і залежить від специфіки морфологічних відносин у ЦНС. Маються на увазі розглянуті *дивергенція, конвергенція, принцип загального кінцевого шляху та принцип зворотного зв'язку.*

Складність завдань, що виконуються нервовою системою, призводить до високої спеціалізації нейронних об'єднань – *нервових центрів (третій рівень)*, діяльність яких пов'язана зі здійсненням різних функцій. Функціонування ЦНС у цілому здійснюється завдяки діяльності значної кількості таких центрів, що об'єднуються за допомогою синаптичних контактів і відрізняються складністю внутрішніх і зовнішніх зв'язків.

Нейрогуморальна регуляція функцій забезпечує адаптаційні реакції від субклітинних до поведінкових. Можна виділити два види механізмів, які закладено в її основі: *жорсткі (фіксовані)* і *гнучкі (нефіксовані)* (Бехтерева Н.П.).

В основі роботи жорстких механізмів регуляції лежать генетичні програми, що зафіксовані в процесі еволюції і здійснюють регуляцію досягнення постійно присутньої мети. Наприклад, регуляція функціонування дихального центру; чередування вдиху й видиху обумовлюється генотипічними механізмами; фенотипічно ж можуть змінюватись тривалість кожної фази й амплітуда цих процесів у залежності від потреби організму.

Гнучкі механізми забезпечують виконання організмом сьогочасних завдань завдяки організації певної функціональної системи й тут же припиняють функціонування. Здійснюються вони терміново створюваними нейронними ансамблями. При цьому головним принципом об'єднання нейронів є домінанта, яка забезпечує синхронізацію

роботи нервових утворень, котрі входять до ансамблів.

Програма нейрогуморальної регуляції функцій реалізується здійсненням еферентних впливів на виконавчі органи, робота яких забезпечує адекватні зміни параметрів, що регулюються. Виділяють *три види таких впливів*: *пускові* – викликають, або прикорочують діяльність структури, яку регулюють; *адаптаційні* – впливають на величину реакції і співвідношення окремих її компонентів; *вплив готовності* – формує стан готовності до відповідей на пускові й адаптаційні впливи.

Різні нервові центри характеризуються певними функціями й топографією свого розміщення в ЦНС і будуть розглянуті нами в наступних розділах.

Лекція 5. СПИННИЙ МОЗОК. СТОВБУР МОЗКУ. МОЗОЧОК

Структурно-функціональна організація спинного мозку

Спинний мозок є найдревнішим відділом ЦНС хребетних; забезпечує порівняно примітивну, стереотипну діяльність; у пристосованих реакціях виконує підпорядковану роль. Збудливість спинальних нейронів низька: для їх активності потрібний збуджуючий вплив від головного мозку. Разом із тим, спинний мозок – перехідна й передаюча структура між робочими органами та розташованими вище відділами ЦНС, а також виконує ряд власних функцій. На якому б рівні не були розташовані рухові центри головного мозку, без участі спинного мозку неможлива реалізація більшості рефлексів організму. По-перше, це тому, що спинний мозок забезпечує аферентну (чутливу) іннервацію шкіри й м'язів тулуба й кінцівок, а також частково внутрішніх органів та судин. По-друге, спинальні мотонейрони, що розташовані в передніх рогах, забезпечують іннервацію руховими волокнами м'язів тулуба й кінцівок. Крім того, у шийних сегментах розташовані мотонейрони (п. рhrenісі), які забезпечують діафрагмальне дихання, а в грудних сегментах – мотонейрони, які забезпечують реберне дихання. Нарешті, у грудному й попереково-крижовому відділах у бокових рогах закладено центри, які регулюють вегетативні функції.

У спинному мозку є велика кількість інтернейронів (їх у 30 разів більше, ніж мотонейронів), які забезпечують пропріоспинальні рефлекси. Більша частина нервових волокон, низхідних і висхідних – пропріоспинальні й міжсегментарні. Кожний чутливий сигнал після надходження в спинний мозок завдяки дивергенції розповсюджується в двох напрямках – до вищих рівнів ЦНС, утворюючи висхідні провідникові шляхи, та до інтернейронів. Інтернейрони утворюють синаптичний зв'язок зі спинальними мотонейронами. Саме на інтернейронах закінчується більшість низхідних провідникових шляхів (кортико-спинальний, рубро-спинальний та ін.). Крім того, інтернейрони утворюють безліч міжцентральних (міжсегментних) зв'язків, що необхідно для координації рухів передніх і задніх кінцівок однобічно й двобічно, для узгодження ланцюгових рефлексів. В інтегративній діяльності за участю інтернейронів велике значення належить гальмівним нейронам. Тому при обробці інформації частина імпульсів згасає.

Пропріоспинальні міжсегментарні рефлекси причетні до корекції пози й тону м'язів за рахунок того, що до інтернейронів підходять посегментарно колатералі від чутливих провідникових шляхів.

У спинному мозку закладено генетично зафіксовані рухові програми, які здійснюються за принципом пропріоспинальних міжсегментарних рефлексів, знов-таки, завдяки ланцюгам інтернейронів. Це генератори ритмічних процесів чухання (у тварин), ходи.

Отже нейрони спинного мозку є або кінцевими станціями рефлекторних дуг на шляху до ефектора (якщо центри розташовані вище), або центрами власних (пропріоспинальних) рефлексів.

Функціональне значення передніх і задніх корінців спинного мозку. Будова спинного мозку людини

Частина спинного мозку з парою передніх і задніх корінців називається **сегментом**. У спинному мозку нараховується 31 сегмент. Сегменти складають відділи: шийний, грудний, поперековий і крижовий.

Частина тіла, що іннервується волокнами одного сегмента, називається **метамером** (ділянка шкіри, іннервована чутливими волокнами сегмента зветься **дерматом**).

Передні корінці є руховими, задні – чутливими. Це закон Бела і Мажанді.

Відповідність між сегментами й метамерами в людини має місце по задньокорінцевій (чутливій) іннервації; задньокорінцеві волокна кожного сегмента іннервують певні ділянки шкіри й певну групу м'язів.

Так, задні корінці I-IV шийних сегментів забезпечують іннервацію чутливими волокнами шкіри й м'язів потилиці та шиї, а також діафрагму (III-IV сегменти). Задні корінці V-VIII шийних та I-II грудних забезпечують іннервацію шкіри й м'язів плечового пояса й верхньої кінцівки; решта грудних (III-XII) іннервують тулуб. Поперекові й крижові сегменти іннервують ділянку промежини й нижніх кінцівок. Для передніх корінців сегментарність в іннервації збереглася лише для міжреберних м'язів. Решта м'язів одержує передньокорінцеві (рухові) волокна від різних сегментів. Відхилення в сегментарності є і в чутливій іннервації метамерів. Кожен метамер одержує задньокорінцеву іннервацію від трьох суміжних сегментів. Унаслідок цього повне випадіння чутливості в певній ділянці тіла буде спостерігатися при умові пошкодження трьох суміжних сегментів спинного мозку.

Невропатологам метамерний розподіл ділянок чутливості допомагає уточнити локалізацію пошкодження спинного

мозку на підставі розладів або випадіння в певних місцях шкіряної та пропріоцептивної чутливості. Також враховується, що задньокорінцева іннервація має значення не тільки для забезпечення чутливості за допомогою висхідних провідникових шляхів, але й для регуляції за принципом зворотного зв'язку рухів, пози, тонусу.

На поперечному розрізі спинного мозку чітко виділяється сіра й біла речовина. Сіра речовина знаходиться в центрі. Нагадує вона крила метелика з виступами назад, вперед, а в торако-люмбальному відділі – у боки. Ці виступи сірої речовини – роги (задні, передні й бокові). Сіра речовина складається з тіл нервових клітин а також частково їх відростків. Усі нейронні елементи спинного мозку можна розділити на 4 головні групи: *еферентні нейрони (мотонейрони), вставні пропріоспинальні нейрони (інтернейрони), нейрони висхідних трактів та інтраспинальні волокна чутливих аферентних нейронів.*

Мотонейрони поділяються на два головних типи: α - і γ -мотонейрони. Альфа-мотонейрони іннервують скелетні м'язи (екстрафузальні волокна) і забезпечують скорочення м'язів. Гама-мотонейрони іннервують інтрафузальні м'язові волокна. Мотонейрони розташовані в передніх рогах спинного мозку. Особливу групу еферентних нейронів складають вегетативні прегангліонарні, які розташовані в бокових і частково в передніх рогах.

Навколо сірої речовини розташована біла, яка побудована нервовими волокнами, що утворюють висхідні й низхідні шляхи.

Функції спинного мозку можна поділити на дві групи – **рефлекторні та провідникові.**

Функціональне значення головних висхідних і низхідних шляхів спинного мозку

Провідникова функція спинного мозку полягає в тому, що від тіл його нейронів починаються і в стопах білої речовини проходять волокна висхідних (чутливих) провідникових шляхів; на мотонейронах спинного мозку, або пов'язаних з ними інтернейронах закінчуються волокна низхідних (рухових) провідникових шляхів.

Головними **чутливими** шляхами є:

- гангліо-бульбо-таламо-коркові Голя і Бурдаха, що передають імпульси від тактильних рецепторів шкіри, пропріорецепторів скелетних м'язів і сухожиль;
 - гангліо-спино-таламо-корковий, що посиляє до таламусу та інших центрів головного мозку імпульси від рецепторів шкіри – тактильних, больових, температурних;
- спино-церебелярний Флексіга й Говерса – шляхи, які передають імпульси до мозочка, головним чином від пропріорецепторів.

Головними **руховими** шляхами є:

- кортико-спинальний шлях (пірамідний), який забезпечує довільні рухи;
- рубро-спинальний тракт (Монакова) забезпечує мимовільні рухи;
- вестибуло-спинальний забезпечує мимовільні рухи з підтриманням рівноваги;
- текто-спинальний забезпечує мимовільні рухи при орієнтовних рефлексях на звук і світло;
- ретикуло-спинальний забезпечує дихальні скорочення і тонус м'язів, впливає на збудливість мотонейронів, зокрема тих, що іннервують дихальні м'язи.

Рефлекторна діяльність спинного мозку. Спинальна тварина. Спинальний шок

Рефлекторна функція спинного мозку полягає в тому, що в ньому закладено центри рефлексів. Альфа-мотонейрони передніх рогів складають рухові центри скелетних м'язів тулуба, кінцівок, а також діафрагми, а γ -мотонейрони – тонічні, підтримують напругу й певну довжину цих м'язів. Мотонейрони грудних та шийних (CIII-CIV) сегментів, які іннервують дихальні м'язи, складають «спинальний дихальний центр». У бокових рогах тораколюмбального відділу спинного мозку закладені тіла симпатичних нейронів, а в сакральному відділі – парасимпатичних. Серед них перші й другі складають центри вегетативних функцій: судинорухові, регуляції серцевої діяльності (TI-TV), рефлексу розширення зіниці (TI-TII), виділення поту, теплоутворення, регуляції скорочення гладких м'язів органів малого таза (у попереково-крижовому відділі).

Експериментально рефлекторна функція спинного мозку досліджується після його ізолювання від розташованих вище відділів головного мозку. Для збереження дихання за рахунок діафрагми перерізування проводять між V і VI шийними сегментами.

