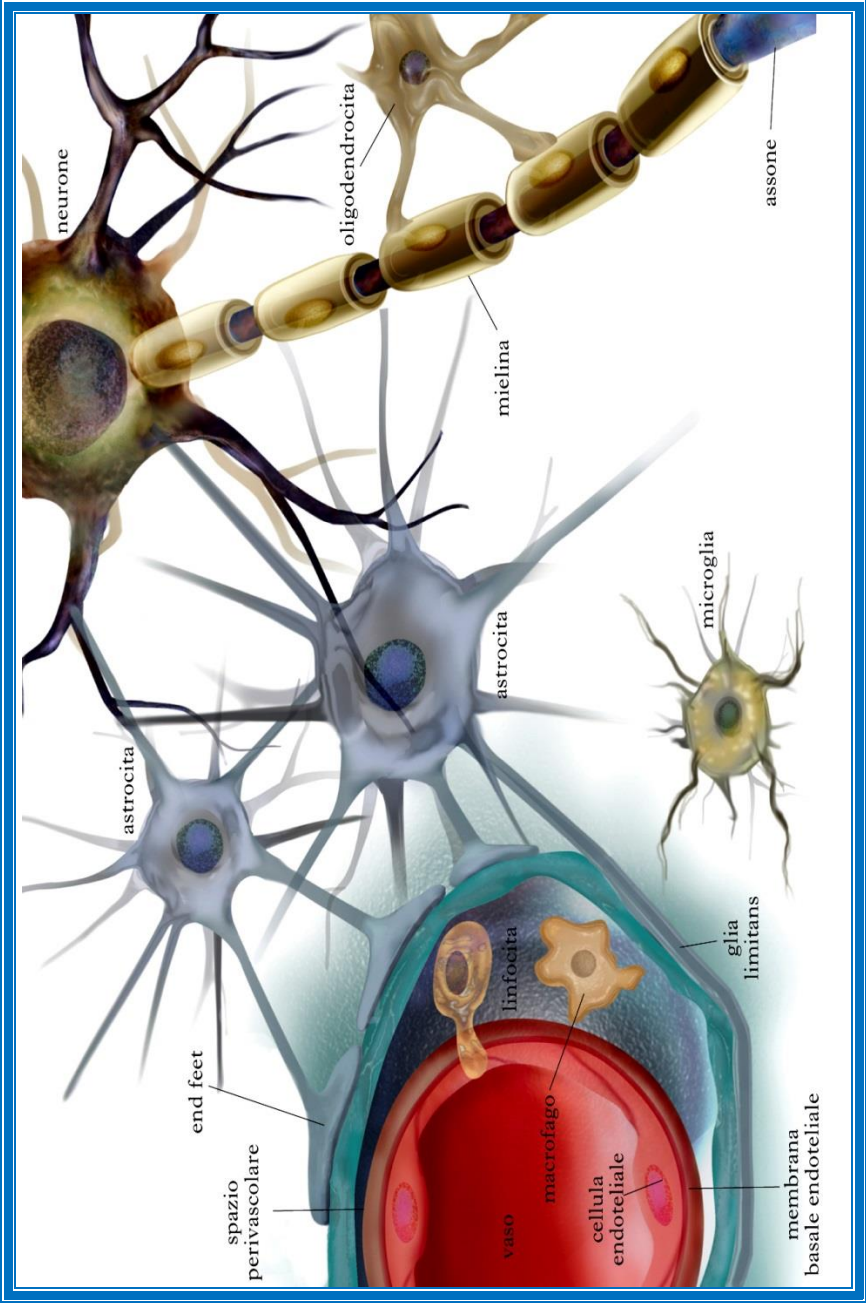


БОЯРЧУК О. Д.



АНАТОМІЯ ТА
ЕВОЛЮЦІЯ
НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ



Міністерство освіти та науки України
Державний заклад
«Луганський національний університет
імені Тараса Шевченка»

Кафедра анатомії, фізіології людини
і тварин

О. Д. Боярчук

АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

*Підручник для студентів
вищих навчальних закладів*

Луганськ
ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка»
2014

УДК 611.8(016)
ББК 28.706.99р3
Б86

Рецензенти:

- Чернобровкін В. М.** – доктор психологічних наук, професор, завідувач кафедри психології ДЗ «Луганський національний університет імені Тараса Шевченка».
- Виноградов О. А.** – доктор медичних наук, професор завідувач кафедри анатомії, фізіології людини і тварин ДЗ «Луганський національний університет імені Тараса Шевченка».
- Спринь О. Б.** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології людини та імунології Херсонського державного університету

Боярчук О. Д.

Б86 Анатомія та еволюція нервової системи: підруч. для студ. вищ. навч. закл. / О. Д. Боярчук ; Держ. закл. «Луган. нац. ун-т імені Тараса Шевченка» – Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2014. – 395 с.

У даному підручнику розглядаються питання анатомії центральної нервової системи, еволюції та онтогенезу нервової системи. Матеріал підручника спрямований на формування у студентів стійкої матеріальної бази для розуміння складної будови нервової системи, що знадобиться при вивченні психічних проявів діяльності мозку. Підручник адресується студентам вищих навчальних закладів, що вивчають дисципліни біологічного напрямку або які спеціалізуються в області психології.

*Рекомендовано до друку Навчально-методичною радою
Луганського національного університету
імені Тараса Шевченка
(протокол № 10 від 4 червня 2014 року)*

**УДК 611.8(016)
ББК 28.706.99р3**

©Боярчук О. Д., 2014
©ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2014

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	6
КОРОТКИЙ ІСТОРИЧНИЙ НАРИС.....	13
Історія розвитку нейробіології в Україні....	39
<i>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....</i>	69
Модуль А	
РОЗДІЛ 1. АНАТОМІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ.....	71
Загальні уявлення про ЦНС.....	71
Нейроглія.....	74
Нейрон.....	81
Нервове волокно.....	86
Синапс.....	90
Рефлекторна дуга.....	93
Спинний мозок.....	95
Головний мозок.....	106
Довгастий мозок.....	107
Ретикулярна формація.....	113
Задній мозок.....	115
Четвертий шлуночок.....	127
Середній мозок.....	130
Проміжний мозок.....	135
Кінцевий мозок.....	148
Лімбічна система.....	177
Органи чуття.....	189
Орган зору.....	190
Орган слуху.....	211
Орган рівноваги.....	224
Орган смаку.....	227
Орган нюху.....	229
Шкіра.....	232
Пропріоцепція та інтероцепція.....	245

Автономна нервова система.....	251
Симпатична нервова система.....	256
Парасимпатична нервова система.....	261
Метасимпатична нервова система.....	264
Периферійна нервова система.....	267
<i>ПИТАННЯ ДО САМОКОНТРОЛЮ.....</i>	<i>274</i>
<i>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....</i>	<i>276</i>
РОЗДІЛ 2. ОНТОГЕНЕЗ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ.....	278
Пренатальний період онтогенезу нервової системи.....	279
Постнатальний період онтогенезу нервової системи.....	284
Ріст та розвиток спинного мозку.....	285
Ріст та розвиток довгастого мозку та мосту.....	293
Ріст та розвиток мозочка.....	297
Ріст та розвиток середнього мозку.....	299
Ріст та розвиток проміжного мозку та базальних ядер.....	305
Розвиток великих півкуль головного мозку.....	309
<i>ПИТАННЯ ДО САМОКОНТРОЛЮ.....</i>	<i>314</i>
<i>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....</i>	<i>315</i>
РОЗДІЛ 3. ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ.....	317
Загальний філогенез нервової системи.....	318
Філогенез нервової системи у Безхребетних.....	327
Філогенез нервової системи у Хребетних.....	339
<i>ПИТАННЯ ДО САМОКОНТРОЛЮ.....</i>	<i>357</i>
<i>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....</i>	<i>358</i>
ЗАКЛЮЧНІ ЗАУВАЖЕННЯ.....	360

ПИТАННЯ ДО МОДУЛЬНОГО КОНТРОЛЮ...	365
ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ.....	367
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК.....	377
ВІДПОВІДІ ДО ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ.....	394

ПЕРЕДМОВА

Педагогічний досвід показує, що найголовнішою умовою вдосконалення освіти в таких галузях, як біологія, педагогіка, психологія й фізичне виховання є якомога більш раннє профілювання процесу навчання, позаяк у системі підготовки фахівців із вищою освітою у цих галузях знання анатомії нервової системи посідає важливе місце. Це цілком зрозуміло, тому що вивчення будови й функцій нервової системи людини, і в першу чергу головного мозку, є неодмінною умовою не тільки для розуміння процесів життєдіяльності людини, але й для формування адекватних способів впливу на її організм, застосовуваних і в педагогічній практиці, і з метою психологічної корекції.

Нейроанатомія як наука і як навчальна дисципліна містить величезний фактичний матеріал. Це й спонукало до написання цього підручника з анатомії й еволюції нервової системи людини, у якому зроблена спроба коротко й

доступно викласти основи анатомії нервової системи з урахуванням сучасних досягнень науки.

При вивченні анатомії нервової системи, особливо на початкових етапах професійної підготовки, надзвичайно важливо усвідомити функціональний взаємозв'язок різних анатомічних структур. Це дозволяє сформулювати уявлення про цілісність нервової системи і її величезну роль у комунікативних взаєминах. Відомо, що в основі поведінки людини, як і поведінки всіх інших живих істот, лежить задоволення різних потреб, які значною мірою визначаються будовою й функціональними можливостями їх власного організму. Задоволення потреб живої істоти, які дозволяють їй вижити й залишити життєздатне потомство, означає її успішну адаптацію до умов існування. У взаємодії із довкіллям кожний організм виробляє адаптаційні форми поведінки, які в переважній більшості тварин і людини здійснюються за найбезпосереднішої участі нервової системи.

Знання анатомії нервової системи необхідні і для біологів, і для вчителів, і для психологів. У силу характеру своєї професійної діяльності вчителі й психологи здатні впливати на психіку дитини або дорослого, відтак, ознайомившись із основами анатомії нервової системи, вони будуть спроможні надалі самостійно поглиблювати знання в цій галузі.

При складанні підручника були взяті до уваги специфіка існуючої програми з анатомії людини для студентів – майбутніх біологів, педагогів, психологів і фахівців фізичного

виховання, зменшення кількості навчальних годин з цього курсу. Проте у курсі анатомії та еволюції нервової системи людини студенти повинні ознайомитися з усім, що дотепер відомо про будову центральної, периферичної і вегетативної нервової систем, органів чуття, а також про будову нервової системи на мікроскопічному рівні, але з більш або менш обмеженням деталей, які не мають істотного значення для освіти фахівців із біології, педагогіки, психології і фізичного виховання. У підручнику анатомічний опис будови нервової системи раціонально поєднується з описом психофізіологічних особливостей її функціонування. Тому для психолога так само важливе вивчення анатомії нервової системи. Не маючи у своєму розпорядженні знань про її будову й розвиток, неможливо розібратися у всьому різноманітті функціональних проявів організму людини, включаючи різні форми психічної діяльності.

При викладанні анатомічного матеріалу особлива увага приділяється розкриттю принципів системної структурно-функціональної організації мозку, що відіграє важливу роль у розумінні становлення функціональних можливостей центральної нервової системи в процесі росту й розвитку дітей і підлітків.

