

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:

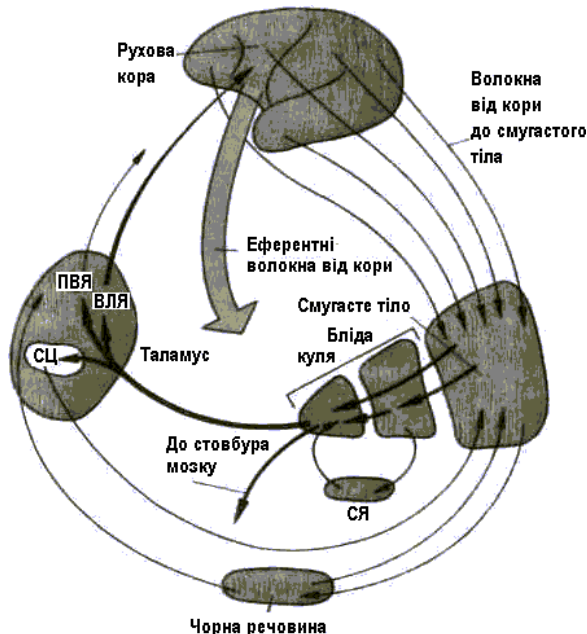
- 1) хвостате ядро, n. caudatus
- 2) лушпина, putamen
- 3) біла куля, globus pallidus
- 4) чорна речовина, substantia nigra
- 5) субталамічна ділянка, regio subthalamica
- 6) огорожа, claustrum
- 7) мигдалеподібне тіло, corpus amygdaloideum

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 – передньовентральне 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

обличчя (тобто міміки) та інтонації голосу (мови).

Завдяки регуляції м'язового тону за пластичним типом (на його подолання потрібне безперервне зусилля) забезпечується злитність, плавність та економічність рухів.

Участь БЯ у здійсненні рухових програм стосується впливів на їх формування, а також здійснення; на ініціацію та завершення, особливо для повільних рухових компонентів; нарешті – на запам'ятовування. За останніми даними БЯ належить важлива роль у переході від задуму (фази підготовки) до обраної програми дії (фази виконання).

Серед рухових програм, організованих за участю БЯ, є як генетично успадковані, так і придбані за умовнорефлекторним принципом тренування. Структурною основою для таких є петлі з залученням певних ядер стріарної системи, якими циркулює збудження. Наприклад, разом з моторними ділянками кори цикл лущини забезпечує складні рухи, що потребують попереднього навчання (письмо, гра на музичному інструменті та ін.). Цикл розпочинається в премоторних і додаткових моторних ділянках кори, поширюється в напрямку лущини до внутрішньої частини блідої кулі (повз хвостаті ядра), потім до таламусу й знов до кори мозку.

Є петлі за участю стріарних структур, які спонукають до їжі, пізнавальної діяльності, статевої поведінки та ін. Серед петель нижчого порядку – окуломоторна: від поля 8 фронтальної кори й 7 поля тім'яної – через хвостате ядро, бліду кулю, чорну речовину, верхні горбки чотиригорб'я. Ця петля контролює спрямовані рухи очей при загальмовуванні саккад.

Окремим структурам стріатуму властиве певне функціональне приурочення. Так, лущині властиве спонукування до їжової поведінки. Її подразнення викликає слиновиділення, зміни дихання, пошкодження спричиняє трофічні розлади шкіри й внутрішніх органів (гепато-лентикулярну дегенерацію). Бліда куля проковує їжову поведінку (жування, ковтання), орієнтовні реакції. Огорожа пов'язана з цибулиною й нюховою корою, причетна до організації орієнтовних реакцій на сенсорні стимули. Її руйнування призводить до втрати можливості розмовляти.

Хвостате ядро, роль якого виявляється головним чином у пригніченні палеостріатуму, а також кори й підкірки, гальмує безумовну та умовнорефлекторну поведінку. При пошкодженні неостріатуму мають місце розлади орієнтування у просторі, порушення пам'яті, щезання умовних рефлексів на тривалий термін, і утруднення їх вироблення. У людини, під час нейрохірургічних операцій, стимуляція хвостатого ядра порушує мовний контакт.

Серед медіаторів стріарної системи крім ДОФА (від чорної речовини) мають значення ацетилхолін і глутамат (від волокон кори), ГАМК (від хвостатих ядер), серотонін (від ядер шва), норадреналін (від голубої плями), а також ряд пептидів – тобто ціла низка синаптоактивних речовин. Саме тому замісна терапія  $\alpha$ -ДОФА не забезпечує повноцінного відновлення функцій при патологічних ураженнях стріарної системи.