Відразу ж після перерізки пригнічуються всі функції. Виникає стан *арефлексії*, який має назву **спинального шоку**. Його пов'язують із припиненням впливу на спинний мозок розташованих вище структур. Потім функції поступово відновлюються і тим повільніше, чим вища організація організму (1-2 хвилини в жаби, від годин до декількох діб у собаки, від декількох тижнів до місяців у людини). Першими відновлюються сухожильні рефлексії й рефлексії згинання кінцівки у відповідь на больові подразнення (укол, щипок). Розгинальні рефлексії, рефлекторне опорожнення сечового міхура й судинні рефлексії відновлюються значно пізніше. Ясна річ, що рефлекторні рухи стають повністю мимовільними й можуть бути викликані лише при адекватному подразненні відповідного рецепторного поля.

Після відновлення рефлексів виникає гіперрефлексія. При повторному перерізуванні спинальний шок

не виникає. Отже, має значення не травма спинного мозку, а відключення його від стимулюючих впливів, розташованих вище центрів.

Унаслідок «**половинного**» пошкодження спинного мозку розвиваються порушення рухів у нижніх кінцівках на боці травми, оскільки до передніх рогів не надходять імпульси від нижхідних шляхів і, відповідно, не збуджуються м'язи на боці травми. Больова й температурна чутливість будуть виключені з протилежної сторони нижче рівня пошкодження, оскільки спиноталамічний шлях, який забезпечує проведення імпульсів больової і температурної чутливості, перехрещується в спинному мозку (на рівні входження волокон) і піднімається до вищих відділів ЦНС по протилежній стороні спинного мозку. Пропріоцептивна й тактильна чутливість будуть частково порушені з обох боків, оскільки серед шляхів, що забезпечують тактильну й пропріоцептивну чутливість, є як прямі (шлях Голя і Бурдаха – гангліо-бульбо-таламо-корковий, шлях Флексіга – гангліо-спино-церебелярний дорзальний), так і перехрещені (шлях Говерса – гангліо-спино-церебелярний вентральний); для тактильної – спино-таламічний (гангліо-спино-таламо-корковий). Описаний симптомокомплекс розладів у невропатології отримав назву **синдрома Броун – Секара** (рис. 4.7).

Значення спинного мозку в регуляції тону м'язів. Гама-петля

Складні рухи можуть бути здійснені лише при умові, що до ефекторних імпульсів постійно вноситься поправка з урахуванням тих змін, які відбуваються кожну мить у м'язі в процесі його скорочення. Тому м'язова система є джерелом численної аферентної імпульсації. Спинний мозок постійно одержує інформацію про ступінь напруження м'язових волокон та їх довжину.

Рецепторна частина аналізатора руху являє собою *м'язові веретена й сухожильні органи Гольджі*.

М'язові веретена. У м'язах, здебільшого розгиначах, що виконують антигравітаційну функцію, є м'язові волокна, котрі тонші й коротші за інші. Вони розміщуються невеликими пучками (від 2 до 12 волокон) у сполучнотканинній капсулі. Через форму подібні структури одержали назву м'язових веретен (рис. 4.8).

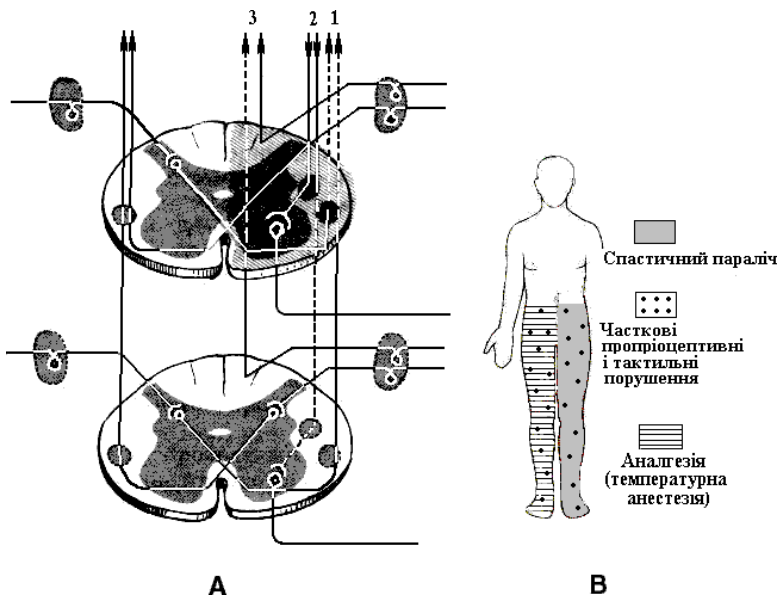


Рис. 4.7. Синдром пошкодження половини поперечного перерізу спинного мозку (синдром Броун-Секара).

А – сегментарна локалізація патологічного вогнища: 1 – спинно-таламічний шлях (провідник больової і температурної чутливості), 2 – пірамідний шлях (забезпечує довільні рухи), 3 – тонкий пучок (провідник суглобно-м'язового й тактильного відчуттів); В – схема локалізації порушень чутливостей і рухів.

М'язові волокна, що розміщені в капсулі, названі *інтрафузальними* (лат. *fusus* – веретено), тоді як звичайні волокна, на частку яких припадає головна маса м'язу, названі *екстрафузальними*, або робочими волокнами. Веретено одним кінцем прикріплюється до перимізію екстрафузального м'язового волокна, другим – до сухожилля. Центральна частина інтрафузального волокна є власне рецепторною частиною.

Існує два типи інтрафузальних м'язових волокон, які відрізняються за розміщенням ядер: ядра волокон з ядерним ланцюгом і ядра волокон з ядерною сумкою. Очевидно, ці два типи волокон функціонально відрізняються.

Аферентна іннервація. У кожне веретено проникає товсте мієлінове нервово волокно; воно посилає гілочку до кожного інтрафузального волокна й закінчується на його середній частині, спіралеподібно оплітає її та створює так звані аннуло-спіральні закінчення. Ці аференти є *волокнами Ia* ($A\alpha$), а їх закінчення носять назву *первинних чутливих закінчень*. Адекватним подразником для них є зміна та швидкість зміни довжини м'язового волокна (рис. 4.9). Частина веретен іннервується *аферентними волокнами групи II* ($A\beta$). Ці чутливі волокна «обслуговують» виключно інтрафузальні волокна з ядерним ланцюгом і мають назву *вторинних сенсорних закінчень*; розташовуються вони своїми відростками периферично від аннуло-спіральних закінчень. Їх збудливість нижча, а чутливість до динамічних параметрів менша.

Еферентна іннервація інтрафузальних м'язових волокон здійснюється нервовими волокнами групи $A-\gamma$. Нервова клітина, від якої вони відходять, є γ -мотонейроном.

Еферентна іннервація інтрафузальних м'язових волокон здійснюється нервовими волокнами групи $A-\gamma$. Нервова клітина, від якої вони відходять, є γ -мотонейроном.

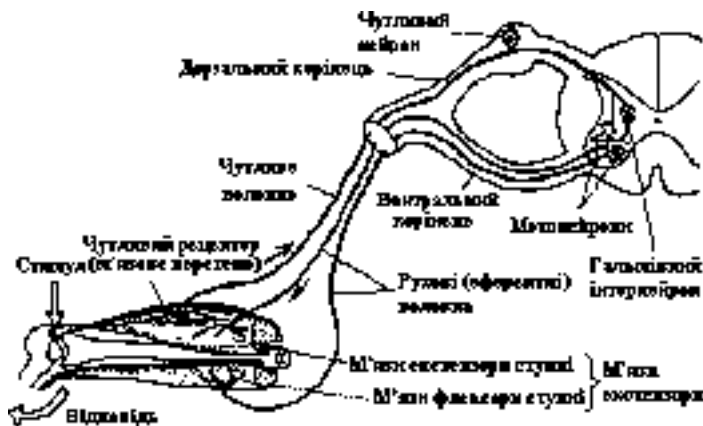


Рис. 4.9. Схема здійснення міотатичного рефлекса.

Сухожильні органи Гольджі

– особливі рецептори, які складаються з сухожильних ниток, що відходять приблизно від 10 екстрафузальних м'язових волокон і фіксуються до сухожилля м'язу послідовно, у вигляді ланцюга. Адекватним подразником для них є зміна напруження м'язу.

До органів Гольджі підходять товсті мієлінові волокна групи Ib ($A\beta$). У сухожильному органі вони розгалужуються на тонші чисельні гілочки й втрачають мієлін. Такі рецептори розповсюджені в скелетних м'язах.

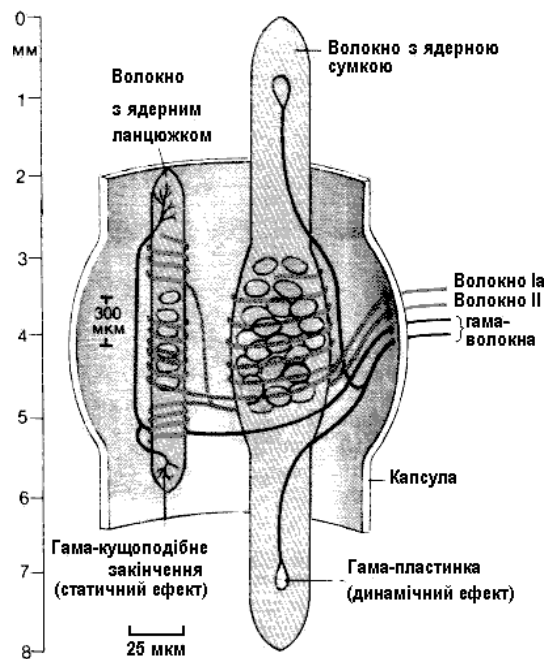


Рис. 4.8. Схема будови м'язового веретена (за Р. Шмидт, Г.Тевс, 1985)

Характер збудження м'язових веретен і сухожильних органів залежить від їх розміщення: м'язові веретена з'єднуються паралельно, а сухожильні органи – послідовно відносно екстрафузальних м'язових волокон. Отже, як наслідок, *м'язові веретена сприймають головним чином довжину м'яза, а сухожильні органи – його напругу.*

Чутливі закінчення м'язових веретен можуть збуджуватись не тільки під впливом розтягування м'яза, але й у результаті скорочення інтрафузальних м'язових волокон при збудженні γ -мотонейронів. Цей механізм носить назву *γ -петлі* (рис. 4.10). При скороченні тільки інтрафузальних волокон довжина або напруга м'яза не змінюється, однак при цьому розтягується центральна частина цих волокон і тому збуджуються чутливі закінчення.

Таким чином, існує **два механізми збудження** м'язових веретен: 1) *розтягування м'яза* і 2) *скорочення інтрафузальних волокон*; ці два механізми можуть діяти синергічно.

Функції м'язових веретен і сухожильних органів

Оскільки м'язи (екстрафузальні волокна) знаходяться в постійному тонусі*¹, завдяки цьому їх сухожилля дещо розтягнені навіть у стані спокою (напр. для *m. quadriceps femoris* у положенні стоячи), унаслідок чого деякий рівень збудження присутній у рецепторах веретен (як рецепторах розтягнення). Це трохи активує α -мотонейрони, так що довжина м'яза залишається на незмінному рівні й отже незмінній напрузі.