Грунтовно висвітлені у підручнику питання онто- і філогенезу нервової системи, розглянуті основні закономірності її еволюції. Сприйняття навчального матеріалу істотно полегшуватиметься завдяки численним малюнкам і схемам.

Відповідно до модульно-кредитної системи організації навчального процесу у Луганському національному університеті імені Тараса Шевченка курс «Анатомія та еволюція нервової системи» має один змістовий модуль, який включає в себе лекційну, практичну, а також самостійну частини. Лекційна частина має на меті розкрити основні теоретичні положення тем курсу з метою їх подальшого більш глибокого обговорення на лабораторних і семінарських заняттях та допомогти студентам в роботі над модулем самостійної роботи.

Курс «Анатомія та еволюція нервової системи» викладається для студентів спеціальностей «Психологія» та «Практична психологія» на I курсі Інститута психології та педагогіки на денному та заочному відділеннях. На вивчення курсу виділяється:

- на денному відділенні – 72 години (14 годин – лекції, 12 годин – практичні роботи, 46 годин – самостійна робота);

- на заочному відділенні – 72 години (4 години – лекції, 2 години – практична робота, 66 годин – самостійна робота).

Вивчення курсу закінчується підсумковою формою контролю у вигляді іспиту.

Цей підручник створено як спеціальний курс із анатомії нервової системи людини для студентів психологічних і педагогічних спеціальностей, він також може бути корисним і для підготовки студентів біологів.

ЗМІСТОВІ МОДУЛІ КУРСУ “АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ”

Змістовий модуль I *для денного відділення*

“Загальні уявлення про анатомію та еволюцію НС”

Лекційний модуль

1. Загальний план будови нервової системи.
2. Головний мозок.
3. Лімбічна система.
4. Автономна нервова система.
5. Еволюція нервової системи.

Практичний модуль

Практичні заняття:

1. Довгастий мозок і міст: будова та розвиток.
2. Будова та розвиток середнього мозку і мозочка.
3. Будова та розвиток проміжного мозку.
4. Будова та розвиток сірої речовини кінцевого мозку.
5. Будова та розвиток білої речовини кінцевого мозку.
6. Загальний план будови головного мозку.

Семінарські заняття:

1. Онтогенез та еволюція нервової системи.

Модуль самостійної роботи

1. Захисні структури головного й спинного мозку; внутрішнє середовище ЦНС і особливості кровопостачання головного мозку.
2. Спинний мозок: будова, еволюція.
3. Провідні шляхи центральної нервової системи.
4. Поняття про аналізаторні системи організму.
5. Слуховий аналізатор.

6. Зоровий аналізатор.
7. Характеристика специфічних для людини полів кори півкуль.
8. Ембріогенез головного мозку людини і його вікові особливості.

Змістовий модуль I
для заочного відділення

“Загальні уявлення про анатомію та еволюцію НС”

Лекційний модуль

1. Головний мозок.
2. Еволюція нервової системи.

Практичний модуль

Лабораторні заняття:

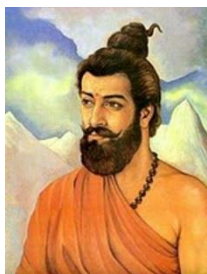
1. Загальний план будови головного мозку.

Модуль самостійної роботи

1. Захисні структури головного й спинного мозку; внутрішнє середовище ЦНС і особливості кровопостачання головного мозку.
2. Спинний мозок: будова, еволюція.
3. Довгастий мозок: будова, функції.
4. Задній мозок: будова, функції.
5. Середній мозок: будова, функції.
6. Проміжний мозок: будова, функції.
7. Провідні шляхи центральної нервової системи.
8. Поняття про аналізаторні системи організму.
9. Слуховий аналізатор
10. Зоровий аналізатор.
11. Будова та значення лімбічної системи.

12. Характеристика специфічних для людини полів кори півкуль.
13. Ембріогенез головного мозку людини і його вікові особливості.
14. Онтогенез головного мозку.

КОРОТКИЙ ІСТОРИЧНИЙ НАРИС



Алкмеон
(V ст. до н. е.)

Анатомія людини є однією із найдавніших природничих наук. Перші анатомічні відомості, що дійшли до нас, відносяться до медицини Стародавнього Вавілоу й Стародавнього Єгипту (3-2 тисячоріччя до н.е.).

Пізніше в Стародавній Греції, виникають деякі реалістичні поняття про будову тіла людини. У збережених до нашого часу працях Алкмеона (близько 500 років до н.е.), який вивчав будову тіла людини на розігнених ним трупах людей, було вперше визнано, що головний мозок є центром психічної діяльності людини [1, 2, 7].



Гіппократ
(IV ст. до н. е.)



Арістотель
(384-322 рр. до н.е.)



Герофіл (335-280
рр. до н.е.)



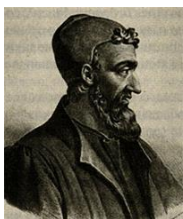
Еразистрат
(304-250 рр. до н.е.)

Знаменитий лікар античного світу Гіппократ (460-377 р.р. до н.е.) багато займався вивченням будови тіла людини й створив оригінальне вчення про конституцію людини відповідно до висловлених ним суджень про соки організму (sanguis – кров, phlegma – слиз, chole – жовч і melaina chole – чорна жовч). Звідси тривалий час у медицині існували визначення типів конституції: сангвінік, флегматик, холерик і меланхолік.

У IV ст. до н.е. Арістотель створив відому працю із психології – трактат «Про душу».

Одним із центрів медичної науки й анатомії була давньоєгипетська Александрія. Творцем анатомії, який дав їй теперішню назву, був придворний лікар царя Птолемея Герофіл (близько 300 років до н.е.). Він, розтинаючи трупи, описав головний мозок, його оболонки й венозні синуси, чітко розрізняв нерви. Його співвітчизник Еразистрат (350-300 р.р. до н.е.) вивчав нервові стовбури, уперше розділивши їх на рухові й чутливі [1, 2, 7].

Давньоримський період розвитку анатомічної науки



**К. Гален
(131-201)**

пов'язаний з ім'ям видатного лікаря Клавдія Галена (131-201 р.р.), який шляхом розтину трупів тварин (у тому числі й мавп), установив багато достовірних анатомічних фактів. Так, він уперше дав опис вен головного мозку; йому належить в основному правильна (вона дійшла до нашого часу) характеристика нюхового, зорового, окорухового, блокового, трійчастого, переддвірно-завиткового, лицьового, блукаючого і під'язикового нервів та багато чого іншого. К. Гален дав назву «симпатичний» нервовому стовбуру, який розташовується уздовж хребетного стовпа, описав хід і розподіл блукаючого нерва.



**Авіцена
(980-1037)**

Розвиток і поширення християнства в Європі й ісламу на Близькому Сході спричинили тривалий занепад наук. Панування церкви в період розквіту феодалізму (V-XVI ст.ст.) надало вченню Галена схоластичної спрямованості. У такій інтерпретації це вчення протягом цілого тисячоріччя залишалося незмінним або було навіть регресивною основою медичної освіти. Тільки в Середній Азії лікар і вчений Разес (850-923) із Багдада й особливо Алі Ібн-Сіна (Авіценна,



**А. Везалій
(1514-1564)**

980-1037) з Таджикистану далі розвивали вчення Гіппократа, Герофіла, Еразистрата й Галена. В 1012-1024 роках Авіценна в «Каноні лікарської науки» дав опис нервів черепномозкових і спинномозкових, чутливих і рухових. Він вважав мозок місцем перебування душевної сили й джерелом її дії.

В епоху Відродження, яка ознаменувалася великими відкриттями у всіх галузях людського знання, незвичайно широкого розвитку й розквіту досягла наука про будову тіла людини, що знайшло своє найбільш яскраве відображення в безсмертній праці Андреаса Везалія (1514-1564) «De corporis humani fabrica» («Про будову людського тіла») (1543), де він дав докладний опис симпатичних вузлів, гангліїв черевного сплетення, вважаючи, що ці утворення здійснюють зв'язок внутрішніх органів із мозком; а також у працях його сучасників – геніального Леонардо да Вінчі (1452-1519), Габріеля Фаллопія (1523-1562) і Бартоломео Євстахія (1510-1574). Ці великі сподвижники науки дали докладний опис основних компонентів людського організму, що є загальновизнаним і

сьогодні [1, 2, 7].

Прихильники умоглядних висновків Галена зустріли в багнети прогресивне перетворення анатомії Везалієм. Великого реформатора й прихильників нової течії в анатомічній науці усіляко переслідували. Самого Везалія зобов'язали поїхати для покаяння в Єрусалим. Один із послідовників нового напрямку в анатомії Мігель Сервет (1509-1553) був спалений на багатті як еретик.

Проте, незабаром були зроблені нові блискучі відкриття з анатомії людини (Боталло, Фабрицій, Арранцій, Варолій, Баугін, Спінгелій та ін.).

В епоху Відродження анатомія людини в основному завершила свій розвиток як описова наука. Філософське осмислення отриманих анатомічних фактів у той час або не здійснювалося зовсім, або робилося з позицій умоглядних ідеалістичних і близьких до них теорій. Значного поширення в XVI–XIX століттях набула, зокрема, натурфілософія, яка знову відродилася. Прихильники натурфілософських поглядів у біологічних науках (Окен, 1781-



**Р. Декарт
(1596-1650)**

1851; Карус, 1789-1869 та ін.) внесли в науку чимало цінних і прогресивних для свого часу знань [1, 2, 7].



**М. В. Ломоносов
(1711-1765)**



**І. Прохаска
(1749-1820)**



**Ф. Біша
(1771-1802)**

У 1637 році Р. Декарт (R. Descartes, Франція) дав перший опис рухового рефлексу. В 1732 році Дж. Уїнслоу (J. Winslow, Великобританія), вивчаючи симпатичні ганглії, вважав їх незалежними нервовими центрами, що координують і узгоджують функції різних органів. В 1756 р. М. В. Ломоносов висловив гіпотезу про достатність трьох основних кольорів для одержання різноманіття колірних відтінків. І. Прохаска (J. Prochaska, Чехія, 1784) розвив уявлення про рефлекс, запропонував цей термін і описав рефлекторну дугу.