Поширеною патологічною моделлю порушень БЯ є **синдром Паркінсона** (тремтливий параліч). Хворих з цією патологією легко впізнати за маскоподібним обличчям, відсутністю або різким зменшенням жестикуляції, обережною ходою мілкими кроками й тремтінням. При неврологічному дослідженні у цих хворих виявляються такі симптоми, як **акінезія, ригідність, постійне тремтіння, яке зникає лише уві сні, хробакоподібні рухи (атетоз)**. Суть акінезії полягає в тому, що хворий відчуває великі, а інколи непереборні труднощі при початку й завершенні рухів. **Ригідність** являє собою постійне збільшення м'язового тону за типом пластичної або воскоподібної ригідності, незалежно від того, у стані спокою чи руху перебувають суглоби. При пасивних рухах розслаблення ступінчасте (симптом зубчастого колеса) **Тремтіння спокою** більше проявляється в дистальних відділах кінцівок, зникає під час цілеспрямованих рухів і відновлюється після їх закінчення. У дрібних суглобах розвиваються хробакоподібні рухи.

З патофізіологічної точки зору акінезію слід розглядати як порушення програмування рухів.

Синдром Паркінсона пов'язують головним чином з дефіцитом у постачанні дофаміну компактною частиною чорної речовини й, отже, порушенням у зв'язку з цим нігро-стріатних зв'язків. Саме недостатність дофаміну спричиняє надмірне збудження (розгальмовування) нейронів хвостатого ядра й підсилений його гальмівний вплив на палеостріарні структури. За використанням для замісної терапії  $\alpha$ -ДОФА (препарату дофаміну, здатного проникати через гемато-енцефалічний бар'єр) повністю проявів паркінсонізму не ліквідується. Мабуть крім дофаміну мають значення й інші медіатори – глутамат, ацетилхолін, пептиди тощо.

Проявом надмірної активності палеостріарних структур є гіперкінетичний синдром, пов'язаний з ураженням неостріарних структур (хвостатого ядра) і «перезбудженням» нижче розташованих (зокрема, блідої кулі). Характерним є надмірність рухової активності у вигляді постійно відновлюваних, неритмічних крупнорозмашистих рухів, у тому числі й подібних до свідомих (непосидючість, гримаси, смішлівість, неартикульована фонація, емоційна нестриманість). М'язовий тонус знижений з переважанням екстензорного. Уві сні ці розлади зникають.

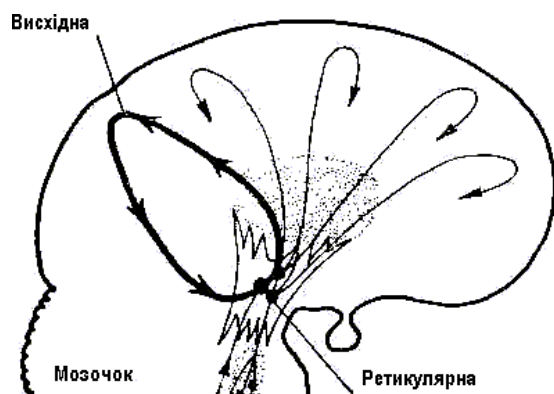
**Підсумовуючи значення БЯ в системі надсегментарних структур мозку, слід відзначити своєрідність співвідношень цього ядерного комплексу з корою як найвищої підкоркової надбудови. Стріато-коркові зв'язки, опосередковані через таламус, особливо розвинуті з**

**асоціативними полями лобової та скроневі кори.**

## Ретикулярна формація

**Ретикулярна формація** (РФ) (сітчастий утвір) являє собою комплекс структур мозку, що має велику протяжність. Починається від желатинної субстанції спинного мозку й закінчується неспецифічними ядрами таламусу. Термін запропоновано Дейтерсом. Клітини РФ, різної форми й розмірів, мають велику кількість відростків, які переплітаються між собою та утворюють велику кількість контактів (аксон на протязі 2 см утворює до 27000 синапсів). Під мікроскопом РФ нагадує сітку, що й стало основою для назви (лат. reticularis – сітчастий). Нейрони згруповані в 48 окремих ядрах, а також розташовані в складі багатьох структур стовбура та проміжного мозку.