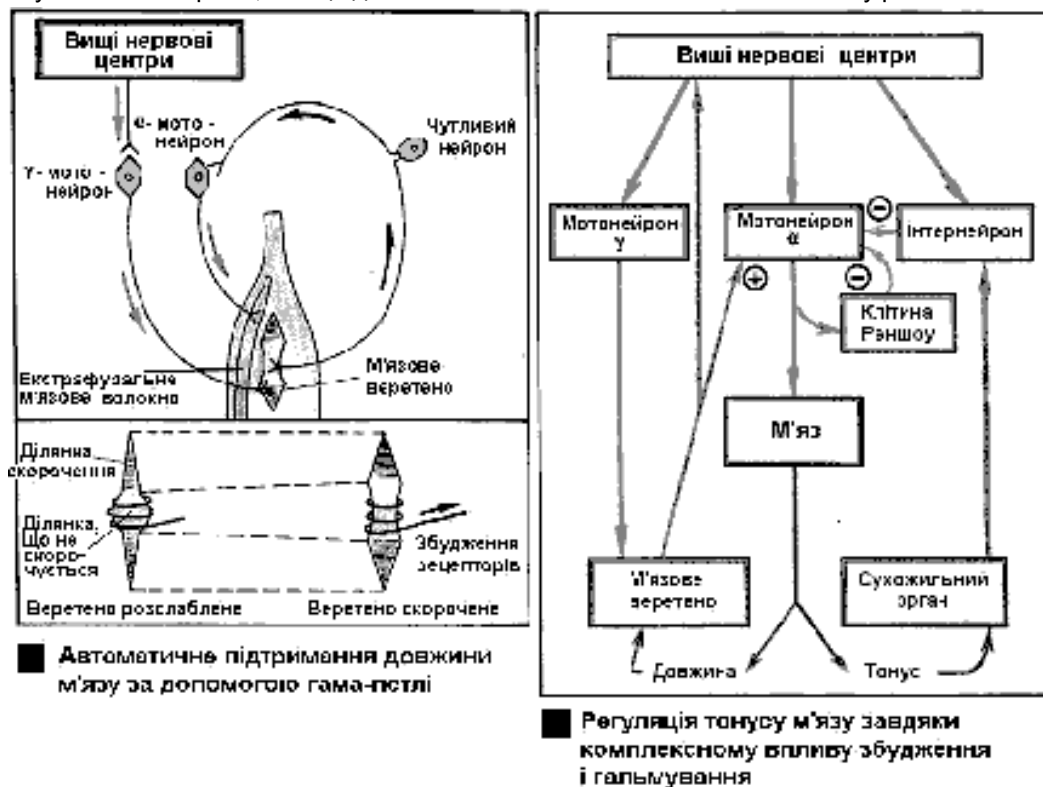


Рис. 4.10. Схема функціонування гама-петлі.

При розтягуванні м'яза внаслідок подразнення (удар неврологічним молоточком по зв'язці нижче колінної чашечки, переминання з ноги на ногу) м'язові веретена збуджуються сильніше, аферентні волокна від них через моносинаптичну дугу активують α -мотонейрони й м'яз скорочується, що приводить до зменшення його розтягування (отже й зменшення подразнення рецепторів) (рис. 4.11).

¹ Про постійність м'язового тонусу у скелетних м'язів добре відомо хірургам-травматологам. Тому при ампутації кінцівки відрізок кістки роблять завжди коротшим ніж шкіряний і м'язовий лоскут. Лише при такій умові можна створити культю – закрити кістку м'якими тканинами.

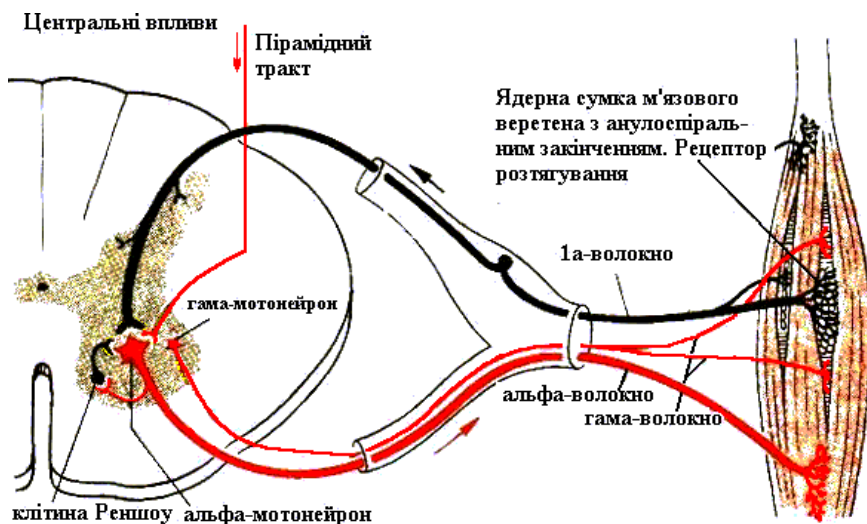


Рис. 4.11. Коло зворотного зв'язку при підтриманні довжини м'язу за участю гама-петлі.

Таким чином, ця регуляторна система сприяє підтриманню стабільної довжини м'язу. Необхідний рівень чутливості м'язових веретен підтримується завдяки скорочувальній активності

інтрафузальних волокон. Тут виявляється зворотний зв'язок з позитивним знаком. Волокна Ia не тільки моносинаптично перемикаються на мотонейронах відповідних м'язів, збуджуючи їх; вони також через дисинаптичний

ланцюг *гальмують* мотонейрони м'язів-антагоністів (реципрокне антагоністичне гальмування).

Певний рівень збудження у веретенах підтримується завдяки активуючому впливу з боку надсегментарних структур мозку, зокрема ретикулярної формації стовбура.

Функції γ -петлі

Збудження екстрафузальних м'язових волокон здійснюється за двома механізмами:

- пряме збудження α -мотонейронів;
- через збудження γ -мотонейронів з підсиленням рефлекса розтягування в результаті скорочення інтрафузальних волокон, що «запускає» γ -петлю.

Якщо скорочення м'яза викликано через γ -петлю, початкове скорочення інтрафузальних волокон супроводжується підсиленням скорочення екстрафузальних волокон, поки в кінцевому рахунку не відновиться початковий рівень імпульсації від сенсорних закінчень м'язових веретен у зв'язку зі зменшенням їх розтягнення, тобто довжини.

Таким чином, γ -петля відіграє роль *сервомеханізму*, в якому довжина м'язових веретен (керуюча перемінна) регулює довжину самого м'яза та швидкість її зміни (керована перемінна).

Разом з тим, головне призначення γ -еферентів полягає в тому, щоб запобігти розслабленню м'язових веретен під час скорочення екстрафузальних волокон.

Це забезпечується *коактивацією α - і γ -мотонейронів*. Під час руху для збереження адекватної чутливості м'язових веретен відбувається одночасне збудження α - і γ -мотонейронів (їх коактивація). Як наслідок, не відбувається повного розслаблення м'язових веретен під час скорочення екстрафузальних волокон.

Сухожильні органи як датчики системи регуляції напруги

Збільшення напруги м'язів при скороченні екстрафузальних волокон призводить до збудження рецепторів Гольджі (рис. 4.12).

Кожен рецептор оцінює ступінь напруги в обмеженій ділянці м'яза й сповіщає про це обмежену ділянку в центрі. Аференти Ib ($A\beta$) спричиняють гальмівний вплив на α -мотонейрони свого м'яза через активацію гальмівних інтернейронів у спинному мозку. Тобто, рефлекси сухожильних органів сприяють підтриманню постійності напруги, зменшуючи її за принципом негативного зворотного зв'язку.

Такий ефект спрямований на захист від відриву м'яза при сильній нарузі. При надто сильній нарузі м'яза в спинному мозку виникає реакція, яка забезпечує суцільне одночасне розслаблення всього м'яза. Збудливість рецепторів Гольджі нижча ніж рецепторів веретен.

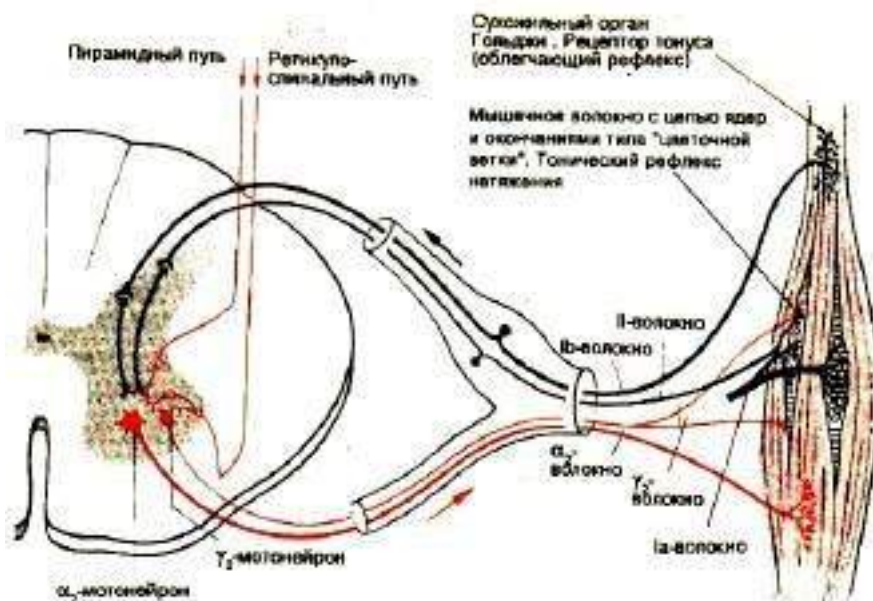


Рис. 4.12. Коло зворотного зв'язку при підтриманні напруги м'яза за участю торів Гольджі.

Таким чином, у регуляції діяльності кожного м'яза приймають участь дві регулюючі системи зворотного зв'язку: система регуляції довжини та швидкості її змін (роль датчика в якій відіграють м'язові веретена) і система регуляції напруги, датчиками якої є сухожильні органи.

Клінічно важливі рефлекси спинного мозку дорослої людини

Безумовні рефлекс, що найчастіше досліджуються в клініці й мають топико-діагностичне значення, поділяють на **поверхневі, екстероцептивні** (шкіряні, рефлекс, зі слизових оболонок) та **глибокі, пропріоцептивні** (сухожильні, периостальні, суглобові рефлекс).

Більшість рефлексів, які мають важливе значення для самозбереження, підтримки положення тіла, швидкого відновлення рівноваги, здійснюється на основі «швидкодіючих механізмів» з мінімальною кількістю причетних нейронних ланцюгів. Сухожильні рефлекс становлять великий інтерес у клінічній практиці як тест функціонального стану організму в цілому й локомоторного апарату зокрема, а також для топичної діагностики при пошкодженнях спинного мозку.

Сухожильні рефлекс. Їх звать ще міотатичними, а також Т-рефлексами, оскільки викликаються розтягуванням м'язів ударом неврологічним молоточком по сухожиллю (від лат. tendo – сухожилля).

Рефлекс із сухожилля згинача передпліччя. Викликається ударом неврологічним молоточком по сухожиллю двоголового м'яза плеча в ліктьовому згибі (рис. 4.13, 4.14). При цьому передпліччя досліджуваного підтримується лівою рукою досліджувачого. Складові частини рефлекторної дуги: м'язово-шкіряний нерв, V і VI шийні сегменти спинного мозку. Відповідь полягає в скороченні м'язів і згинанні в ліктьовому суглобі.

Рефлекс із сухожилля трьохголового м'яза плеча. Викликається ударом молоточка по сухожиллю трьохголового м'яза плеча над ліктьовим відростком (див. рис. 4.13, 4.14). При цьому рука досліджуваного повинна бути зігнутою під прямим або тупим кутом і підтримуватися лівою рукою досліджувачого. Викликанною реакцією є скорочення м'яза й розгинання руки в ліктьовому суглобі. Складові частини рефлекторної дуги: променевий нерв, VII-VIII сегменти шийного відділу спинного мозку.