Кінець XVII, XVIII і перша половина XIX ст. – це період тріумфального розвитку не тільки анатомії як науки про будову тіла людини, але й морфології взагалі. Найбільше значення для анатомії нервової системи мали роботи: Ф. Біша (F. Vicat, Франція, 1801), який розділив життєві процеси в організмі на тваринні й органічні, вважаючи, що тваринне життя



**Е. О. Мухін
(1766-1850)**



**Ч. Белл
(1774-1842)**



**Ф. Мажанді
(1783-1855)**

залежить від спинного мозку і є соматичним, у той час як органічне підтримується симпатичною гангліонарною системою, він також вважав, що симпатичні вузли наділені самостійною діяльністю; С. О. Мухіна (Росія, 1804), який навів експериментальні дані про дію подразників на органи чуття; І. Рейла (I. Real, Великобританія, 1807), який ввів поняття «вегетативна нервова система»; Ч. Белла (Ch. Bell, Великобританія, 1811) і Ф. Мажанді (F. Magendie, Франція, 1822), які відкрили порядок розподілу чутливих і рухових нервових волокон між дорсальними й вентральними корінцями спинного мозку (закон Белла-Мажанді); І. Мюллера (J. Muller, Німеччина), який видав у 1826 р. монографію «До порівняльної фізіології чуття зору» і в 1837 р. «Посібник з фізіології людини», де узагальнив роботи із сенсорної фізіології й проголосив «закон специфічних нервових енергій»; М. Голла й І. Мюллера (M. Goll, J. Muller, Німеччина), які сформулювали в 1832 р. вчення про рефлекс; Е. Вебера (E. Weber, Німеччина), який встановив у



**Г. Валентин
(1810-1883)**



**Т. Шванн
(1810-1882)**



**О. М. Філомафітський
(1807-1849)**

1834 р. логарифмічну залежність між величиною подразника й викликуваним відчуттям; В. Еленберга й Г. Валентина (W. Elenberg, G. Valentin, Німеччина), які представили в 1833 і 1836 р.р. перший мікроскопічний опис гангліонарної нервової клітини; І. Брате (I. Brachet, Франція), який видав у 1836 р. монографію про функції гангліонарної нервової системи, де стверджував, що ця система регулює діяльність внутрішніх органів і описав її вплив на серце, легені, тонку кишку, органи виділення, органи чуття; Т. Шванна (Th. Schwann, Німеччина), який описав у 1838 р. будову оболонки нервового волокна (шванівська оболонка); О. М. Філомафітського (Росія, 1840), який розрізнив у симпатичному нерві такі властивості, як чутливість, рухову й органічну силу; братів Е. Г. і Е. Веберів (Er. H. і Ed. Weber, Німеччина), які в 1845 р. виявили гальмуючий вплив блукаючого нерва на діяльність серця, це було перше дослідження про гальмування (пригнічення) фізіологічних процесів [1, 2, 7].



**К. Бернар
(1813-1878)**



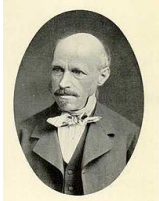
**Р. Вірхов
(1821-1902)**



**Г. Гельмгольц
(1821-1894)**

Грандіозний перелом у науці відбувся в другій половині XIX ст. завдяки встановленню закону збереження енергії, створенню методики електричного подразнення та ін. Щодо цього особливо великі заслуги К. Бернара (C. Bernard, Франція), який у 1852 р. описав судиннорухову функцію симпатичних нервів, а його концепція про значення сталості внутрішнього середовища організму надалі послужила основою для формування вчення про гомеостаз; Р. Вірхова (R. Virchow, Німеччина), який відкрив в 1856 р. нейроглию; Г. Гельмгольца (H. Helmholtz, Німеччина), він видав у 1856 р. «Посібник з фізіологічної оптики» і в 1862 р. – книгу «Вчення про слухові відчуття як фізіологічна основа теорії музики», а в 1863 р. обґрунтував резонансну теорію слуху.

У 1857, 1864 р.р. Г. Мейсснер і Л. Ауербач (G. Meissner, L. Auerbach, Німеччина) представили опис гістологічної будови підслизового й міжм'язового сплетінь стінки кишки, а М. Шіфф (M. Schiff, Німеччина) в 1858 р. описав спеціальні нерви регуляції



**Г. Мейсснер
(1829-1905)**



**І. М. Сеченов
(1829-1905)**



**І. Ф. Ціон
(1842-1912)**

харчування, що створювало ґрунт для наступного розвитку уявлень про трофічну функцію симпатичної нервової системи. Фізичні методи дослідження подали величезну допомогу при вивченні органів чуття й умов сприйняття зовнішнього світу. К. Герінг (K. Hering, Німеччина) в 1862-1864 р.р. створює теорію колірної зору на основі праць зі сприйняття простору за допомогою зору. Е. Мах (E. Mach, Австрія) і І. Брейер (J. Breuer, Австрія) створюють теорію вестибулярного сприйняття. В 1865 р. О. Дейтерс (O. Deiters, Німеччина) описав відростки нейронів – аксон і дендрити [1, 2, 7].

Видатний російський фізіолог І. М. Сеченов у 1863 році у праці «Рефлекси головного мозку» описав явище центрального гальмування й поширив принцип рефлекторної реакції на психічну діяльність та поведінку людини.

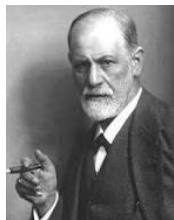
Нові методичні прийоми дозволили вивчати функції нервів і нервових центрів. Так, у 1866 р. І. Ф. Ціон (Росія) і К. Людвіг (K. Ludwig, Німеччина) відкрили в кролика нерв депресор, подразнення центрального кінця якого викликає



**Г. Фехнер
(1801-1887)**



**В. Вундт
(1832-1920)**



**З. Фрейд
(1856-1939)**

рефлекторне падіння кров'яного тиску й розширення кровоносних судин.

У 1869 р. Г. Фехнер (G. Fechner, Німеччина) повторює відкриття Е. Вебера, яке пізніше одержало назву основного психофізичного закону, або закону Вебера-Фехнера.

У 1874 р. В. Вундт (W. Wundt, Німеччина) заснував першу лабораторію експериментальної психології й увів психометрію – кількісний метод вивчення психіки, а в 1895 р. З. Фрейд (Z. Freud, Австро-Угорщина) заклав основи психоаналізу.

П. Ерліх (P. Ehrlich, Німеччина) в 1885 р. уперше висловив думку про існування бар'єра між кров'ю й мозком [1, 2, 7].

І. Р. Тарханов (Росія, 1889) у праці «Про гальванічні явища в шкірі людини при подразненні органів чуття і різних форм психічної діяльності» описав шкірно-гальванічну реакцію.

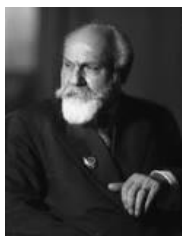
У 1891 р. Г. Вальдейер (H. Waldeyer, Німеччина) запропонував термін «нейрон», а в 1897 р. Ч. Шеррінгтон (Ch. Sherrington, Великобританія) увів поняття «синапс».



**Г. Вальдейер
(1836-1921)**



**Ч. Шеррінгтон
(1857-1952)**



**Л. А. Орбелі
(1882-1958)**

Наприкінці XIX — на початку XX ст. У. Гаскеллом і Дж. Ленглі були закладені основи сучасних уявлень про автономну нервову систему. Вони розділили її на симпатичну, парасимпатичну й метасимпатичну. Вчені установили також двонейронну структуру симпатичних і парасимпатичних нервів і розділили усі вегетативні нервові волокна на пре- і постгангліонарні.

Серйозне виправлення в уявленнях про автономну нервову систему вніс Л. А. Орбелі (Росія, 1923), виявивши, що подразнення симпатичних нервів підвищує працездатність стомлених скелетних м'язів. Надалі Л. А. Орбелі розвив теорію про адаптаційно-трофічні функції симпатичної нервової системи, згідно з якою цей відділ нервової системи забезпечує пристосування організму до поточних потреб, підготовляючи рефлекторний апарат до виконання його функцій.

У XX ст. почався новий етап у дослідженні нервової системи. Найважливішими досягненнями стали створення вчення про вищу нервову діяльність, вчення про медіатори. Значні досягнення були отримані завдяки використанню



**І. П. Павлов
(1849-1936)**



**О.О. Ухтомський
(1875-1942)**



**А. Біне
(1857-1911)**



**К. Гольджі
(1843-1926)**

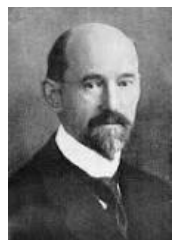
електроніки, що дало можливість провести детальний аналіз електричних явищ, які протікають у центральній і периферичній нервових системах.

Величезне значення для дослідження нервової системи мало відкриття в 1902 році видатним російським ученим І. П. Павловим умовних рефлексів і створення в 1923 році іншим російським фізіологом О. О. Ухтомським вчення про домінанту [1, 2, 7].

У ХХ ст. було розкрито функціональне значення центрів проміжного мозку й ретикулярної формації мозкового стовбура. Великими досягненнями на початку ХХ ст. стали створення в 1905 р. А. Біне й Т. Сімоном (А. Binet, Th. Simon, Франція) першого тесту для оцінки інтелекту (згодом IQ – «коефіцієнт інтелектуальності»); одержання в 1906 р. К. Гольджі (С. Golgi, Італія) і С. Рамон-і-Кахалем (S. Ramon i Cajal, Іспанія) Нобелівської премії за доказ клітинної будови нервової системи, в 1911 р. А. Гульстрандом (А. Gullstraiid, Швеція) Нобелівської премії за відкриття механізму акомодациї, в 1914 р. Р. Барані (R. Barany, Австрія) Нобелівської



**С. Рамон-і-Кахаль
(1852-1934)**



**К. Бродман
(1869-1918)**

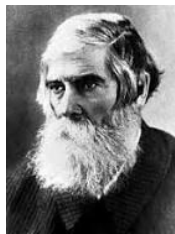


**Р. Магнус
(1873-1927)**

премії за роботи з фізіології й патології вестибулярного апарата і його зв'язку із зоровою та пропріоцептивною системами; а також опис у 1909 р. К. Бродманом (K. Brodmann, Німеччина) у корі великих півкуль головного мозку 11 ділянок, які включають у себе 52 цитоархітектонічних поля [1, 2, 7].

Нова глава нейробиології, вчення про координацію рухових функцій, була створена в першій чверті ХХ сторіччя класичними дослідженнями голландського фізіолога Р. Магнуса (R. Magnus, Нідерланди, 1924) і його співробітників. Вони відкрили велику групу рефлексів, за допомогою яких досягається розподіл тону мускулатури й можливість підтримки певного положення тіла в просторі. Детально було з'ясовано функціональне значення в здійсненні досліджуваних реакцій центрів проміжного, середнього й довгастого мозку. У такий спосіб Р. Магнус відкрив раніше невідомі функції центрів мозкового стовбура. Вся сукупність експериментальних даних викладена в його монографії «Установка тіла» (1924).

У ХХ сторіччі багато було



**В. М. Бехтерев
(1857-1927)**



**К. С. Лешлі
(1890-1958)**



**Г. Кушінг
(1869-1939)**

зроблено у визначенні функціонального значення різних ділянок кори великих півкуль головного мозку в здійсненні різних видів діяльності. Завдання цих досліджень І. П. Павлов сформулював як «приурочення динаміки до структури». Цю проблему експериментально вивчали німецький морфолог О. Фогт, російський невролог В. М. Бехтерев, американський психолог К. С. Лешлі й багато інших. Велике значення в розробці цієї проблеми мав розвиток нейрохірургії, завдяки чому стало можливим застосовувати методику електричного подразнення різних ділянок кори головного мозку під час хірургічних операцій, які проводять у людини під місцевою анестезією, коли збережена свідомість і пацієнт може повідомити про свої відчуття. Уперше такі спостереження були проведені американським нейрохірургом Г. Кушінгом у 1909 р., потім канадськими ученими О. Фестером, У. Пенфілдом і Т. Расмуссеном. За допомогою локального електричного подразнення та електрофізіологічної методики була визначена



**П. К. Анохін
(1898-1974)**

локалізація первинних і вторинних сенсорних зон; була також докладно вивчена локалізація в корі головного мозку відкритих у 70-ті роки XIX ст. моторних зон. П. К. Анохін (Росія, 1930) розвив уявлення про пластичність нервових центрів, тобто динамічну мінливість їхніх функцій [1, 2, 7].