Безпосереднього зв'язку з аферентними системами РФ не має. Але до неї надходить колатеральними шляхами уся чутлива інформація, яка прямує до таламусу. Характерною особливістю нейронів РФ є висока чутливість до дії хімічних речовин.



Функціонально РФ поділяють на дві частини – **низхідну** (еферентну) і **висхідну** (аферентну) (рис. 4.27).

**Рис. 4.27. Висхідна і низхідна частини ретикулярної формації**

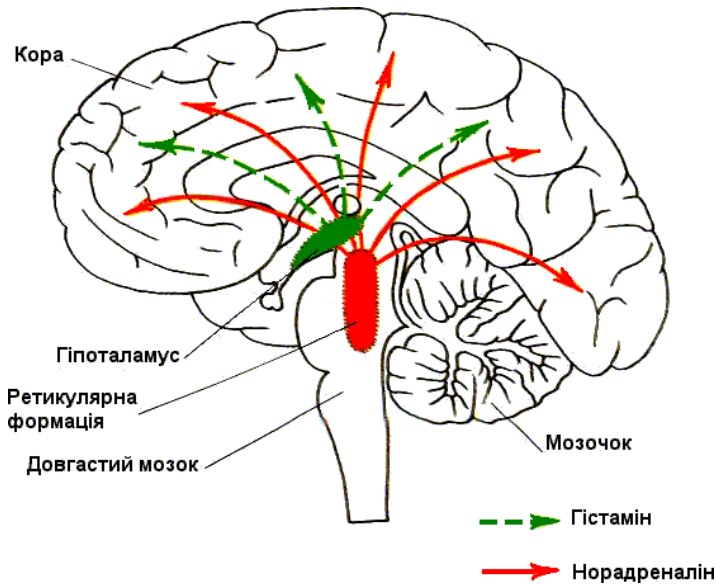
## Функції низхідного відділу ретикулярної формації

Низхідний відділ РФ представлений системою еферентних нейронів, аксони яких закінчуються синапсами на нейронах структур мозку, що розташовані нижче. В її складі є ядра, що забезпечують **регуляцію рухів і м'язового тонусу**.

Уперше вплив РФ на здійснення спинальних рефлексів було доведено І.М.Сеченовим (1863) у досліді на «таламічній» жабі.

У середині ХХ століття групою американських вчених під керівництвом Мегуна було встановлено, що **ретикулярні ядра гальмують спинальні рухові центри**.

**три.** Зокрема, було визначено пригнічення децеребраційної ригідності при подразненні ретикулярних ядер стовбура.



Окрім регуляції рухів, РФ впливає на ряд **вегетативних функцій**. Так, відомо, що до складу бульбарного дихального й кардіоваскулярного центрів входить значна кількість ретикулярних нейронів. Ретикулярні нейрони виявлено в складі слиновидільних ядер, а також ядер блукаючого нерва.

Таким чином, РФ приймає участь у здійсненні життєво важливих функцій – дихання й кровообігу, у регуляції діяльності системи травлення, обміну речовин, теплообміну та інших вегетативних функцій.

**Рис. 4.28. Активуєчий вплив ретикулярної формації та гіпоталамусу на кору головного мозку**

# Функції висхідного відділу ретикулярної формації

Висхідний відділ РФ є системою аферентних нейронів, які впливають на розташовані вище відділи мозку (рис. 4.28).

Вплив висхідного відділу РФ було вперше встановлено Г.Мегуном і Д.Моруцці (1949 р.). Електричне подразнення ретикулярних ядер стовбура за допомогою хронічно вживлених у мозок електродів відтворювало у сплячої кішки генералізовані зміни електричної активності кори мозку, властиві для активації, пов'язаної з неспанням. Повільні хвилі в складі електроенцефалограми (ЕЕГ) замінювались на швидкі, асинхронні. Такі зміни електричної активності мозку співпадали з реакцією пробудження тварини. Це стало приводом для того, щоб назвати висхідний відділ РФ «**висхідною активуючою системою**».

Для виконання ретикулярною формацією функцій надзвичайно важливе постійне підтримання її нейронів на певному рівні активності,

що забезпечується **надходженням імпульсів колатераліями від провідникових шляхів і мозкових центрів**.

Ще однією суттєвою характеристикою ретикулярних нейронів є їх підвищена хемочутливість до різних гуморальних агентів – медіаторів та інших фізіологічно активних речовин а також фармакологічних речовин. Усе це важливо для виконання РФ функцій, пов'язаних з підтриманням гомеостазу.