Колінний рефлекс. Виникає при ударі молоточком по зв'язці нижче колінної чашечки (див. рис. 4.14, рис. 4.15). Досліджуваний сидить на стільці, поставивши ноги так, щоб голілки находились під тупим кутом до стегон, а підшви доторкувались до підлоги. Інший спосіб – досліджуваний лежить на спині з напівзігнутими в тазостегнових (кульшових) суглобах ногами, а досліджувач підводить ліву руку під ноги в ділянці підколінної ямки для максимального розслаблення м'язів стегна і наносить правою рукою удар молоточком. Рефлекс полягає в скороченні чотириголового м'яза стегна й розгинанні ноги в колінному суглобі. Складові частини рефлекторної дуги: стегновий нерв, III та IV поперекові сегменти спинного мозку.

Рис. 4.13. Рефлекс з верхніх кінцівок. 1 – рефлекс із сухожилля двоголового м'яза; 2 – рефлекс із сухожилля трьохголового м'яза; 3 – п'ястно – променевий рефлекс.

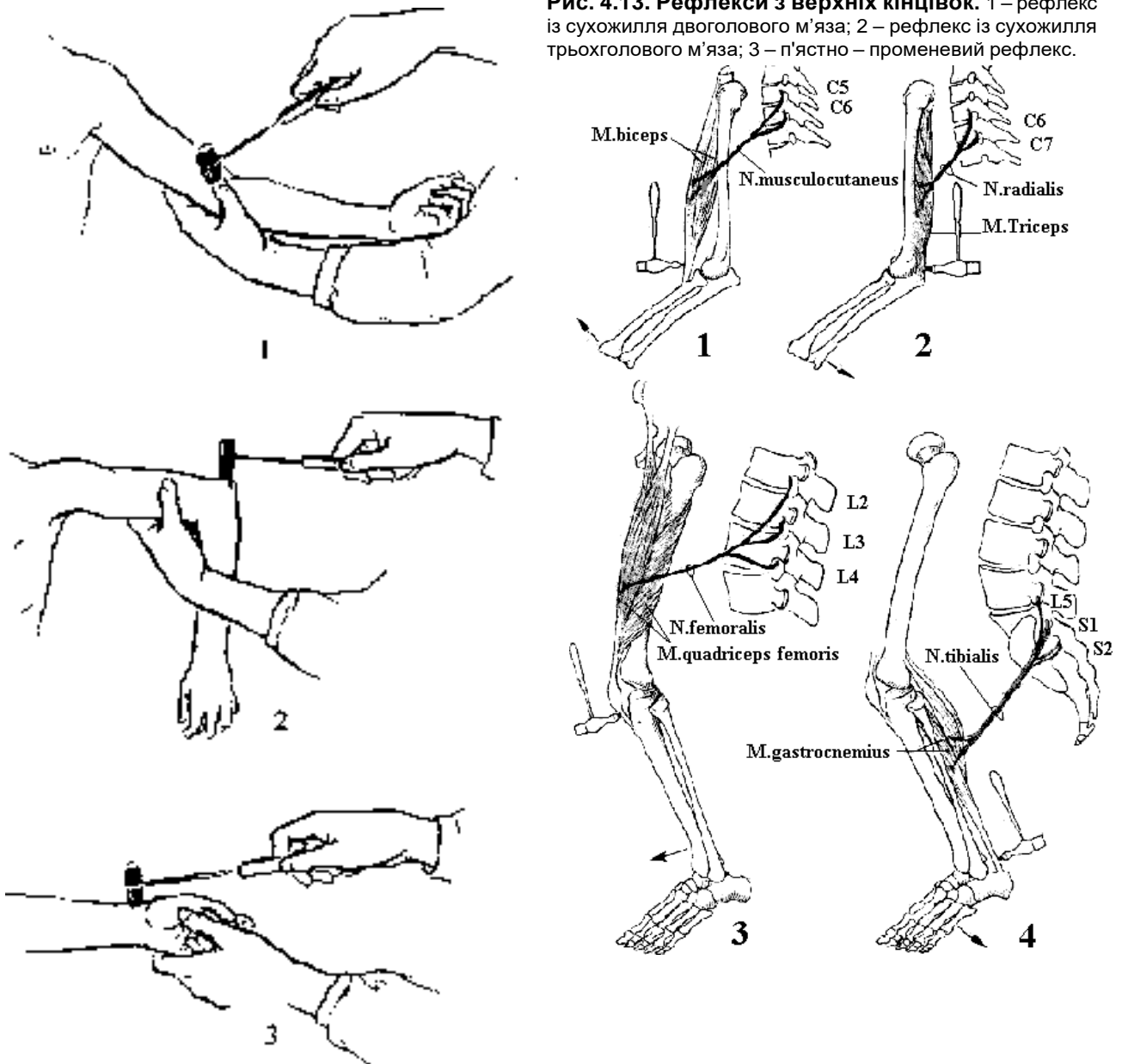


Рис. 4.14. Найважливіші пропріоцептивні рефлекси (за П.Дуус, 1995). 1 – рефлекс із сухожилля згинача передпліччя, 2 – рефлекс із сухожилля трьохголового м'яза плеча, 3 – колінний рефлекс, 4 – рефлекс з ахілового сухожилля.

Рефлекс з ахілового сухожилля. Викликається ударом молоточком по ахіловому сухожиллю (див. рис. 4.14, 4.15). Дослідження можна проводити, поставивши досліджуваного на коліна на кушетку чи на стілець таким чином, щоб стопи повільно повисали, а руки впиралися в стіну або в спинку стільця. Можна досліджувати, коли досліджуваний лежить на животі – у такому випадку досліджувач, захвативши лівою рукою пальці обох стоп досліджуваного і зігнувши ногу під прямим кутом в гомілковоступневих та колінних суглобах, правою рукою наносить молоточком удари. Реакція полягає в підшовному згинанні стопи. Складові частини рефлекторної дуги: великогомілковий нерв, I-II крижові сегменти спинного мозку.

Шкірні рефлекси

Поверхневі черевні рефлекси. Швидко проведення штриху по шкірі живота в напрямку ззовні до середньої лінії (нижче реберних дуг – верхній, на рівні пупка – середній і над паховинною складкою – нижній черевні рефлекси) викликає скорочення м'язів черевної стінки. Елементи рефлекторних дуг: міжреберні нерви, грудні сегменти спинного мозку (VII-VIII для верхнього, IX-X для середнього, XI-XII для нижнього черевних рефлексів).

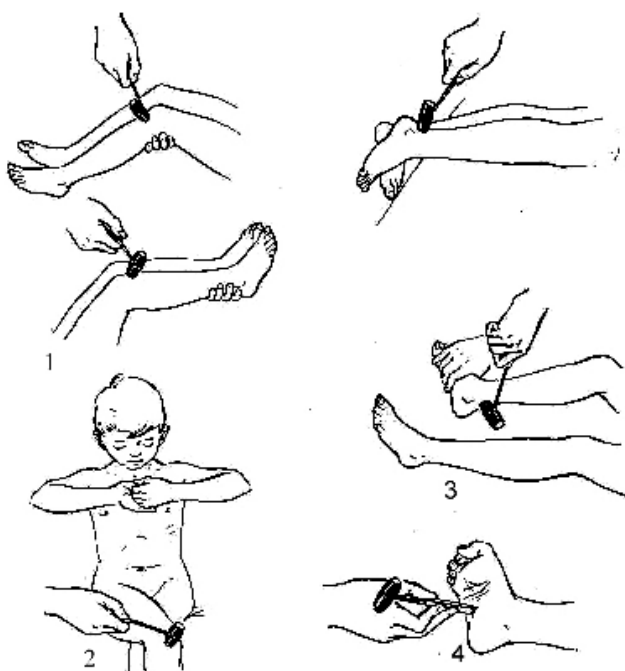


Рис. 4.15. Рефлекси з нижніх кінцівок. 1 – колінний рефлекс; 2 – прийом Єндрашека; 3 – рефлекс з ахілового сухожилля; 4 – підшовний рефлекс.

Підшовний рефлекс. Викликається нанесенням тупим предметом штриху по шкірі зовнішнього краю підшови, внаслідок чого виникає згинання пальців стопи (див. рис. 4.15). Підшовний рефлекс викликається краще, коли досліджуваний лежить на спині і його ноги дещо зігнуті. Можна проводити дослідження, поставивши досліджуваного на коліна на кушетку чи на стілець. Елементи рефлекторної дуги: сідничий нерв, V поперековий – I крижовий сегменти спинного мозку.

Периостальний рефлекс

П'ястно – променевий рефлекс. Викликається ударом молоточком по шилоподібному відростку променевої кістки (див. рис. 4.13). Реакція у відповідь – згинання руки в ліктьовому суглобі, пронація кисті й згинання пальців. При дослідженні рефлекса рука повинна бути зігнута під прямим кутом у ліктьовому суглобі, кисть дещо пронована.

При цьому кисті можуть лежати на стегнах досліджуваного, що сидить, або утримуватися лівою рукою досліджувача. Складові частини рефлекторної дуги: нерви – серединний, променевий, м'язово-шкірний; V-VIII шийні сегменти спинного мозку, які іннервують м'язи пронатори, плече-променевий м'яз, згиначі пальців, двоголовий м'яз плеча.

H-рефлекс розтягування (Хофмана) викликається у людини електричним подразненням у підколінній ямці (напругою до 30 В) – дія на великогомілковий нерв. Ефектор – камбалоподібний м'яз. Реєстрація електроміографічна (рис. 4.16).

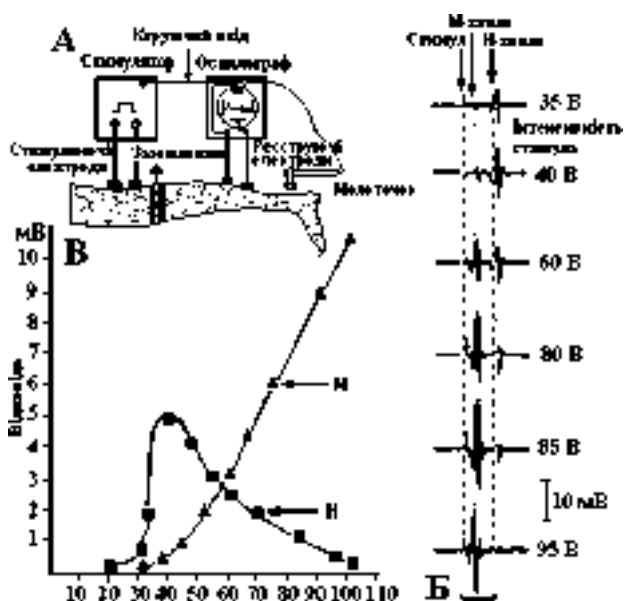


Рис. 4.16. Викликання і реєстрація H-рефлексів і T-рефлексів у людини.

А. Схема експериментальної установки. Молоточок з контактним перемикачем забезпечує викликання T-рефлекса в трьохголовому м'язі гомілки. Замикання контакту в момент удара молоточка запускає розвертання променя осцилографа, і відбувається електроміографічна реєстрація відповіді. Для викликання H-рефлекса, здійснюють подразнення великогомілкового нерва через шкіру прямкутними поштовхами струму тривалістю 1 мс. Стимул і відхилення променя осцилографа синхронізовано.

Б. Н-відповіді та М-відповіді при збільшенні інтенсивності стимула.

В. Графік залежності амплітуди Н-відповідей і М-відповідей (ордината) від інтенсивності стимула (абсциса) (за Р.Шмидт, Г.Тевс, 1985).

Міжсегментні рефлекси – приймають участь у локомоції (перехресні маятникоподібні). Викликаються в лежачому положенні сильним стисканням ахілового сухожилля або згинанням стопи однієї з кінцівок. Виявляється генетично зафіксована рухова програма акту ходьби.