У першій половині XX ст. жваву дискусію викликала проблема локалізації складних психічних функцій. Тут виявилися дві крайні точки зору. Представники так званого «психоморфологічного» напрямку, наприклад німецький психіатр К. Клейст, склали «функціональні карти» кори великих півкуль і приписували різним її ділянкам «активне мислення», «числові подання» і навіть «особисте, соціальне й релігійне «Я». Прихильники іншої точки зору (Г. Хед, К. С. Лешлі) визнавали абсолютно неможливим пов'язувати найбільш складні прояви діяльності мозку з певними нервовими структурами. Обидві ці точки зору виявилися неспроможними. Як показали клінікофізіологічні спостереження, для здійснення таких складних

функцій кори мозку, як впізнавання, цілеспрямована дія й передбачення її результатів, мова, письмо, читання, рахунок, необхідні великі зони кори. У виконанні зазначених функцій беруть участь нервові структури, що динамічно створюються, так би мовити, констеляції великої кількості нейронів і їхніх ланцюгів. У формуванні таких констеляцій деякі ділянки кори мають переважне значення, і їхнє ураження в більшості випадків викликає важкі функціональні порушення.

У 1924-1925 роках російський фізіолог і хірург Л. О. Андреев у лабораторії І. П. Павлова піддав експериментальній перевірці резонаторну теорію слуху, створену німецьким психологом Г. Гельмгольцем, користуючись методом умовних рефлексів.



В.В. Правдич-Немінський (1879-1953)

В. В. Правдич-Немінський (Росія, 1925 р.) повідомив про можливість графічно зареєструвати електричну активність головного мозку за допомогою струнного гальванометра [1, 2, 7].

Результатом електрофізіологічних досліджень було використання розробленої

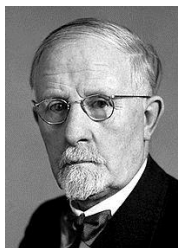


Г. Бергер
(1873-1941)

методики для реєстрації електричної активності мозку людини, здійсненої психіатром Г. Бергером (H. Berger, Німеччина, 1929). Він встановив, що в спокої й при заплющених очах у людини спостерігаються ритмічні коливання частотою від 6 до 12 за секунду (альфа-ритм, або ритм Бергера). Під впливом різних подразнень частота коливань збільшується (з'являються бета-хвилі). Криву, яка реєструється, Г. Бергер назвав електрокефалограмою. Надалі її стали називати електроенцефалограмою.

Методика електроенцефалографії швидко одержала найширше застосування у фізіологічних лабораторіях і в неврологічних та нейрохірургічних клініках. Першим застосував електроенцефалографію в клініці Г. Бергер. Ним були виявлені характерні зміни електричної активності мозку при епілепсії. Незабаром англійський нейрофізіолог У. Г. Уолтер показав можливість електроенцефалографічного визначення локалізації пухлин мозку.

Починаючи з 1928 р.,



**В. Р. Гесс
(1881-1973)**

фізіолог В. Гесс (W. Hess, Швейцарія) для вивчення функцій гіпоталамічної ділянки став застосовувати в досліджах на кішках електричне подразнення вживленими на тривалий час електродами. Експерименти привели В. Гесса до висновку про існування в проміжному мозку центру сну [1, 2, 7].

Дослідження з фізіології органів чуття у першій половині ХХ ст. проводилися переважно у двох напрямках: психофізіологічному, що складався в словесному звіті випробуваного про відчуття, які виникають у нього під впливом різних світлових, звукових, хімічних, теплових або механічних подразнень; фізіологічному й електрофізіологічному, при яких про ефекти подразнення органів чуття судять за рефлекторними реакціями або за імпульсами, які реєструються в аферентних нервах, що відходять від тих або інших рецепторів. Електрофізіологічні дослідження рецепторів у широких масштабах почали практикуватися лише із другої половини 20-х років після класичних робіт фізіолога Е. Д. Едріана (E. D. Adrian, Великобританія). Він довів, що при



**Е. Д. Едріан
(1889-1977)**

посиленні подразнення, яке діє на рецептори, частішають імпульси, котрі надходять у центральну нервову систему. Загальним майже для всіх органів чуття є феномен адаптації рецепторів до довгостроково діючого подразнення. Х. Хартлайн (H. Hartline, США, 1938) виявив, що в деяких волокнах зорового нерва імпульси виникають тільки при вмиканні світла, в інших – при вимиканні його, у третіх – і при вмиканні, і при вимиканні. На цій основі був зроблений висновок про наявність трьох груп фоторецепторів, що по-різному реагують на світлове подразнення. В 1935-1936 р. біохімік Дж. Уолд (G. Wald, США) вивчив хімічні перетворення зорового пурпуру (родопсину) і показав, що він являє собою сполуку похідного вітаміну А – ретинолу – з білком опсином [1, 2, 7].

Цінні для науки матеріали були отримані при електрофізіологічному дослідженні слухової рецепції. Сенсаційний характер мало, наприклад, відкриття Е. Уівером і С. Бреєм (E. Wever, C. Bray, 1930) мікрофонного ефекту завитки. Цей феномен був виявлений при відведенні до підсилювача й



**К. Г. Юнг
(1875-1961)**



**Л. С. Штерн
(1878-1968)**

гучномовця електричних потенціалів від внутрішнього вуха кішки. При звуковому подразненні вуха тварини гучномовець, розташований в іншому приміщенні, точно відтворює вимовлену експериментатором фразу або музичну мелодію.

У 20-30-і роки було введено поняття про інтра- і екстраверсію, а в основу типологій характерів покладена домінуюча психічна функція індивіда (К. Юнг, Швейцарія, 1921); поняття про статичні й статокінетичні рефлексивні стовбура мозку (Р. Магнус і А. Де Клейн, Нідерланди, 1924); були зареєстровані електричні процеси в мозку людини (Г. Бергер, Німеччина, 1929); було введено поняття про гістогематичні бар'єри (Л. С. Штерн, Росія, 1929); були описані функції «кола Папеса», яке включає в себе гіпокамп, сосочкові тіла, частину таламуса, кору поясної звивини та інші структури мозку (J. Papez, США, 1937); виявлена правильна просторова проекція скелетних м'язів на рухову ділянку кори великих півкуль головного мозку (У. Пенфілд, Канада, 1938); розроблена камера Скіннера, для вироблення інструментальних



**Дж. Папес
(1883-1958)**



**У. Пенфілд
(1891-1976)**



**М. О. Бернштейн
(1896-1966)**

рефлексів у пацюків (Б. Скіннер, США, 1938). Нобелівською премією були відзначені праці Ч. Шеррінгтона й Е. Едріана (Ch. Sherrington, E. Adrian, Великобританія) в 1932 р. за відкриття ролі рецепторів нервів, передачі інформації у вигляді електричних імпульсів, О. Леві (O. Loewi, Австрія) і Г. Дейла (H. Dale, Великобританія) в 1936 р. за відкриття механізму синаптичної передачі й К. Хейманса (C. Neumans, Бельгія) в 1938 г. за відкриття ролі синусного й аортального механізмів у регуляції дихання [1, 2, 7].

Фундаментальним відкриттям стало з'ясування функцій ретикулярної формації стовбура мозку. Функціональне значення цієї формації було з'ясоване лише в 40-х роках Г. Мегуном і Дж. Морутці (H. Magoun, США, J. Moruzzi, Італія). Дослідження функцій ретикулярної формації показали її значення в регуляції збудливості й тонусу всіх відділів центральної нервової системи. Встановлено, що подразнення певних ділянок ретикулярної формації, які одержали назву активуючої системи,



**В. М. Чернігівський
(1907-1981)**



**Н. П. Бехтерева
(1924-2008)**



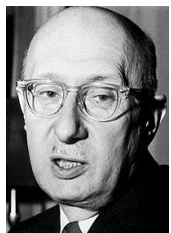
**Г. Гассер
(1888-1963)**

викликає пробудження сплячої тварини й появу характерних для неспанья змін електроенцефалограми (реакція активації). Навпроти, подразнення неспецифічних ядер таламуса викликає синхронізацію ритмів електричних коливань у корі мозку, подібну до тієї, що спостерігається при настанні сну [1, 2, 7].

Значних успіхів було досягнуто у вивченні як нижчих відділів центральної нервової системи: створена схема рефлекторного кільця (М. О. Бернштейн, Росія, 1941), встановлено, що рефлекс на розтягнення скелетного м'яза є моносинаптичним (Д. Ллойд, Великобританія, 1943), з'ясовано, що електричне подразнення ретикулярної формації стовбура мозку може або активувати, або гальмувати рухові рефлекси (Г. Мегун, США, 1944), опублікована монографія «Інтерорецептори» (В. М. Чернігівський, Росія, 1960), описані закони залучення у збудження мотонейронів рухових ядер залежно від їх розмірів і збудливості (Е. Хеннеман, ФРН, 1965); так і вищих: виявлена



**Дж. Ерлангер
(1874-1965)**



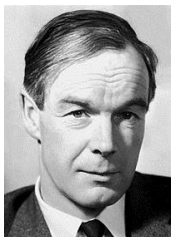
**Д. Бекеші
(1889-1972)**



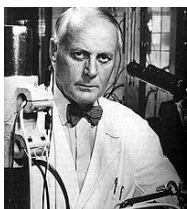
**Д. Екклс
(1903-1997)**

соматотопічна локалізація моторних функцій у корі великих півкуль головного мозку (У. Пенфілд, США, 1950), показано, що соматосенсорна кора великих півкуль головного мозку організована в елементарні функціональні одиниці – стовпчики (В. Маунткасл, США, 1957), відкриті енкефаліни – медіатори опіоїдної системи (Дж. Хьюз і Г. Костерліц, Великобританія, 1975) [1, 2, 7, 8].

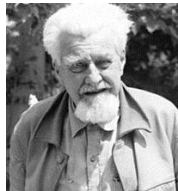
П. Маклін (P. MacLean, США) в 1952 р. розвив ідеї Пейпеца й увів поняття «лімбічна система». В 1957 р. Ч. Осгуд (Ch. Osgood, США) розробив метод семантичного диференціалу. Д. Гріффін (D. Griffin, США) в 1958 р. у книзі «Слухаючи у темряві» узагальнив дані про ехолокацію у тварин. В 1970 р. Р. Граніт (R. Granit, Швеція) опублікував класичну монографію про фізіологічні механізми регуляції рухів. Г. Шеперд (G. Shepherd, США, 1987) у керівництві «Нейробиологія» дав порівняльно-фізіологічний аналіз організації сенсорних систем тварин. Велика роль у дослідженнях центральної нервової системи належить роботам Н. П. Бехтеревої (Росія, 1971-2003) із вивчення корково-підкоркових відносин [1, 2,



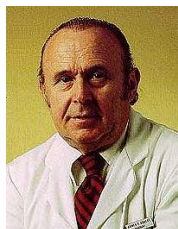
**А. Ходжкін
(1914-1998)**



**Р. Граніт
(1900-1991)**



**К. Лоренц
(1903-1989)**



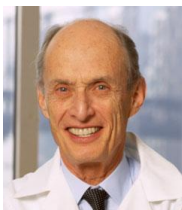
**Е. Шаллі
(1926)**

7, 8].