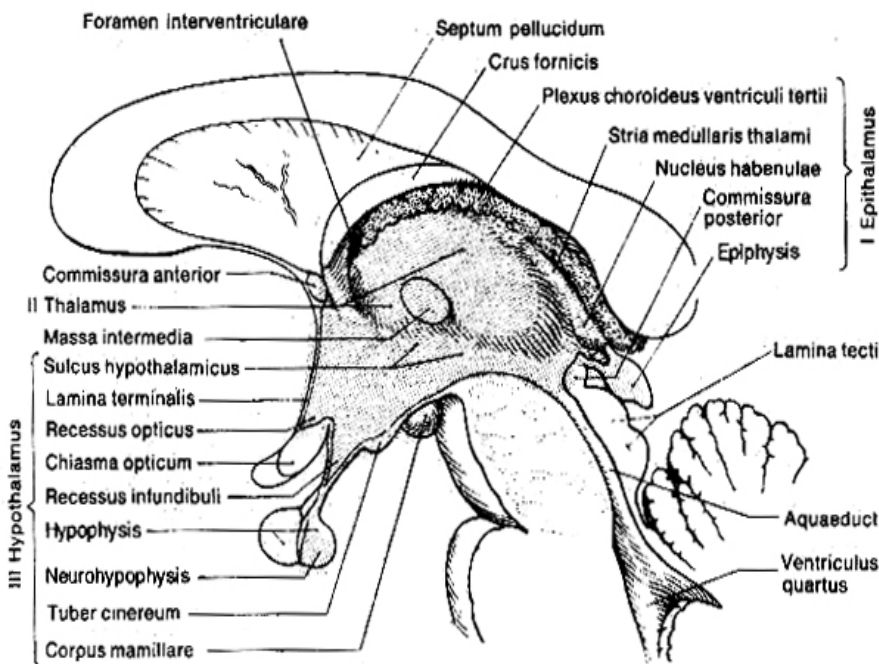
**Отже, ядра РФ приймають участь у забезпеченні багатьох функцій, соматичних та вегетативних; у певній мірі – і в рузовій діяльності теж.**

## Таламус

**Таламус** (Т), зоровий горб (thalamus) – велике парне скупчення сірої речовини в бокових стінках проміжного мозку по боках III шлуночка (рис. 4.29, 4.30). Білими прошарками сіра речовина Т поділяється на окремі ядра, що носять назву залежно від їх топографії – переднє, центральне, медіальне, латеральне та ряд вентральних. Усього в Т виділяють близько 40 ядер. Функціонально ядра Т поділяють на три великих групи: **релейні, асоціативні** (ці дві групи відносять до специфічних) і **неспецифічні**.

## Функції релейних ядер

Релейні ядра Т входять до складу специфічних чутливих шляхів. У них відбувається перемикання всіх видів сенсорної інформації крім нюхової



**Рис. 4.29. Проміжний мозок у сагітальному плані.**

(зорової, слухової, тактильної, смакової, больової, пропріоцептивної, інтероцептивної). Аксони нейронів цих ядер прямують до відповідних проєкційних ділянок кори. Гальмівний вплив кори на таламус дозволяє забезпечити оптимальну передачу до кори найважливішої інформації.

Прикладом релейних ядер можуть бути **латеральні й медіальні колінчасті тіла**. Латеральні колінчасті тіла є вищими підкорковими центрами зору. Аксони нейронів цих ядер прямують до зорових ділянок кори (потиличних часток). Медіальні колінчасті тіла, підкоркові центри слуху, надсилають свої аксони в слухові

ділянки кори (скроневі частки).



До релейних ядер відносять також **задні вентролатеральні й вентромедіальні**. До них надходить імпульсація від рецепторів шкіри й м'язів (відповідно тулуба й кінцівок до латерального, від голови – до медіальних) після перемикання в ядрах Голя й Бурдаха, а також по спиноталамічному шляху від аферентів тригемінальної системи. У свою чергу, одержану інформацію вони передають у соматосенсорну ділянку кори великих півкуль (постцентральну закрутку). До цих же таламічних ядер надходять імпульси від інтерорецепторів.

Ділянки шкірної чутливості в релейних ядрах перекриваються з ділянками інтероцептивної чутливості, чим пояснюється феномен **«відбитих болей»**. Відбиті болі проявляються больовими відчуттями в певних ділянках шкіри при ураженнях внутрішніх органів (рис. 4.31). Так, при пошкодженні шлунка можуть виникати болі навкруг



Рис. 4.30. Проміжний мозок у фронтальному плані.