Стовбур мозку

Особливістю будови головного мозку є те, що він об'єднує надсегментарні структури зі своєрідними структурно-функціональними особливостями. Це забезпечує керування життєдіяльністю цілісного організму й пристосувальну поведінку, а у людини – психічну діяльність.

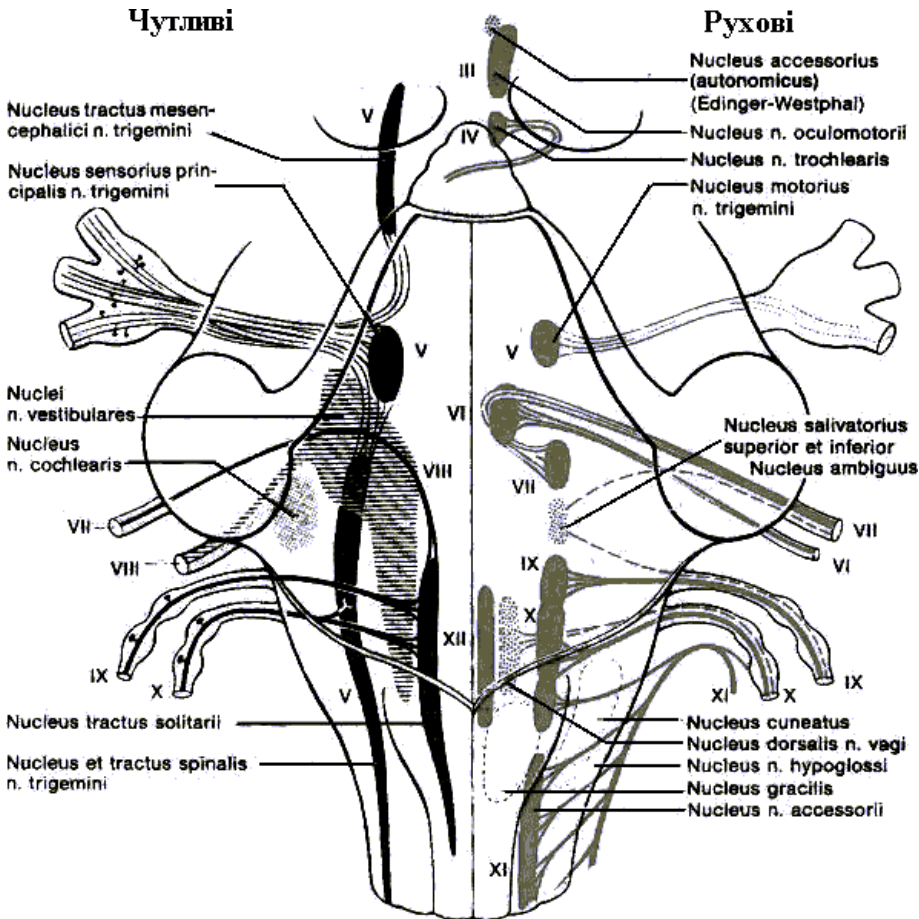
Головний мозок розвивається з переднього відділу мозкової трубки. Умовно його поділяють на чотири відділи:

- 1) задній мозок (довгастий мозок, міст і мозочок);
- 2) середній мозок (ніжки мозку й покрівля середнього мозку);
- 3) проміжний мозок (зоровий горб – таламус, гіпоталамус);
- 4) передній мозок (дві великі півкулі).

Довгастий мозок, міст і середній мозок об'єднуються під загальною назвою стовбура мозку.

Функції заднього мозку

Задній мозок – це найбільш древній відділ головного мозку, який ще зберігає деякі риси сегментарної будови первинної мозкової трубки. Проявом сегментарності є розташування в ньому 8 пар черепних нервів (V-XII пари) (рис. 4.17), а також забезпечення сегментарних рефлексів.



Ядра черепних нервів деякою мірою гомологічні центрам спинномозкових метамерів; вони пов'язані з різними черепномозковими центрами й низхідними шляхами спинного мозку (рис. 4.18).

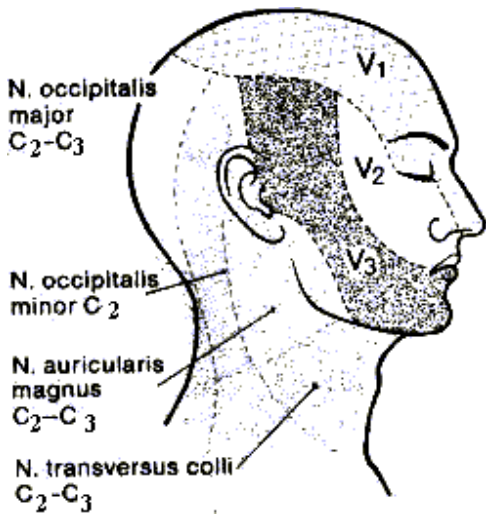
Функції заднього мозку (як і спинного) поділяють на дві групи: 1) провідникові, 2) рефлєкторні.

Провідникові функції пов'язані з низхідними й висхідними провідниковими шляхами спинного мозку, а також зі шляхами, що закінчуються (кортикоульбарний) і починаються (оливоспинальний, вестибулоспинальний, ретикулоспинальний) у довгастому мозку.

Рис. 4.17. Ядра черепних нервів (дорзальна проекція). Чутливі ядра зображено чорним кольором, рухові – сірим.

Рефлєкторні функції заднього мозку зумовлені діяльністю черепномозкових нервів (V-VII – міст, VIII-XII – довгастий мозок). Виключно руховими є VI, XI, XII пари. Решта ядер змішані: в їх складі є рухові, чутливі й вегетативні нейрони. Головними вегетативними структурами довгастого мозку є ядерні утворення X пари (n.vagus), у меншій мірі VII і IX пар, а також ядерні утворення ретикулярної формації (РФ) (гіганто-целюлярне, дрібноклітинне й латеральне ядра).

Рис. 4.18. Шкірна іннервація голови та шиї гілками трійчастого нерва та нервами, які походять із верхніх шийних сегментів спинного мозку.



надходять різними аферентними шляхами, а також завдяки хемочутливості. В умовах клінічної патології (наприклад, при порушенні лікворотоку) подразником може бути й підвищений внутрішньочерепний тиск. **Ці два центри є життєво-необхідними.**

3. Травний центр (його бульбарна частина) забезпечує первинну переробку їжі шляхом жування (V), смоктання (V, VII, IX), ковтання (V, VII, IX, X), слиновиділення (VII, IX); регулює моторику шлунка та кишечника (X), секрецію шлункового соку, соку підшлункової залози, активність секреторних клітин печінки та виділення жовчі (X, РФ).

4. Центри захисних рефлексів: мигання (III), чихання (IX, X, XI), секреції бронхіальних залоз, кашлю (IX, X, XI), ікання (n.phrenicus), блювання (X).

5. Центри рухових рефлексів, які є аналогами сегментарних спинальних (пов'язані з ядрами VII, IX, XI, XII пар черепних нервів), забезпечують скорочення м'язів м'язів гортані, шиї, потилиці; у новонароджених – хоботковий рефлекс. Більшість цих рефлексів значущі для фонації та артикуляції.

6. Бульбарний центр м'язового тону структурно представлений латеральним ядром вестибулярної частини VIII пари (ядро Дейтерса), а також ядрами РФ (рис. 4.19). Від ядра Дейтерса починається вестибулоспинальний тракт, неперехрещений, прямує до передніх рогів спинного мозку, закінчується моносинаптично або через вставні нейрони на α - і γ -мотонейронах екстензорів.

У РФ стовбура мозку виділяють дві частини. Від мосту починається неперехрещений медіальний ретикулярний тракт. Від довгастого мозку починається латеральний ретикулоспинальний тракт; цей тракт складається як з перехрещених, так і неперехрещених волокон. Обидва тракти закінчуються в сірій речовині спинного мозку достатньо далеко від моторних ядер. Волокна від РФ довгастого мозку збуджують α - і γ -мотонейрони згиначів і гальмують мотонейрони розгиначів, тоді як волокна від мосту мають протилежну дію.

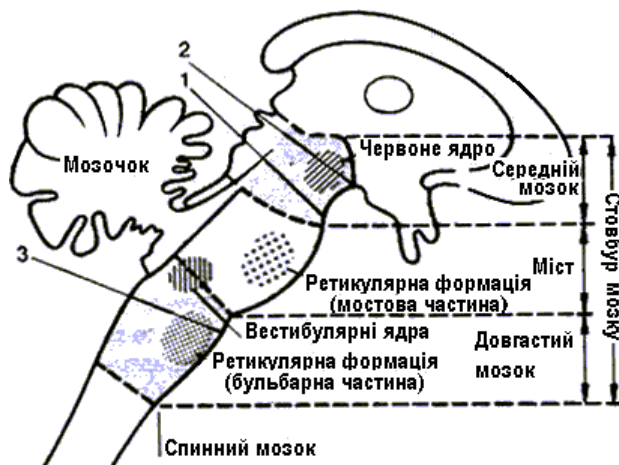


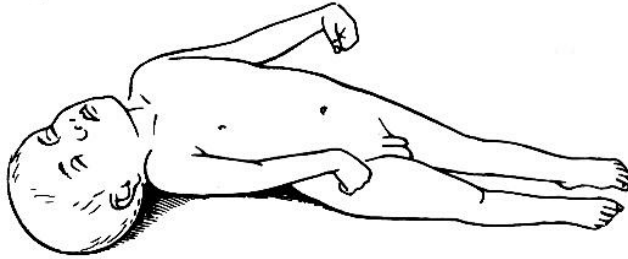
Рис. 4.19. Схема розташування рухових центрів у стовбурі мозку – у довгастому мозку, мосту та середньому мозку. У разі порушення зв'язків головного мозку з відділами, які розташовані нижче трьох ліній перерізки, отримують децеребровану тварину (1), мезенцефальну тварину (2), і спинальну тварину з високою перерізкою (3).

Функціональне призначення довгастого мозку в регуляції м'язового тону можна виявити в експериментах з децеребрацією. Поперечна перерізка стовбура мозку між довгастим і середнім мозком виконується інтерколікулярно – з таким розрахунком місця перетину, щоб червоні ядра середнього мозку залишилися вище лінії перерізки (головний мозок видаляється). Виникає стан **децеребраційної ригідності**. Полягає цей стан у

різкому підвищенні тону (гіпертонусі) м'язів-розгиначів кінцівок, тулуба, шиї. Характерною буде поза

тварини: передні й задні кінцівки, хвіст випрямлені, тулуб вигнуто дугою донизу, голова закинута назад. Стан децеребраційної ригідності може виникнути й у людини при пошкодженнях середнього мозку (рис. 4.20). Причина підвищення тону екстензорів пов'язана з переважаючим активуючим впливом вестибулоспинального тракту (збережені зв'язки від ядра Дейтерса) і виключенням впливу центрів середнього мозку (червоного та ретикулярних ядер) (рис. 4.21). Ригідність зникає у децереброваної тварини після перерізання задніх корінців спинного мозку. Пов'язано це з тим, що ригідність зумовлена γ -еферентною петлею за рахунок надходження імпульсів від γ -мотонейронів по γ -волокнах до інтрафузальних м'язових волокон м'язів екстензорів. Інтрафузальні волокна скорочуються, збуджуються рецептори ядерної сумки; імпульси чутливими Ia ($A\alpha$) волокнами у складі задніх корінців надходять у спинний мозок до α -мотонейронів, активують їх, що призводить до скорочення екстензорів. Така ригідність зветься γ -ригідністю.