У ХХ столітті відбувся величезний кількісний ріст у різних країнах наукових досліджень, метою яких були проблеми нервової системи. Найвидатніші успіхи були відзначені Нобелівською премією: в 1944 р. за відкриття функціональних розбіжностей між нервовими волокнами різних типів (Дж. Ерлангер і Г. Гассер, США), в 1949 р. за відкриття гіпоталамічних центрів регуляції вегетативних функцій (В. Гесс, Швейцарія), в 1961 р. за відкриття механізму збудження у завитці внутрішнього вуха (Д. Бекеші, США), в 1963 р. за відкриття іонних механізмів передачі збудження по нервовому волокну (Дж. Еклс, Австралія, А. Ходжкін, Великобританія й А. Хакслі, Великобританія), в 1967 р. за відкриття ролі паличок і колбочок, перетворення зорових пігментів, процесів кодування зорової інформації (Р. Граніт, Швеція, Х. Хартлайн, США, Дж. Уолд, США), в 1970 р. за відкриття ролі норадреналіну в синаптичній передачі (Б. Кац, Великобританія, У. фон Ейлер, Швеція й Дж. Аксельрод, США), в



**А. Карлсон
(1923)**



**П. Грінгард
(1925)**



**Л. Бак
(1947)**

1973 р. за створення етології (науки про поведінку) (К. фон Фріш, ФРН, К. Лоренц, Австрія й Н. Тінберген, Великобританія), в 1977 р. за відкриття тироліберину – першого з рилізінг-факторів гіпоталамуса (Р. Гіймен і Е. Шаллі, США), в 1977 р. за розвиток методів радіоімунологічного дослідження (RIA) пептидних гормонів (Р. Ялоу, США), в 1979 р. за розробку методу комп'ютерної томографії (А. Кормак, США й Г. Хаунсфілд, Великобританія), в 1981 р. за відкриття функціональної спеціалізації півкуль мозку (Р. Сперрі, США), в 1981 р. за відкриття закономірностей переробки інформації в зоровій системі (Д. Хьюбел і Т. Бізел, США), в 2000 р. за відкриття в галузі передачі сигналів у нервовій системі (А. Карлссон, Швеція, П. Грінгард і Е. Кендел, США), в 2004 р. за дослідження нюхових рецепторів і організацію системи органів нюху (Р. Ексел, Л. Бак, США) [7].

Історія розвитку нейробиології в Україні

Нейробиологія в Україні зародилася в XIX столітті. Перші університети й у них природничо-наукові кафедри створюються в таких великих містах України, як Київ, Харків, Одеса та Львів.

У найстарішому університеті східної України – Харківському в 1805 році був організований медичний факультет. Керувати кафедрою анатомії та викладати анатомію був запрошений відомий вчений із Фрейнбурга Людвіг Йосипович Ванотті. Також елементи анатоμο-фізіологічних знань входили в курс «Огляд трьох царств природи», що читався з 1805 по 1826 р. Францем Олександровичем Делавіним [3, 5, 6, 8].

Той же курс із 1826 по 1844 р. читав великий ботанік Василь Матвійович Черняєв, а з 1844 по 1857 р. – доктор зоології Олександр Вікентійович Черкас. І тільки з 1857 р. талановитий дослідник Олексій Францович Масловський починає читання самостійного курсу порівняльної фізіології й



В.П.Воробйов
(1876-1937)

анатомії тварин.

Один із найталановитіших учених анатомів Харківської анатомічної школи – проф. В. П. Воробйов (1917 р., Академік АН УРСР 1934 р.). Під його керівництвом остаточно оформилася Харківська анатомічна школа, були розгорнуті великі дослідження периферичної нервової системи. В. П. Воробйов одним з перших почав розробляти функціональну анатомію, відкрив нові закони структурної організації нервової системи.

Київський університет створюється в 1841 році, до його складу відразу ж входив медичний факультет, що мав уже в той період окремі кафедри анатомії і фізіології. Першим завідуючим кафедрою анатомії був учень М. І. Пирогова професор Микола Іларіонович Козлов (1841-1844 р.р.). Кафедру фізіології очолював протягом перших двадцяти років талановитий анатом Едуард Ернестович Мірам. З 1844 по 1868 р.р. кафедрою анатомії керував професор Олександр Петрович Вальтер, за ініціативою якого була споруджена спеціальна будівля для анатомічного театру. О. П. Вальтер



О.П.Вальтер
(1817-1889)

написав перший підручник з анатомії «Курс анатомії людського тіла для учнів» (1843 р.).

З 1868 по 1890 р.р. професором кафедри був обраний Володимир Олексійович Бец. Він уперше у світі відкрив неоднакову будову кори в різних відділах головного мозку людини та виділив 8 цитоархітектонічних полів, які відрізнялися мікроскопічною будовою. В. О. Бец відкрив гігантські пірамідні клітини в корі передцентральної звивини, ці клітини назвали його ім'ям. На Світовій Віденській виставці препарати В. О. Беца були відзначені медаллю.



**В.О.Бец
(1834-1891)**



**М. О.Батуєв
(1855-1917)**

Третій великий центр науки в Україні – Одеський університет був заснований у 1865 році. Першим завідувачем кафедри анатомії був доктор медицини, професор Микола Олександрович Батуєв (1855-1917), учень видатного чеського анатома В. Л. Грубера. Початкове викладання курсу фізіології було доручено відомому вченому М. О. Бернштейну, а з 17 вересня 1870 р. кафедру фізіології людини й тварин очолив видатний фізіолог Іван Михайлович Сеченов

[3, 5, 6, 8].

Ще один найпотужніший науковий центр в Україні був створений у Львові. Перша кафедра фізіології із вищою анатомією заснована у складі медичного факультету Львівського університету після його поновлення 16 листопада 1784 р. і проіснувала недовго, до закриття Університету у 1805 р. Тому справжній розвиток нейробіології у Львівському університеті розпочався, коли надзвичайним професором фізіології відновленого медичного факультету 28 травня 1895 р. був призначений Адольф Бек (Adolf Abraham Beck, 1863-1942 р.р.). Основним напрямком його наукових досліджень була нейрофізіологія. А. Бек – один із перших опрацював метод електроенцефалографії та описав спонтанну біоелектричну активність мозку (1890) [3, 4, 5, 7].



**А. А. Бек
(1863-1942)**

Саме наприкінці XIX – на початку XX сторіч уперше створюються цінні наукові напрямки. У цей період починається розвиток університетської анатомо-фізіологічної науки. До одного з

нових напрямків належать дослідження в галузі анатомії й фізіології нервової системи, представлене такими видатними вченими України, як І. М. Сеченов, В. Я. Данилевський, В. О. Бец, П. А. Спіро, С. І. Чир'єв, В. Ю. Чаговець, І. Л. Раво, Б. Ф. Веріго.



**І.С.Беріташвілі
(1885-1974)**

Із 1915 по 1919 роки в Одеському університеті займався дослідженням анатомії й фізіології центральної нервової системи І. С. Беріташвілі. За ці роки йому вдалося відкрити закон сполученої іррадіації збудження в нервовій системі. Пізніше вчений завжди згадував одеський період своєї роботи як винятково плідний.

У 20-і роки минулого сторіччя починається бурхливий розвиток анатомо-фізіологічної науки в Україні. Поряд з кафедрами, лабораторіями й дослідницькими інститутами університетів і педагогічних інститутів створюються потужні науково-дослідні інститути й лабораторії в системі НАН України, а також медичних інститутів МОЗ України.

Перші дослідження з

анатомії й фізіології тварин і людини в Національній академії наук України до 1934 р. проводилися в лабораторіях і на кафедрах біологічного й медичного профілю.



**В.Я.Данилевський
(1852-1939)**



**О.В.Леонтович
(1869-1943)**

Зокрема, плідно працювали в цей період фізіологи В. Я. Данилевський і О. В. Леонтович. У 1927-1938 р.р. В. Я. Данилевський опублікував ряд робіт із ендокринології, що мають принципове значення при оцінці ролі й значення гормонів і нервової системи в регуляторних процесах організму. О. В. Леонтович у цей період здійснював роботи з вивчення найтонших нервових структур – перицелюлярів, що закінчуються біля тіл нервових клітин. На підставі отриманих у цих дослідженнях даних О. В. Леонтовичем була запропонована оригінальна теорія збудження нейрона потенціалами дії перицелюлярів.

Досить цікаві дослідження, присвячені фізіології послідовного гальмування й взаєминам наявних і слідових рефлексів, проводилися на кафедрі фізіології людини й

тварин Черкаського педагогічного інституту. Колектив кафедри під керівництвом проф. М. К. Босого більше 15 років вивчав сліди, які тривалий час залишаються в центральній нервовій системі після припинення дії подразників. Тут було відкрите явище хвилеподібного характеру змін у часі ефекту дій розгальмовування [3, 5, 6, 8].



**П.М.Серков
(1908-2011)**



**М.С.Кондратьев
(1888-1951)**

На кафедрі фізіології Одеського університету в період, коли тут функціонував медичний факультет, під керівництвом проф. П. М. Серкова ґрунтовно досліджувалися процеси електрофізіології нервів і мозку. П. М. Серков глибоко вивчав вплив іонізуючої радіації на нервові процеси й у ряді своїх досліджень із парабіозу відкрив неоднотипність, залежно від характеру збудження, його біоелектричного потенціалу. З 1923 по 1948 роки кафедра анатомії Одеського університету під керівництвом доктора медичних наук, професора Миколи Сергійовича Кондратьєва починає дослідження вегетативної нервової системи. За його ініціативою був виданий перший в історії кафедри збірник наукових праць

«Морфологія вегетативної нервової системи в класах і групах хребетних» (1940).

На кафедрі фізіології Дніпропетровського університету з 1921 по 1941 роки під керівництвом проф. В. М. Архангельського науково-дослідницька робота була присвячена проблемі вивчення вищої нервової діяльності у тварин в умовах порушення функцій залоз внутрішньої секреції. В 1939 році професор М. М. Денисенко видав фундаментальну наукову працю – «Про роль периферії в механізмі спинномозкової координації». Його учень проф. П. Є. Моцний із співробітниками глибоко досліджують за допомогою найтоншої електрофізіологічної методики природу центрального гальмування й міжцентрального взаємину в організмі.



О.О.Богомолець
(1881-1946)

Новий етап у розвитку анатомо-фізіологічної науки в Україні пов'язаний з ім'ям О. О. Богомольця й організацією в 1930 р. Інституту експериментальної біології й патології Міністерства охорони здоров'я України, а в 1934 р. Інституту клінічної фізіології Академії наук України, науковим



**М.М.Сиротинін
(1898-1977)**

керівником яких був О. О. Богомолець. У цих інститутах працювали видатні українські вчені: М. Д. Стражеско, Н. Ф. Мірошников-Разведенков, В. П. Воробйов, В. П. Філатов, О. В. Леонтович, Р. Е. Кавецький, М. М. Сиротинін, В. П. Комісаренко, В. П. Протопопов, Н. Б. Медведєва й ін. Наукова діяльність колективів цих інститутів мала значний вплив на розвиток патологічної й нормальної анатомо-фізіологічної науки в Україні.