пупка; при пошкодженні печінки – зубний біль; при захворюваннях серця – біль під лівою лопаткою. Вперше діагностичне значення ділянок шкіри, у котрих при захворюваннях внутрішніх органів з'являються відбиті болі, оцінив російський терапевт

Г.А.Захар'їн (1889), а детально описав англійський невропатолог Г.Гед (H.Head) у 1893-1896 рр.; тому вони мають назву **ділянок Захар'їна – Геда**.

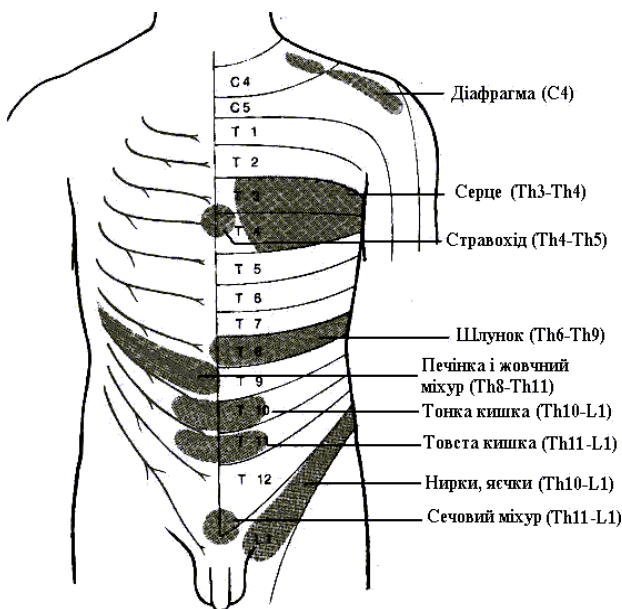


Рис. 4.31. Ділянки Захар'їна-Геда.

**Релейні ядра формують відчуття** певної природи й локалізації, але не дають можливості оцінки джерела подразнення, тобто оцінки подразника.

### Функції асоціативних ядер

Кожне асоціативне ядро одержує імпульси від декількох релейних ядер. До цих ядер надходить інформація вже частково опрацьована в самому таламусі. Асоціативні ядра мають у своєму складі значну кількість полімодальних нейронів, на яких відбувається конвергенція імпульсів від різних чутливих полів через посередництво ядер релейних. Це забезпечує наступний етап опрацювання інформації в таламусі, після чого сигнали надходять в **асоціативні ділянки кори великих півкуль**. На цьому рівні відбувається завершуючий етап опрацювання з формуванням образу.

До асоціативних ядер Т відносяться **латеральні ядра**, котрі передають імпульси в тім'яну частку кори; **медіодорзальні ядра**, які надсилають імпульси в лобні частки кори; **подушка** – латеральна її частина передає імпульси до асоціативної зорової зони в потиличній корі, а медіальна частина зв'язана зі слуховою асоціативною ділянкою в скроневій частці.

При пошкодженні специфічних ядер (зокрема вентробазальних) спостерігаються зміни чутливості. Так, при надмірному збудженні цих ядер підсилюється чутливість шкіри (**гіперестезія**), підвищується больова чутливість (**гіпералгезія**), а також можуть мати місце спотворення чутливості, коли при неболь-

ових подразненнях виникає відчуття гострого болю (*гіперпатії*). Доторкування до поверхні шкіри може викликати відчуття паління. При надмірному збудженні таламічних ядер відчуття стають погано локалізованими: укол пальця викликає відчуття болю в усій руці. Виключення таламічних ядер призводить до зниження шкірної й больової чутливості – *анестезії й аналгезії*.

## Функції неспецифічних ядер таламусу

До неспецифічних ядер відносять *інтраламінарні, центральне, медіанний центр*. Багато з них належать до ретикулярної формації. Волокна ретикулярних нейронів створюють сітку, яка з'єднує між собою різні структури мозку. Більша частина неспецифічних ядер не має прямих зв'язків з корою великих півкуль, а ті, котрі мають (вентральне переднє, ретикулярне), надсилають свої волокна дифузно в різні ділянки кори. Сигнали зі спинного мозку доходять до цих ядер палео-спино-таламічним трактом і непрямо – спино-ретикулярним. Їх роль є модулюючою, тобто регулюючою рівень активності всіх коркових ділянок.