Таким чином, децеребраційна ригідність має рефлекторну природу й обумовлена збудженням рецепторів вестибулярного апарату, пропріорецепторів м'язів шиї і пропріорецепторів великих розгиначів.



рефлекси зветься **шийними рефлексами**.

Рис. 4.20. Децеребраційна ригідність.

Децереброваним тваринам властиві тільки **статичні рефлекси**. Реалізуються такі рефлекси в нерухомому стані при змінах пози й тому зветься **рефлексами пози**.

Якщо тонус змінюється завдяки збудженню вестибулярного апарату, такі рефлекси зветься **лабіринтними тонічними рефлексами**. У разі збудження рецепторів м'язів шиї, такі позно-тонічні

Лабіринтні рефлекси на децереброваних тваринах вивчаються при фіксуванні голови до тулуба за допомогою гіпсової пов'язки, або після перетину задніх шийних корінців. Тварину переміщують у просторі.

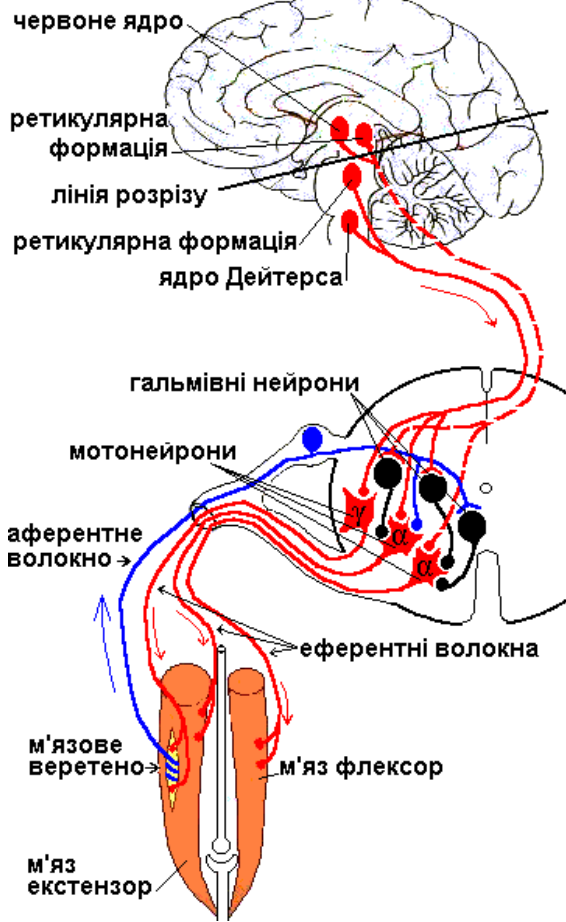


Рис. 4.21. Механізми розвитку децеребраційної ригідності.

При цьому відбувається зміна тонусу екстензорів усіх кінцівок: підвищення (при повертанні голови вгору на 45° відносно горизонтальної площини), або зниження (при нахилі на 45° донизу).

Шийні рефлекси вивчаються при зруйнуванні лабіринтів на децереброваних тваринах (рис. 4.22). Якщо після такого втручання голову тварини відкинути назад, тоді рефлекторно підвищується тонус розгиначів передніх кінцівок і знижується тонус розгиначів задніх кінцівок. При нахиленні голови донизу підвищується тонус розгиначів задніх кінцівок і знижується тонус розгиначів передніх кінцівок. При повороті голови праворуч підвищується тонус екстензорів правих кінцівок; при повороті ліворуч – тонус екстензорів лівих кінцівок. Це є проявом можливостей грубого перерозподілу тонусу між м'язами кінцівок.

До статичних рефлексів, що здійснюються у децереброваної тварини, належить також **компенсаторне установалення очей**. При повертанні голови вгору очні яблука опускаються донизу і, навпаки, при опусканні голови – доверху. Це теж є проявом перерозподілу тонусу. Його біологічне значення полягає у фіксації предмета в полі зору, але лише нерухомого.

Захисне значення мають згинальні шкіряні рефлекси. Вони полісинаптичні. Викликаються подразнен-

ням рецепторів шкіри (больових, температурних та ін.). Призначення таких – уникнути пошкоджуючого подразника.

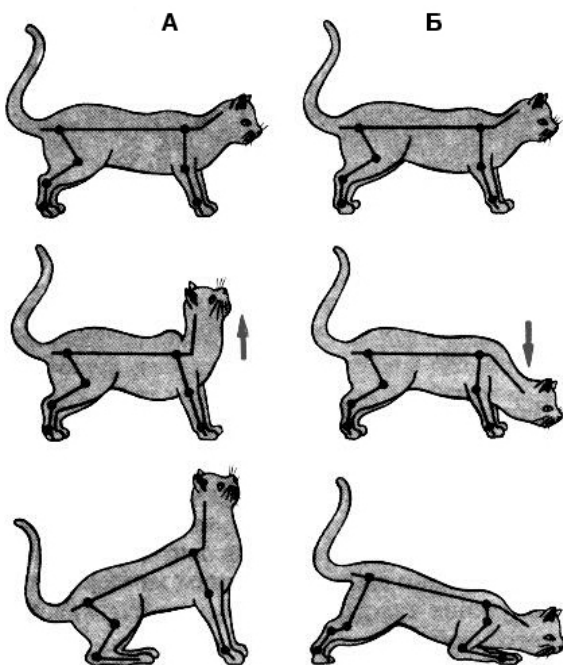


Рис. 4.22. Позні рефлекси у децереброваної тварини з видаленими лабіринтами.

А. Пасивне підймання голови (вказано стрілкою) супроводжується зменшенням тонусу розгиначів задніх кінцівок і підвищенням тонусу розгиначів передніх кінцівок.

Б. Пасивне нахилення голови (вказано стрілкою) викликає протилежний ефект.

Отже, якщо спинний мозок лише готує організацію протидії силі тяжіння на рівні окремих м'язів-розгиначів за механізмом γ -петлі, то задній мозок реалізує комплексне підвищення тонусу екстензорів тулуба і кінцівок як передумову антигравітації. Та за участю довгастого мозку ефективною антигравітації ще немає, оскільки відсутня рівновага. Якщо децеребровану тварину поставити на випрямлені кінцівки, то поза "стояння" підтримуватиметься лише при умові, що центр ваги буде проектуватися на площину опори, або якщо притулити такий препарат до стінки, тобто при наявності опори.

Значне підвищення тонусу м'язів шиї (подібно до стану децеребраційної ригідності) у людини виникає під впливом високого внутрішньочерепного тиску, тобто при безпосередньому механічному подразненні бульбарного центру м'язового

тонусу. Елементи ригідності розгиначів спостерігаються при деяких хореографічних та спортивних вправах ("спад назад" на перекладині, стійка балерини "на одному пальці", стійка спортсмена донизу головою на руках).

Функції середнього мозку

До середнього мозку належать наступні структури: червоне ядро, чорна речовина, покрівля середнього

мозку, голуба пляма, ретикулярна формація, III і IV пари черепних нервів, ніжки мозку.

Червоні ядра (ЧЯ) є моторними центрами – приймають участь у регуляції пози й м'язового тонусу а також рухів. У цих ядрах є певне топографічне представництво скелетних м'язів кінцівок з перевагою для дистальних груп. Від нейронів ЧЯ починаються руброспинальні тракти, волокна яких здійснюють перехрест Фореля і прямують у передніх стовпах спинного мозку, створюючи синаптичні зв'язки зі вставними нейронами. ЧЯ активують α - і γ -мотонейрони м'язів флексорів і реципрокно гальмують такі для м'язів екстензорів. ЧЯ мають прямі зв'язки з моторною корою, проміжними ядрами мозочка. ЧЯ виконують складну інтегративну функцію, яка забезпечує регуляцію м'язового тонусу, а також регуляцію рухів, що вже виконуються (у співдружності з мозочком).

Під впливом ЧЯ у мезенцефальній тварини зникає переважаюче збудження розгиначів, що забезпечує більш досконалий розподіл м'язового тонусу між флексорами й екстензорами на користь флексорів, тобто організується нормальний тонус.

За участю ЧЯ забезпечуються як статичні, так і статокінетичні рефлекси.

До **статичних** належать рефлекси випрямлення. Вони здійснюються при умові збереження середнього мозку, тобто в мезенцефальних тварин (перерізка вище середнього мозку). *Випрямлення полягає в здатності тварини відновлювати нормальне положення голови й тіла в просторі після надання йому неприродної пози.* Це ланцюгові рефлекси. Їх складові частини – лабіринтні й шийні рефлекси. Відновлення натурального положення тіла (наприклад, з пози лежачи на боку) починається з відновлення нормального положення голови тім'ям доверху, що відбувається завдяки збудженню рецепторів вестибулярного апарату. Ці рефлекси й мають назву **лабіринтних**. Далі відновлення нормального положення голови призводить до збудження пропріорецепторів шиї, що спричиняє відновлення нормального положення тулуба відносно голови. Такий рефлекс має назву **шийного випрямного**. Для здійснення рефлексів випрямлення має значення також подразнення рецепторів шкіри тулуба.

Важливою рисою рефлексів випрямлення є те, що провідну роль у них виконує голова, де розташовано апарати зору, слуху й нюху. У зв'язку з цим дистантні подразники можуть призводити до того, що тварина буде приймати оптимально пристосовану позу для їх сприйняття, отже й для підготовки до захисту або пошуку.

Статокінетичні рефлекси пов'язані з дією лінійних та куткових прискорень і проявляються зміною

м'язового тонусу з рухом у просторі.

До статокінетичних рефлексів відносяться:

Рефлекс повороту голови й очей – при повороті голови очі рухаються в протилежний бік, що є компонентом орієнтовної реакції для можливості більш тривалого зображення на сітківці.

Ністагм голови й очей – при обертанні всього тіла голова й очі повільно обертаються в протилежний бік (повільний компонент ністагму), а потім швидко – у напрямку обертання (швидкий компонент ністагму), що подовжує проєкцію образу на сітківці, але вже під час руху.

Ліфтні рефлекси полягають у збільшенні тонусу згиначів при лінійному прискоренні, спрямованому доверху, і підвищенні тонусу розгиначів при лінійному прискоренні руху донизу.

Саме цими рефlekсами (дещо разом із бульбарними рефlekсами пози) забезпечується падіння кішки з висоти з установкою на розігнуті напружені лапи. Елементи цих рефlekсів присутні при стрибках, під час бігу.

Покрівля середнього мозку (чотиригорб'я)

Ядра покрівлі пов'язані з орієнтувальними рефlekсами, які виникають у відповідь на зорові й слухові подразнення. Від ядер покрівлі започатковуються текто-спинальні шляхи.

Верхні горбики разом з ядрами III і IV пар черепних нервів беруть участь у здійсненні зорових рефlekторних реакцій (рухів очей, зіничному рефlekсі, конвергенції очних яблук, акомодатії). У зв'язку з цим вказані утворення вважаються **первинним зоровим центром**, як частина зорового аналізатора, за допомогою якого забезпечується певне зорове сприйняття.

Нижні горбики регулюють орієнтувальні рефlekси, які виникають на звукові подразнення і полягають у рухах вушної раковини, напруженнях барабанної перетинки, слухових кісточок. Вони мають назву **первинних слухових центрів**.

Як слухові, так і зорові первинні центри забезпечують виникнення **«сторожових»** рефlekсів (стартл-рефlekсів), які полягають у повороті голови у відповідь на адекватне подразнення центрів. Ці рефlekси дозволяють організму швидко реагувати на подразнення, які виникають зненацька та орієнтуватися при нових обставинах. При повторних, біологічно незначущих подразненнях вони швидко зникають – відбувається звикання.