Особлива увага приділялася вивченню реактивності організму і її зміни під впливом різних фізіологічних і патологічних впливів (М. М. Сиротинін, Р. Е. Кавецький та ін.). Вивчення реактивності у філо- і онтогенетичному аспектах показало, що в процесі філогенетичного розвитку нервова система бере все більшу участь у патогенезі патологічних процесів і в реактивності організму.

У 1936 р. в Інституті клінічної фізіології АН УРСР був організований відділ нормальної фізіології, де під керівництвом О. В. Леонтовича тривало вивчення периферичної нервової системи й

перицелюлярних сплетень навколо нейронів вегетативних гангліїв серця й кишечнику.

У 1953 р. на базі Інституту клінічної фізіології АН УРСР та Інституту експериментальної біології й патології МОЗ УРСР був організований Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР. Зусилля колективу інституту концентрувалися на вивченні впливів нервової системи, особливо кори головного мозку, на діяльність різних органів і ролі нервової системи в організації захисту організму при різних патологічних станах. Відтоді і дотепер інститут є великим науковим центром України в галузі фізіології, біофізики й патофізіології [3, 5, 6, 8].

Учені України зробили значний внесок у вирішення ряду фундаментальних і прикладних проблем анатомії й фізіології. Особливе значення їх роботи мали для розвитку таких розділів, як електрофізіологія, нейрофізіологія, фізіологія вищої нервової діяльності й т.д.

Світовим визнанням користуються електрофізіологічні роботи В. Я. Данилевського, які

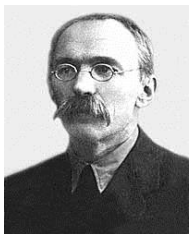


**В.Ю. Чаговець
(1873-1941)**

поклали початок дослідженням із електрофізіології головного мозку. В. Ю. Чаговець є творцем першої фізико-хімічної теорії походження біоелектричних потенціалів і конденсаторної теорії подразнення збудливих утворень.

Велике значення для розвитку вітчизняної електрофізіології мали роботи Д. С. Воронцова про генез й природу біоелектричних потенціалів живих клітин і про зв'язок їх із процесами збудження й гальмування в нервових і м'язових клітинах. Вирішенню цих ключових питань присвячені його роботи «Подразнювальність і збудження як загальні властивості живих утворень» (1947 р.), «Про природу електричних потенціалів живих тканин» (1949 р.) і «Загальна електрофізіологія» (1961 р.). У них висловлені важливі теоретичні положення про сутність клітинної збудливості, значення її для життя клітини й цілого організму, природу біоелектричних потенціалів і механізм подразної дії електричного струму на збудливі утворення.

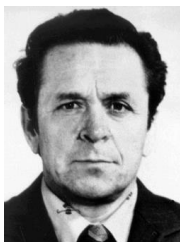
Дослідження з електрофізіології в Україні значно



**Д.С.Воронцов
(1886-1965)**

розширилися після створення в 1956 р. в Інституті фізіології ім. О. О. Богомольця АН України відділу електрофізіології (Д. С. Воронцов), у якому одержали підготовку відомі в цей час видатні електрофізіологи й нейрофізіологи В. І. Скок, М. Ф. Шуба, В. М. Сторожук, І. С. Магура й ін. Незабаром цей відділ став одним із провідних електрофізіологічних центрів світової науки. У ньому на високих теоретичному й методичному рівнях вивчалися найважливіші питання загальної й спеціальної електрофізіології. Так, були отримані дані про вплив на потенціал дії нерва одно- і двовалентних іонів, ацетилхоліну, езерину, адреналіну, стрихніну, кофеїну й деяких наркотиків (Д. С. Воронцов); виміряні електричні параметри мембрани нейронів вегетативної нервової системи, вивчені їхні провідні шляхи, розроблені нові методи вивчення природної активності нейронів вегетативної нервової системи (В. І. Скок) [6, 8].

Д. С. Воронцовим був досліджений фізичний електротон у нервових волокнах, вивчена дія на



**М.Ф.Шуба
(1928-2007)**

електротон різних факторів, у тому числі інгібіторів обміну речовин. Отримані дані узагальнені в монографії Д. С. Воронцова й М. Ф. Шуби «Фізичний електротон у нервах і м'язах» (1966 р.). Оригінальні дослідження проведені із електрофізіології кори головного мозку (Д. С. Воронцов, В. М. Сторожук, О. Ф. Дембновецький).

Детальне вивчення іонних механізмів, що обумовлюють збудливість і виникнення потенціалів дії в нервових і м'язових клітинах, проведено геніальним українським ученим П. Г. Костюком і його співробітниками. П. Г. Костюк уперше розробив і широко використовував у нейрофізіології методику мікроелектродних досліджень, включаючи застосування внутрішньоклітинного відведення потенціалів. У створеній ним лабораторії фізіології й біофізики нервової клітини опановували нові електрофізіологічні методики наукові співробітники багатьох науково-дослідних інститутів світу. Написаний П. Г. Костюком посібник



**П.Г.Костюк
(1924-2010)**



**О.А.Кришталь
(1945)**

«Мікроелектродна техніка» (1960 р.) і зараз використовують у своїй роботі вчені, які працюють у галузі електрофізіології [6, 8].

Для вивчення трансмембранних іонних струмів уперше в Україні застосований метод фіксації напруги на мембрані. Використання цього методу дозволило одержати кількісну характеристику вхідних і вихідних трансмембранних струмів при генерації клітиною потенціалів дії. Отримано нові дані про властивості натрієвих, калієвих і кальцієвих каналів у мембрані нервової клітини та ролі цих каналів у походженні мембранного потенціалу й генерації потенціалів дії (П. Г. Костюк, О. А. Кришталь).

Отримано дані про молекулярні механізми дії транспортної АТФ-ази, що бере участь у створенні мембранного потенціалу нервової клітини й роботі її «іонних насосів» (В. К. Лишко). За допомогою мікроелектродної методики визначені основні електричні характеристики (опір, ємність, постійна часу) мембран нейронів спинного мозку (П. Г. Костюк), симпатичних гангліїв (В. І. Скок),



І.С. Магура

нейронів молюсків (І. С. Магура, В. Д. Герасимов). Визначені також основні параметри збудливих і гальмуючих постсинаптичних потенціалів і потенціалів дії рухових та проміжних нейронів спинного мозку (П. Г. Костюк), вегетативних гангліїв (В. І. Скок), ретикулярної формації мозкового стовбура (Ю. П. Лиманський), слухової кори (П. М. Серков, Е. Ш. Яновський), гіпокампа (Д. П. Артеменко, В. М. Шабан) і гладком'язових клітин (М. Ф. Шуба).

Дослідно-конструкторським виробництвом Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця разом зі співробітниками цього інституту розроблений і освоєний серійний випуск ряду приладів, необхідних для проведення сучасних електрофізіологічних досліджень. Цими приладами забезпечувалися всі нейрофізіологічні наукові установи ближнього й далекого зарубіжжя, що також впливає на розвиток вітчизняної електрофізіології [6, 8].

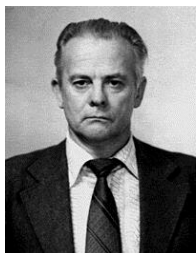
Великий внесок зроблений фізіологами НАН України у розвиток нейрофізіології. У монографії П. Г. Костюка

«Двонейронна рефлекторна дуга» (1959 р.) узагальнені результати дослідження процесів збудження й гальмування в нейронах спинного мозку.

П. Г. Костюк, Д. А. Василенко, А. І. Пилявський отримали дані про особливості організації синаптичних зв'язків ряду висхідних і спадних систем спинного мозку, визначили принципи передачі інформації в деяких відділах цих систем та отримали повні схеми синаптичних механізмів контролю центрів спинного мозку з боку рухових центрів головного мозку. Результати узагальнені в книзі П. Г. Костюка «Механізми спадного контролю діяльності спинного мозку» (1973 р.).

Отримано нові дані про розподіл і взаємодію вісцеральних і соматичних закінчень аферентних волокон у різних сегментах спинного мозку. Підсумком цих досліджень стала монографія П. Г. Костюка й М. М. Преображенського «Механізми інтеграції вісцеральних і соматичних аферентних сигналів» (1975 р.) [6, 8].

Вивчаючи фізіологію автономної нервової системи,



**В.І. Скок
(1932-2003)**



**Ю.П. Лиманський
(1930)**

науковці отримали дані про іонні механізми дії медіаторів на постсинаптичну мембрану й вивчили хід провідних шляхів у різних гангліях. Були визначені можливості участі вегетативних гангліїв в інтегративній і рефлекторній діяльності. Результати цих досліджень узагальнені в монографії В. І. Скока «Фізіологія вегетативних гангліїв» (1970 р.).

Важливі дані отримані Ю. П. Лиманським, М. М. Преображенським при вивченні реакцій нейронів ретикулярної формації мозкового стовбура на подразнення соматичних і вісцеральних аферентів. Детально вивчені поза- і внутрішньоклітинні реакції нейронів ядер трійчастого нерва на різні подразнення. Ці дані узагальнені в монографії Ю. П. Лиманського «Структура й функція системи трійчастого нерва» (1976 р.).

Методом викликаних потенціалів і при вивченні реакцій окремих нейронів різних ядер таламуса на різні подразнення П. М. Серков визначив їх



**О.Ф. Макаrenchко
(1903-1979)**

аферентні, еферентні й внутрішньоталамічні зв'язки. Було створено приблизну схему нейронної організації релейного ядра таламуса (медіальне колінчатє тіло). Така нейронна організація забезпечує функціональну взаємодію в таламусі різних аферентних систем.

О. Ф. Макаrenchко й А. Д. Дінабург отримали дані про вплив різних структур гіпоталамуса на кору великих півкуль і на обмінні й вегетативні процеси. Показано, що вегетативні розлади при ураженні гіпоталамуса можуть протікати за симпатичним або парасимпатичним типом. На основі отриманих даних запропоновані нові методи диференціальної діагностики гіпоталамічних вегетативно-судинних синдромів і їхня комплексна терапія [6, 8].



**Г.І.Маркелов
(1880-1952)**

Функціональні зв'язки гіпоталамуса з вегетативною нервовою системою й корою головного мозку детально вивчив Г. І. Маркелов і на підставі даних про вплив світла й темряви на функцію різних органів висунув концепцію про наявність у тварин і людини особливої оптико-вегетативної системи.

Широко відомі роботи видатних анатомів і фізіологів НАН України із вивчення базальних гангліїв. Так, В. О. Черкес показав, що подразнення голівки хвостатого ядра викликає не тільки гальмування рухових реакцій, але й робить загальну заспокійливу дію з появою характерної для сонного стану альфа-подібної веретеноподібної електричної активності в багатьох структурах мозку. Однобічне руйнування хвостатого ядра приводить до розладу природного сну й зникнення в латеральній корі веретеноподібної електричної активності. Двостороннє руйнування блідої кулі викликає зникнення умовного рефлексу добування їжі й рефлексу уникання.

Вивчено електричні реакції нейронів базальних гангліїв на різні подразнення, що дало можливість уточнити відомості про нейронні зв'язки між різними ядрами стріопалідарної системи й про зв'язки ядер із підпорядкованими утвореннями головного мозку.