Неспецифічні ядра мають зв'язки між собою, з асоціативними й переключаючими ядрами Т, з гіпоталамусом, лімбічними структурами та іншими підкорковими утвореннями. Важливо, що неспецифічні ядра Т не проводять аферентації певної модальності (звідси їх назва). До них надходять сигнали головним чином з ретикулярної формації стовбура мозку, що пояснює їх участь у регуляції загального рівня активності мозку, а також причетність до змін стану сну на неспання.

Імпульсація, що надходить по неспецифічній висхідній системі таламусу, підтримує рівень збудливості нейронів кори, необхідний для збереження свідомості. Волокна неспецифічних ядер Т закінчуються в усіх шарах кори. Крім того, неспецифічні ядра Т забезпечують орієнтувальні реакції, що швидко виникають і важливі для організації концентрованої уваги й робочого настроювання організму.

**Таким чином**, таламус здійснює наступні функції.

1. *Переключення всієї сенсорної аферентації (окрім нюхової), що прямує до вищих відділів мозку й забезпечення розпізнавання модальності подразнення без біологічної оцінки.*
2. *Опрацювання сенсорної й моторної інформації.*
3. *Участь у міжцентральному взаємодіях.*
4. *Регуляція рівня збудливості різних відділів мозку, у тому числі кори великих півкуль і звідси – участь у зміні сну й неспання, в організації уваги, робочого настроювання організму.*
5. *У таламусі є також несенсорні ядра, котрі перемикають імпульси від різних відділів ЦНС на моторну кору в зворотньому напрямку (вентролатеральне ядро – двобічний зв'язок з мозочком, переднє бокове вентральне ядро – для базальних ядер та ін.).*

## Лекція 7. ГІПОТАЛАМУС. ЛІМБІЧНА СИСТЕМА. ЕМОЦІЇ. АВТОНОМНА (ВЕГЕТАТИВНА) НЕРВОВА СИСТЕМА

### Гіпоталамус

Гіпоталамус (Г) – філогенетично старий відділ проміжного мозку, який відіграє важливу роль у підтриманні сталості внутрішнього середовища й забезпеченні інтеграції функцій вегетативної, ендокринної та соматичної систем.

У гіпоталамусі виділяють декілька десятків ядер, які топографічно утворюють п'ять груп: *преоптична, передня, середня, зовнішня, задня*.

Гіпоталамус рясно кровообезпечується (2600 капілярів/мм<sup>2</sup>, при тому що для кори тільки 400).

Більшість ядер Г мають нечітко виділені межі й, за малим виключенням (супраоптичне й паравентрикулярне ядра), їх не можна розглядати як центри з вузькою локалізацією специфічних функцій. Більш перспективним є поділ Г на ділянки, які володіють певною функціональною специфікою. Наприклад, деякі ядра преоптичної й передньої груп об'єднуються в *гіпофізотропну* ділянку, нейрони якої продукують *рилізінгфактори (ліберіни) й* інгібіруючі фактори (*статини*), котрі регулюють діяльність передньої частки гіпофіза – *аденогіпофіза*.

Середня група ядер формує *медіальний Г*, де є своєрідні нейрони-датчики (хемо-, термо-, осморорецептори), які реагують на зміни внутрішнього середовища організму (температуру крові, водно-електролітний склад плазми, вміст гормонів у крові). Через нервові й гуморальні механізми медіальний Г керує діяльністю гіпофіза.

У *латеральному Г* нервові клітини розташовані дифузно, без організації ядер. Через латеральний Г проходять провідникові шляхи (медіальний пучок переднього мозку) до верхнього й нижнього відділів стовбура мозку.

### Регуляція вегетативних функцій

Гіпоталамус є важливим *інтегративним центром вегетативних, соматичних й ендокринних функцій*, який відповідає за реалізацію складних гомеостатичних реакцій і входить в ієрархічно організовану систему відділів головного мозку, які реалізують вісцеральні функції з забезпеченням гомео-

*стазу. Г вважається вищим вегетативним центром, який забезпечує вегетативний компонент поведінкових реакцій.*

До регуляції вегетативних реакцій за участю Г залучається ціла система центрів, які представлено на всіх рівнях головного мозку. Г є одним з рівнів даної системи, і це багато в чому визначає складність й адаптивний характер вегетативних реакцій, які він регулює.

### Терморегуляторна функція гіпоталамусу