Чорна речовина є нервовим центром, який координує рухові акти під час їжі, жування, ковтання, фонацію, тонкі маніпуляційні рухи в дрібних суглобах (пальців тощо), а також є центром регуляції пластичного тонусу мускулатури. Чорна речовина має двобічні зв'язки з базальними гангліями, червоними ядрами й ретикулярною формацією. Її роль зумовлена цими зв'язками, і перш за все, з базальними гангліями. В аксонних закінченнях нейронів чорної речовини, які контактують з нейронами базальних гангліїв, виділяється медіатор дофамін, котрий має суттєве значення для діяльності інших мозкових структур, особливо базальних гангліїв. При пошкодженні чорної речовини в зв'язку з дефіцитом дофаміну в синапсах базальних гангліїв відбуваються розлади, що призводять до пригнічення рухової активності, розвитуку ригідності м'язів і тремору (хвороба Паркінсона).

Чорній речовині властивий регуляторний вплив на вегетативні функції – потовиділення, слиновиділення, виділення шкірного жиру; впливає вона й на рівень енергетичного обміну, причетна до

регуляції сну.

Ядра черепних нервів

Ядро блокового нерва (IV пара). Розташоване на рівні нижніх горбиків чотиригорб'я. Його нейрони іннервують верхній косий м'яз ока.

Ядро окорухового нерва (III пара) розташоване на рівні верхніх горбиків. Аксони мотонейронів окорухового нерва іннервують верхній, нижній і внутрішній прямий і нижній косий м'язи ока, а також м'яз, що підіймає повіку.

У складі окорухового нерва містяться також еферентні прегангліонарні волокна парасимпатичних нейронів, котрі іннервують ціліарний м'яз і сфінктер зіниці.

Голуба пляма

Голуба пляма розташована в ділянці сільвійового водопроводу, складається з адренергічних нейронів, аксони яких закінчуються в різних відділах мозку (спинному, довгастому, мозочоку, гіпоталамусі, корі великих півкуль) і виділяють катехоламіни. Голуба пляма є поліфункціональним утворенням. Впливає на дихання (її ототожнюють із пневмотаксичним центром); на артеріальний тиск (як система управління судинним тонусом); як ділянка, що контролює стан сну й неспання, перш за все, парадоксальну фазу; як апарат активації зорової кори; як структура, що збільшує енергетичний обмін при стресових ситуаціях; як ділянка контролю вісцеральних й ендокринних функцій вцілому. Установлено впливи голубої плями на різні відділи центральної нервової системи – на клітини Пуркін'є мозочка, гіпокамп, кору великих півкуль та ін. Визначено контролюючі впливи на сегментарні реакції спинного мозку.

Загальна характеристика мезенцефальної тварини

Мезенцефальна тварина мало відрізняється від інтактної (тварини з неушкодженим мозком) стосовно м'язового тонусу й збереження пози.

Середній мозок забезпечує «правильну роботу» м'язів для досягнення певного результату й готує до поведінкових цілеспрямованих реакцій при несподіваних ситуаціях.

При обмежених електричних подразненнях деяких ділянок середнього мозку в мезенцефальній тварини може виникнути координоване крокування. Тобто, у середньому мозку виявлено локомоторну ділянку.

Як було відзначено в попередньому розділі, на рівні спинного мозку антигравітація не забезпечується. Генетично зафіксованими є лише окремі рефлекторні реакції, спрямовані на локальний захист та регуляцію тонусу й довжини окремих м'язів (відповідно місця подразнення). Хоча на міжнейронному рівні вже створено програми для забезпечення автоматизованих рухів (ходьба, чухання).

Роль заднього мозку полягає вже в створенні умов для антигравітації у вигляді статичних рефлексів пози, але ще без забезпечення рівноваги (табл. 4.1). Є тільки передумова антигравітації з грубим перерозподілом тонусу й утримання у полі зору нерухомого предмета.

Лише середній мозок забезпечує здійснення антигравітації з можливістю рухової орієнтації в просторі, тобто реалізацію програм, закладених на нижчих щаблях ЦНС.

Отже, при умові, що спинний мозок отримує сигнали не тільки від заднього мозку, але й від середнього, м'язова активність стає більш досконалою. Важливим є те, що антигравітаційна функція реалізується повністю завдяки забезпеченню рівноваги у випрямленому стані й відбувається підготовка до акту ходьби. Крім того, організм стає підготовленим до реакцій на дистантні подразники завдяки здатності відповідати на них. Щоправда, це лише стартл-рефлекси, тобто неспецифічні генералізовані орієнтовні реакції.

Таблиця 4.1

Порівняльна характеристика мезенцефальної та децереброваної тварини

Ознаки	Мезенцефальна тварина	Децеребрована тварина
Тонус м'язів	нормальний	порушений (стан ригідності)
Рівновага	збережена	відсутня
Притаманні рефлекси	випрямлення (тварина може стати на ноги) та статокінетичні	статичні позно-тонічні
Температура тіла	у стані спокою підтримується на постійному нормальному рівні	не підтримується сталість температури
Дихання	не порушено в стані спокою	не відповідає нормі (різке, глибоке, вдих зтягнутий)

Мозочок

Мозочок (М) (cerebellum) – надсегментарний відділ мозку, розташований позаду великих півкуль над довгастим мозком і мостом, лежить у задній черепній ямці. Анатомічно в мозочку виділяють середню частину – **черв'як** (vermis), розміщені по обидва боки від нього **півкулі** (hemispheria cerebelli) і бокові **флокуло-**

нодулярні частки (flocculus, nodulus).

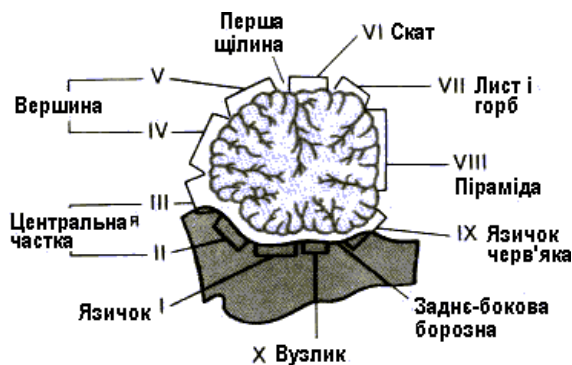
За Ларселом у мозочку виділяють десять часток I – X (рис. 4.23).

У філогенетичному плані М поділяють на 3 частини:

- 1) найдревніша частина М – архіцеребелум (archicerebellum) – клаптик (flocculus) і вузлик (nodulus);
- 2) стара частина М палеоцеребелум (paleocerebellum) – передня частка черв'яка (I-V), парафлокулярні доли, пірамідка, язичок;
- 3) найновіша частина М неоцеребелум (neocerebellum) – півкулі мозочка

У мозочку немає жодного специфічного центру, який був би властивий тільки цьому відділу мозку. Як одній з інтегральних структур мозку, мозочку належить вирішальне місце в **координації** довільних і мимовільних рухів, вегетативних і поведінкових функцій. Мозочок забезпечує оптимальну регуляцію статичних і статокінетичних рефлексів і взаємодію між ними (шляхом постійної корекції стану центрів). Зокрема, мозочок залучається до регуляції м'язового тону, пози, рівноваги; постійно забезпечує узгоджен-

ня в діяльності м'язів синергістів й антагоністів, особливо при здійсненні швидких рухів. При цьому мозочок діє як таймер, забезпечуючи тривалість і послідовність включення ефекторів та своєчасність заміни дії одних ефекторів на інші.



А

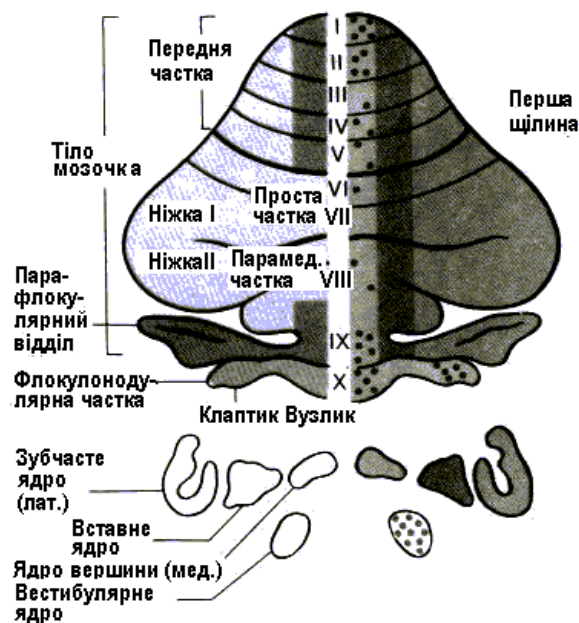


Рис. 4.23. Схема функціональної анатомії мозочка.

А. Сагітальний розріз мозочка мавпи (нумерація часток за Ларселом).

Б. Ліва половина: філогенетичний поділ мозочка на найдревнішу частину (клаптик і вузлик), стару частину (передня частка черв'яка (I-V), парафлокулярні доли, пірамідка, язичок і новий мозочок (півкулі мозочка)). Права половина: функціональний поділ мозочка на три поздовжні зони відповідно до проєкцій еферентних волокон від кори (тобто аксонів клітин Пуркін'є) на ядра. Корові та ядерні ділянки, які відповідають одне одному, позначено однаково.

Вагома роль мозочка в організації та ініціації рухових програм – складних рухових актів, які здійснюються на рівні автоматизованих [В.М.Мороз, 1983].

Причетний мозочок і до регуляції вегетативних функцій. Мозочком забезпечується узгодження рівня вегетативних функцій з біжучими потребами рухового апарату в процесі відносин з навколишнім середовищем. У цьому полягає адаптаційно-трофічна функція (Л.А.Орбелі).

Таким чином, функції мозочка можна поділити на 4 групи.

1. Регуляція тону м'язів, пози та рівноваги.
2. Координація рухів.

Узгодження між рефлексами пози і цілеспрямованими рухами. Корегування рухів, що виконуються.

3. Регуляція швидких автоматизованих рухів – створення програми та її ініціація.

4. Адаптаційно-трофічна функція – задоволення потреб працюючих органів шляхом залучення вегетативних центрів (дихального, серцево-судинного та ін.).

Свою дію мозочок здійснює через інші центри, як модулятор, впливаючи на них у значній мірі шляхом своєчасного загальмовування всього зайвого. Тому досить влучно цей відділ мозку порівнюють з діяльністю скульптора, який створює чудову форму, відкидаючи від брили мармуру все зайве.

Симптоми пошкоджень мозочка

Ілюстрацією функціонального значення мозочка можуть бути експерименти з частковим або повним його пошкодженням, а також клінічні спостереження ефектів пошкодження мозочка з випадінням його функцій.

Для **пошкоджень мозочка** найбільш характерні наступні симптоми.

1. Атаксія – порушення координації рухів. Головним виявом є порушення узгодження рухів у зв'язку з порушенням взаємодії між центрами антагоністичних рефлексів і несвоечасною зміною в кожному з них збудження й гальмування. Як наслідок, амплітуда й сила рухів втрачає відповідність з параметрами завдань. Рухи розмашисті, нерозмірні. Хода стає «півнячою», супроводжується високим підніманням стоп,

широким розставленням ніг (рис. 4.24, А). У ритмі ходи рухається голова, відбувається розхитування тіла в боки, хода «п'яна». Людина не може попасти в ціль: ложка не попадає до рота, із заплющеними очима важко попасти пальцем в кінчик носа.