Значна кількість робіт в Інституті фізіології

ім. О. О. Богомольця виконана із вивчення фізіології кори великих півкуль і корково-підкіркових взаємин. Головним напрямком цих досліджень є вивчення нервових процесів, що виникають у головному мозку при дії на організм різних аферентних подразнень. Установлено, що короткочасне подразнення викликає у відповідній проекційній ділянці кори мозку тривалу нейронну реакцію. Проведено детальне вивчення нейронної організації двосторонніх зв'язків між таламусом і корою головного мозку; показано, що багато нейронів таламуса проектується в кілька ділянок кори мозку. Визначено число волокон і швидкість проведення по них нервових імпульсів у деяких центральних слухових шляхах. Вивчення синаптичних процесів у нейронах проекційних ділянок кори мозку дозволило висунути положення про нейронні механізми коркового гальмування, відповідно до якого гальмування в нейронах кори мозку виникає при обов'язковій участі спеціалізованих вставних гальмівних нейронів. Ці нейрони перебувають в основному на вході в



**Г.В.Фольборт
(1885-1960)**

кору мозку й безпосередньо збуджуються імпульсами, що надходять у неї з таламуса. Вивчено вплив на коркове гальмування наркотичних речовин. Результати всіх цих досліджень узагальнені в монографіях В. М. Сторожука «Функціональна організація соматичної кори» (1973 р.) і П. М. Серкова «Електрофізіологія вищих відділів слухової системи» (1977 р.).

Інтенсивно проводилися в НАН України дослідження з фізіології вищої нервової діяльності такими відомими вченими, як Г. В. Фольборт, В. П. Протопопов, А. І. Ємченко, А. С. Хильченко, П. В. Бирюкович, Є. А. Рушкевич та ін. У численних роботах Г. В. Фольборта (1949-1960 р.р.) і його учнів детально вивчені процеси виснаження й відновлення у центральній нервовій системі. Показано, що гальмування в центральній нервовій системі є стимулятором розвитку в ній процесів відновлення. Доведено так само, що розвиток процесів виснаження й відновлення у тварин з різними типами вищої нервової діяльності відбувається по-різному. Великою заслугою Г. В. Фольборта в

розвитку фізіології вищої нервової діяльності було створення в Україні авторитетної фізіологічної школи [6, 8].

Із 1960 р. у цьому відділі під керівництвом А. Є. Хильченка досліджувалися фізіологічні механізми формування динамічного стереотипу, особливості утворення слідових умовних рефлексів, а також оборонних умовних рефлексів і рефлексів добування їжі у собак з різними типологічними особливостями вищої нервової діяльності. За допомогою розробленої А. Є. Хильченком методики вивчені рухливість нервових процесів і працездатність головного мозку в людей різного віку, зміни стану вищої нервової діяльності людини під впливом стомлення, високогір'я, навчальних навантажень та ін.

Під керівництвом В. О. Трошихіна виконаний ряд робіт з вивчення формування типу нервової системи в онтогенезі, впливу на цей процес статевих і кортикостероїдних гормонів (1968-1971). В. В. Сирітським вивчені особливості різних вегетативних реакцій при виробленні умовних рефлексів у собак з різними типами

нервової системи (1966-1975).

Створювались експрес-методи і апаратура для дослідження основних властивостей вищої нервової діяльності тварин і людини. Так, уперше були розроблені критерії й методи оцінки напруженості пілота в системі «пілот – літак» з різним рівнем автоматизації, проведене вивчення режимів праці водіїв міських автобусів і таксі. Стало можливим визначити фізіологічні критерії профвідбору водіїв автомобіля й розподілу їх по видах автотранспорту, профвідбору телефоністок і радіотелеграфістів, робітників гальванічних цехів. Результати цих робіт використовувались при вирішенні питань, пов'язаних із профвідбором і профорієнтацією, ергономікою й інженерною психологією.



**В.П.Протопопов
(1880-1957)**

Великий внесок у розвиток фізіології вищої нервової діяльності в Україні був зроблений В. П. Протопоповим (1950-1957 р.р.). Створений ним метод утворення умовних рефлексів у руховій сфері дозволив поширити вивчення умовних рефлексів на величезну за обсягом й значенням сферу рухових функцій. Розвиток ним концепції

про структуру моторної навички, реакції подолання, принцип «стимул - перешкода» мають велике значення для розуміння складних форм вищої нервової діяльності. В Інституті фізіології ім. О. О. Богомольця

В. П. Протопоповим і його учнями були виконані важливі роботи щодо фізіологічного аналізу абстрактного мислення в здорових людей і психічно хворих. Задля цього були створені нові методики дослідження тимчасових зв'язків на високому рівні відволікання й узагальнення, що дозволили більш диференційовано визначати функції другої сигнальної системи, її типологічні особливості й характер порушень при психічній патології [6, 8].



**А.І.Ємченко
(1893-1964)**

А. І. Ємченко (1945-1960) провів детальне вивчення значення факторів простору й часу в умовнорефлекторній діяльності, виявив участь рухового аналізатора при виробленні й здійсненні умовних рухів у просторі й показав роль проміжків часу як складового компонента умовного подразника в умовнорефлекторній діяльності.

Вивчаючи значення різних



**П.Г. Богач
(1918-1981)**

ядер гіпоталамуса в регуляції діяльності органів травлення, П. Г. Богач (1970) разом із групою співробітників Інституту фізіології вперше встановив роль гіпоталамічних механізмів у регуляції секреторної діяльності підшлункової залози, жовчосекреторної і жовчовидільної функції печінки, а також усмоктування харчових речовин і солей у кишці. Були встановлені закономірності взаємин гіпоталамуса, структур лімбічної системи й кори великих півкуль мозку в регуляції діяльності травного тракту, роль центрів гіпоталамуса й структур лімбічної системи мозку в регуляції кількісного споживання їжі й води, а також локалізація центру споживання води в гіпоталамусі [6, 8].



Є.А.Макій

У другій половині ХХ століття були отримані цінні для вітчизняної нейробіології матеріали.

Науково-дослідницька робота Дніпропетровського університету у 1967-1988 роках була присвячена вивченню нейрогуморальних механізмів регуляції вісцеральних функцій та

**С.М. Поповкін****І.І. Ільїн
(1931)**

вивченню фізіологічних механізмів трофічних впливів нервової системи на структури спинного і довгастого мозку та їх роль у адаптивних процесах при вісцеро-соматичних взаємовідносинах. Із 1985 по 1993 роки під керівництвом проф. І. Я. Сердюченко наукові інтереси були зосереджені на вивченні механізмів нерво-трофічних впливів, дії виключення периферії на стан нервових центрів. У 1993 році була захищена докторська дисертація С. А. Макия «Нейрофізіологічні механізми спинальної гіперрефлексії після ушкодження периферійних і центральних відділів нервової системи».

В Одеському університеті у 1970 році під керівництвом С. М. Поповкіна вивчаються еферентні зв'язки орбіто-фронтальної кори мозку, а із 1974 року науковим напрямком під керівництвом І. І. Ільїна стає вивчення морфологічних проявів адаптації різних відділів ЦНС, органів і тканин до несприятливих факторів у морських рейсах.

В лабораторії нейрогістології Луганського національного університету із 1963 року



**С.М.Діонесов
(1901-1984)**



**О.А.Виноградов
(1942)**



**О.О.Виноградов
(1976)**

проводились дослідження особливостей будови й діяльності центральної нервової системи людини та тварин, зокрема, коркових ядер рухового й зорового аналізаторів. У 1965-1976 роках під керівництвом проф. С. М. Діонесова проводилися дослідження у галузі фізіології болю, а саме вивчення особливостей впливу больових подразнень на організм у процесі онто- і філогенезу.

Із 2000 року під керівництвом проф. О. А. Виноградова наукові інтереси були зосереджені на вивченні механізмів розвитку та усунення гострого вазо генного набряку-набухання головного мозку. У 2001 році була захищена кандидатська дисертація О. О. Виноградова «Морфофункціональні механізми розвитку венозного повнокрів'я в аденогіпофізі при порушенні пульсового тиску у печеристих синусах» (експериментальна робота). Із 2011 року наукові дослідження доцента О. О. Виноградова присвячені вивченню механізмів розвитку ендотеліальної дисфункції при черено-мозковій травмі. У цей час у Луганському національному

університеті під керівництвом проф. О. А. Виноградова наукові дослідження присвячені питанням комп'ютерного моделювання імплантації трипанакціонних та травматичних отворів склепіння черепа; вивчається краніотопографія черепа у віковому аспекті.

На базі Львівського національного медичного університету імені Данила Галицького за ініціативним планом протягом 2003-2007 років у рамках національної програми “Здоров'я нації” виконувалася НДР на тему: “Актуальні проблеми неврологічної патології (розсіяний склероз, церебро-васкулярні хвороби, епілепсія, хвороби периферійної нервової системи), нові можливості діагностики, лікування, профілактики”.

Перевагою роботи над наявними аналогами є розробка нових діагностичних та диференційно-діагностичних критеріїв розсіяного склерозу. Вперше оцінено якість життя в українських пацієнтів із епілепсією та вказано на шляхи покращення лікувально-профілактичних заходів щодо зміни тактики лікування,

надання хворим та їх близьким психологічної допомоги, визначено соціальні пріоритети кожного хворого та засоби їх досягнення.

Сучасні дослідження у Дніпропетровському університеті були присвячені вирішенню наукової проблеми – розкриттю механізмів розвитку спинальної суперрефлексії, за якою у 2008 році А. Г. Родинським була захищена докторська дисертація за темою: «Нейрофізіологічний аналіз функціонування спинного мозку в умовах особливо високої збудливості та можливості її корекції».



А.Г.Родинський

У цей час під керівництвом проф. А. Г. Родинського наукові дослідження присвячені питанням аналізу біоелектричних властивостей рефлекторних дуг спинного мозку в умовах експериментального цукрового діабету, а так само вивченню електрофізіологічних процесів у центральних і периферичних структурах спинного мозку в цих умовах. Особливим блоком досліджень з нейробіології є питання компенсаторно-адаптаційних механізмів нервової системи в умовах її травматизації.



Я.М. Шуба



Г.Г.Скибо

Розглядається динаміка ранньої постденерваційної спінальної гіперрефлексії із з'ясуванням механізмів впливу на неї глюкокортикоїдів і тестостерону. Вивчаються особливості відновлення довільних м'язових зусиль згиначів і розгиначів після ушкодження периферичних нервів.

В Інституті фізіології ім. О. О. Богомольця в 1966–2003 рр. були створені відділи фізіології кори головного мозку (акад. АН УРСР П. М. Серков), нервово-м'язової фізіології (акад. АН УРСР М. Ф. Шуба, нині – проф. Я. М. Шуба), фізіології вегетативної нервової системи (акад. АН УРСР В. І. Скок), фізіології стовбура мозку (проф. Ю. П. Лиманський), фізико-хімічної біології клітинних мембран (акад. НАН України О. О. Кришталь), нейрохімії (проф. М. К. Малишева), цитології (проф. Г. Г. Скибо), нейронних мереж (акад. НАН України Н. С. Веселовський, нині – проф. С. О. Федулова).