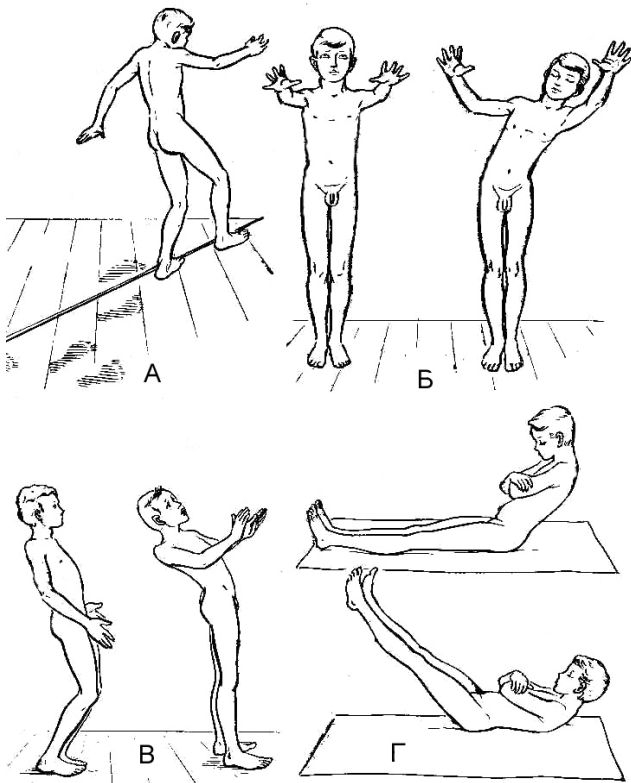


Рис. 4.24. Симптоми пошкодження мозочка.

А – атактична хода; **Б** – нестійкість у позі Ромберга; **В** – асинергія: при нахилу тулуба назад у хворого (праворуч) не відбувається співдружного згинання ніг у колінах; **Г** – асинергія: при спробі сісти з положення лежачи у хворого (знизу) відсутня співдружна фіксація ніг у горизонтальному положенні.

При дискоординації моворухових м'язів виникають розлади мови, які полягають у тому, що мова стає повільною, уривчастою, скандованою – хворий розмовляє складами, плутає наголос.

Порушення межі довільних рухів носить назву – **дизметрії**. Вона має дві різновидності симптомів. **Гіперметрія** – перебільшення межі рухів, коли кінцівка промахується при досягненні бажаної мети. **Гіпометрія** – дефіцит межі рухів, коли при рухах кінцівка зупиняється до досягнення мети. У клініці використовують спеціальні проби, які виявляють ці розлади. Серед них вказівна, пальце-носова, коліно-п'яткова (рис. 4.25).

Асинергія.

Полягає в порушенні координації між м'язами синергістами.

При рухах будь-якої частини тіла зміщується центр ваги й разом з ним проекція на площу опори. Мозочок рефлекторно регулює пересування центру ваги в протилежному напрямку. Ця синергія втрачається при пошкодженнях мозочка, що виявляється пробою Бабінського. Людині, що лежить на спині, пропонують сісти, не спираючись на руки. Якщо вплив М вимкнений, людина підіймає одночасно з тулубом ноги, та сісти не може, оскільки не може подолати ваги тулуба. Такий розлад виявляється й коліно-п'ятковою пробою.

Адідодохокінез. При пошкодженні М заміна будь-якого руху на протилежний відбувається повільно. Для виявлення атаксії пропонують швидко змінити пронацію кисті на супінацію. При цьому доводиться долати інерцію спокою на початку кожної фази та інерцію руху в кінці неї. При нормальній діяльності М інерція долається й зміна протилежних фаз відбувається швидко. Скорочення антагоністів починається завчасно під кінець попередньої фази для погашення інерції руху.

2. Астазія – порушення статичних рефлексів: установлювальних, пози. Звідси відсутність можливості підтримувати стійке положення, зберігати позу, втрата рівноваги, особливо з заплющеними очима (**дизеквілібрація**). Виявляється за допомогою симптома Ромберга. Спостерігається розхитування тулуба хворого, який стоїть із зімкнутими носками й п'ятами й опущеними руками; розхитування підсилюється, якщо хворий витягує руки вперед або заплющує очі.

3. Атонія – значне зниження тону м'язів. Іноді цей вид порушень проявляється **дистонією** – комбінацією гіпер- і гіпотону. Мозочок безперервно надсилає свої поправки на вплив ваги та інерції у вигляді імпульсів до моторних клітин передніх рогів спинного мозку й до рухових черепних ядер. Сума цих безперервних імпульсів мозочка є певною частиною імпульсів, котрі одержують мотонейрони як з периферії, так і з розташованих вище центрів.

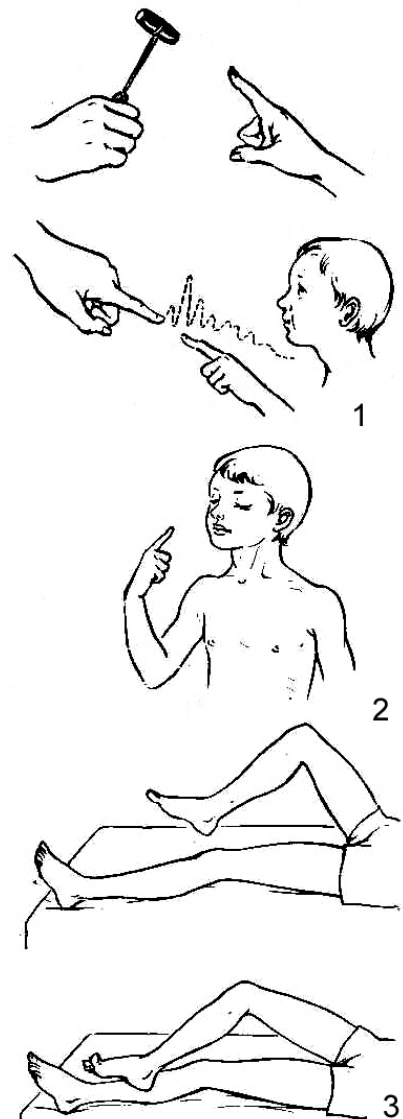


Рис. 4.25. Координаторні проби.

1 – вказівна; 2 – пальце-носова; 3 – коліно-п'яткова проба.

Таким чином, мозочок приймає участь у створенні тонусу смугастих м'язів, і тому при його вимиканні тонус знижується.

4. Астенія – м'язова слабкість (кволість). Цей розлад пов'язаний не тільки з порушенням координації рухів, але й з порушенням трофіки, живлення і обмінних процесів тканин, аж до важкого ступеня виснаження.

Підсумовуючи дані про виявлені нервові зв'язки мозочка та клінічні спостереження, слід трактувати призначення мозочка як функціонального відгалуження головної осі «кора великих півкуль – спинний мозок». З одного боку, у мозочку замикається сенсорний зворотний зв'язок, тобто він одержує копію аферентації, з другого боку, сюди ж надходить копія еферентації від рухових центрів. Перша сигналізує про біжучий стан регульованої перемінної, а друга дає уяву про необхідний кінцевий стан. Співставляючи перше й друге (функція компаратора), кора мозочка може розраховувати помилку, про яку сповіщає рухові центри через свої вихідні ядра. Таким чином мозочок безперервно корегує як довільні, так й автоматичні рухи.

Лекція 6. БАЗАЛЬНІ ЯДРА. РЕТИКУЛЯРНА ФОРМАЦІЯ. ТАЛАМУС

Базальні ядра (nuclei basales)

До базальних ядер (БЯ) належать:

- 1) хвостате ядро, n. caudatus
- 2) лушпина, putamen
- 3) біла куля, globus pallidus
- 4) чорна речовина, substantia nigra
- 5) субталамічна ділянка, regio subthalamica
- 6) огорожа, claustrum
- 7) мигдалеподібне тіло, corpus amygdaloideum

Хвостате ядро і лушпину віднесено до **neostriatum**, а білу кулю – до **paleostriatum**.

Neostriatum і paleostriatum разом зветься смугастим тілом, **corpus striatum**.

БЯ - додаткова до пірамідної кортикоспинальної система регуляції моторних функцій (стара її назва – екстрапірамідна система). Як і мозочок, БЯ не мають прямого зв'язку з мотонейронами й впливають на них через інші рухові центри.

БЯ отримують аферентні зв'язки від усіх ділянок кори великих півкуль, особливо від асоціативних і моторних; від таламусу й чорної субстанції (дофамінергічний шлях); еферентні зв'язки від стріатума більшістю через білу кулю прямують до чорної речовини, таламусу (вентрального переднього й вентрального латерального ядер) і до покрівлі середнього мозку. Є прямі зв'язки з моторною корою (рис. 4.26).

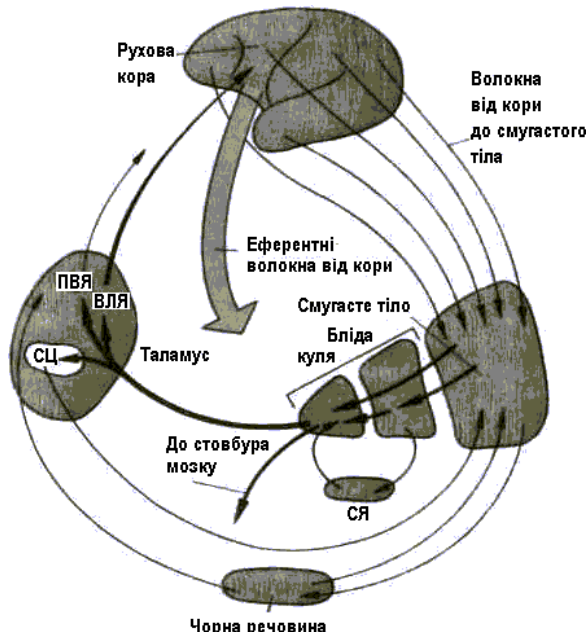


Рис. 4.26. Найважливіші аферентні, еферентні й внутрішні зв'язки базальних ядер. СЦ – серединний центр; ПВЯ – переднеventральне ядро; ВЛЯ – вентролатеральне ядро; СЯ – субталамічне ядро.

БЯ відіграють головним чином роль проміжної ланки в ланцюгові, який з'єднує моторні ділянки кори з рештою її ділянок. У цьому відношенні БЯ подібні до мозочка: БЯ, як і півкулі мозочка із зубчастими ядрами, можна вважати аферентними по відношенню до прецентральної моторної ділянки кори; як і мозочок, посилають сигнали до кори через ядра таламусу. Головними функціями БЯ є регуляція м'язового тонусу із значною перевагою гальмівних впливів; регуляція рухів; організація й реалізація рухових програм та інших поведінкових реакцій. Все це здійснюється з певною своєрідністю, зі значною питомою вагою гальмівних впливів (БЯ вважаються «гальмівним ситом» для кори мозку).

Головним призначенням БЯ є організація контролю

комплексних патернів рухів, здебільшого поведінкових, із впливом на інтенсивність, напрямок, послідовність різноманітних наступних і паралельних рухів для досягнення специфічних моторних наслідків, тобто певної мети. Отже, БЯ забезпечують загальний руховий фон, збагачують головний рух допоміжними, співдружними (розмахування руками під час ходьби, бігу, стрибків; жестикуляція при розмові). Механізм та призначення полягає в підвищенні рівня активності робочих центрів реципрокним шляхом, що забезпечує високу ефективність головного рухового акту.

БЯ регулюють скорочення дрібних м'язових груп і рухи в дрібних суглобах, забезпечуючи цілеспрямованість, влучність рухових актів. Саме втручанням БЯ забезпечується емоційне забарвлення