На даний час ці відділи об'єднані в сектори молекулярної фізіології та нейрофізіології й утворюють потужний міжнародний науковий центр, який проводить пріоритетні дослідження фізико-

хімічних основ організації біологічних систем, проблем нейрофізіології, нейрохімії та нейроморфології [4].

Такий далеко неповний огляд перебігу анатомо-фізіологічних досліджень в університетах і науково-дослідних інститутах України.

Рекомендована література

1. *Азимов А.* Краткая история биологии / А. Азимов. – М. : Мир, 1967. – 75 с.
2. *Анохин П. К.* От Декарта до Павлова / П. К. Анохин. – М. :Медгиз, 1994. – 109 с.
3. *Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет.* – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1968. – 399 с.
4. *Веселовский Н. С.* Институт физиологии им. А. А. Богомольца НАН Украины – флагман исследований молекулярной и клеточной физиологии мозга (к 75-летию основания института) / Н. С. Веселовский, Ю. П. Лиманский, А. Н. Шевко // *нейрофизиология / neurophysiology.* – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 99–112.

5. *Зіменковський Б. С.* Професори Львівського Національного Медичного Університету імені Данила Галицького: 1784 – 2009 / Б. С. Зіменковський, М. Р. Гжегоцький, О. Д. Луцик. – Львів : Наутілус, 2009. – 472 с.

6. *История Академии наук Украинской ССР* /Б. Е. Патон и др. – К. : Наукова думка, 1979. – 835 с.

7. *История биологии с начала XX века до наших дней* / Е. Б. Бабский и др. – Т.2. – М.: Наука, 1975. – 659 с.

8. *Физиологические научные школы в СССР.* – Л: Наука, 1988. – 368 с.

РОЗДІЛ 1.

- АНАТОМІЯ
- НЕРВОВОЇ
- СИСТЕМИ

ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЦЕНТРАЛЬНУ НЕРВОВУ СИСТЕМУ

Нервова система, *systema nervosum*, відіграє основну роль у регулюванні всіх проявів життєдіяльності організму і його поведінці. Вона контролює й координує роботу різних органів і різних систем органів, поєднуючи їх тим самим у цілісний, функціонально єдиний організм. Важливою функцією нервової системи є забезпечення взаємодії між організмом і довкіллям. За допомогою органів чуття і спеціальних чуттєвих нервових закінчень, розміщених у шкірі, внутрішніх органах і скелетних м'язах, нервова система постійно одержує інформацію про стан зовнішнього й внутрішнього середовища. Таким чином, діяльність нервової системи, з одного боку, спрямована на інтеграцію роботи всіх частин організму, а з іншого боку – на взаємини організму

з навколишнім середовищем і на регуляцію цих взаємин [10, 16].

Функціонування нервової системи пов'язане зі сприйняттям і обробкою різноманітної сенсорної інформації, а також інформаційним обміном між різними частинами організму й зовнішнім середовищем. Передача інформації між нервовими клітинами здійснюється у формі нервових імпульсів. Нервові імпульси виникають у сенсорних нейронах як результат активації їх сприймаючих структур, які називаються *рецепторами*. За допомогою зв'язків, що забезпечують передачу нервових імпульсів між нервовими клітинами, здійснюється вибіркоче об'єднання (інтеграція) рецепторного апарата та ефекторного апарата, яке реалізує відповідну реакцію організму.

Нервова система має також пам'ять – здатність зберігати й накопичувати значиму для організму інформацію, одержувану із зовнішнього й внутрішнього середовища.

Нейрони в нервовій системі поєднуються в нервові сітки, які забезпечують складну координовану діяльність організму. Для організації нервової системи в цілому характерний принцип ієрархічної супідрядності нейронних сіток, структурно й функціонально пов'язаних з різними відділами мозку.

За топографічним принципом у нервовій системі (НС) виділяють два основних відділи:

- центральну НС, *systema nervosum centrale*, – містить скупчення нервових клітин, що носять назву центрів або ядер;

- периферичну НС, *systema nervosum periphericum*, – представлена нервами, тобто відростками нервових клітин, тіла яких містяться у ЦНС.

Функціонально нервова система поділяється на соматичну й автономну. Соматичний відділ нервової системи іннервує тіло й деякі внутрішні органи. Автономний відділ складається із симпатичної, парасимпатичної та метасимпатичної частин, які включають скупчення клітин, розташованих у головному й спинному мозку, вузли, сплетіння й нерви, що іннервують внутрішні органи [10, 16].

Нервова система:

Центральна НС

- головний мозок;
- спинний мозок

Периферична НС:

а) соматична НС

- 12 пар ч.м.н.;
- 31 пара с.м.н.

б) автономна НС

- симпатична НС;
- парасимпатична НС;
- метасимпатична НС.

Центральна нервова система складається зі спинного й головного мозку. Спинний мозок лежить у каналі хребта, а головний мозок – усередині мозкового черепа. На розрізі спинного й головного мозку розрізняють ділянки темнішого забарвлення – це сіра речовина й ділянки білого кольору – це біла речовина мозку. *Сіра речовина* (*substantia grisea*) являє собою скупчення тіл нервових клітин і дендритів. *Біла речовина*

(substantia alba) складається з відростків нервових клітин (аксонів), покритих мієліною оболонкою, які утворюють провідні шляхи.

Нервова система складається з нервової тканини. Тканина – це сукупність клітин і міжклітинної речовини, схожих за будовою, походженням й виконуваними функціями. Особливістю нервової тканини є майже повна відсутність міжклітинної речовини. Нервова тканина складається з нейронів і допоміжних клітин – нейроглії.

НЕЙРОГЛІЯ

Нейроглія, neuroglia – це аморфна речовина, яка оточує нейрони. Вона складається з особливого роду клітин. Оточуючи нейрони, вона сприяє реалізації специфічної функції нервових клітин. У деяких відділах нервової системи клітин нейроглії в 10 разів більше, ніж самих нейронів. Нейроглія складається із клітин різної форми й розмірів і виконує такі функції: захисну, опорну, трофічну (бере участь в обміні речовин). Нейроглія підрозділяється на макроглію й мікроглію. *Макроглія*, як і нейрони, утворюється із ектодерми, а *мікроглія* розвивається із мезодерми і є похідним мезенхіми. До складу макроглії входять епендима, астроглія й олігодендроґлія [1, 15].

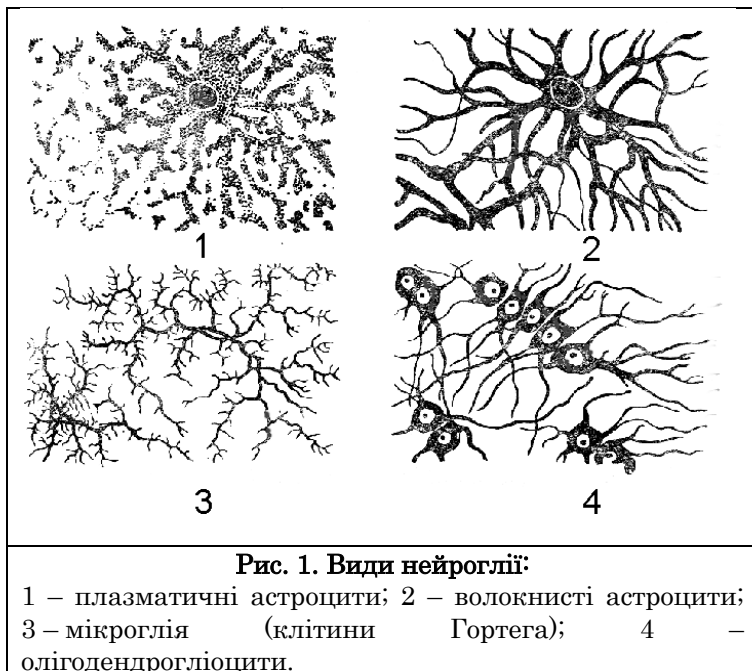
Астроглія у процесі ембріонального гістогенезу виникає пізніше, ніж епендима. У нервовій тканині вищих хребетних астроглія виконує ряд важливих функцій. Астроглія складається із клітин – *астроцитів* (astron – зірка), названих так тому, що від них радіально відходять

численні відростки. Деякі відростки закінчуються кінцевою ніжкою на поверхні кровоносних судин. Ядра астроцитів зазвичай мають овальну форму, вони великі й розташовуються в перикаріоні. Цитоплазма перикаріонів світла й бідна органοїдами. З органοїдів трапляються рибосоми, цистерни гладкої ендоплазматичної сітки, дрібні мітохондрії. Цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки відсутні. Із клітинних включень спостерігаються глибоки глікогену [1, 15].

Розрізняють два види астроцитів: протоплазматичні, або коротковиросткові (плазматичні), і фібрилярні, або волокнисті (рис.1).

Протоплазматичні астроцити мають численні розгалужені, розбіжні в усі боки від перикаріону короткі відростки. Ці астроцити трапляються головним чином у сірій речовині головного й спинного мозку; вони не утворюють волокон, а переплетенням своїх відростків формують сіткоподібний каркас, або строму, в якій містяться нейрони. У білій речовині головного й спинного мозку містяться переважно *фібрилярні*, або *волокнисті, астроцити*, які відрізняються тим, що мають не настільки численні, але досить довгі й тонкі відростки, які утворюють пучки волокон. Відростки астроцитів цього виду заповнюють також весь простір між тілами й відростками нервових клітин і утворюють густу сітку, у якій лежать нейрони. Відростки волокнистих астроцитів підходять до кровоносних капілярів і утворюють суміжні гліальні периваскулярні мембрани, здійснюючи трофічну функцію стосовно нейронів. Відростки астроцитів утворюють також

суміжний шар на поверхні головного й спинного мозку – суміжну мембрану м'якої мозкової оболонки, яка прилягає до базальної мембрани.



Астроцити виконують такі функції:

- служать опорою для нейронів;
- забезпечують репарацію нервів після ушкодження;
- ізолюють і поєднують нервові закінчення;
- беруть участь у метаболічних процесах.

Наразі відкинуті колишні уявлення про те, що астроцити утворюють частину гематоенцефалічного бар'єра або що вони беруть участь у транспорті

живильних речовин від кровоносних судин до нервових клітин.

Олігодендроглія складається із клітин, які називаються *олігодендрогліоцитами*. Вони містяться у сірій і білій речовинах головного й спинного мозку, а також за межами центральної нервової системи. У сірій речовині центральних відділів нервової системи вони тісно прилягають до тіл нейронів, у білій речовині розміщуються рядами або групами, а за межами центральної нервової системи супроводжують відростки нервових клітин і їх кінцеві апарати і відомі під назвою *шванівських клітин* або *нейролемоцитів*. Клітини олігодендроглії дрібніші, ніж астроцити. Від їхніх тіл відходять нечисленні тонші й коротші, деревоподібно розгалужені відростки, що й обумовило їхню назву. Вони не утворюють синапсів. Форма олігодендроцитів овальна або така, що наближається до кубічної, ядро кругле, світле, з одним ядрцем [1, 15].

Найкраще в них розвинена ендоплазматична сітка. У центральній нервовій системі олігодендроцити розміщуються навколо нейронів і їх відростків, щільно контактуючи з ними й утворюючи навколо них капсули та оболонки. Олігодендроцити синтезують речовину білого кольору липоїдної природи, що називається *мієліном*. Останній входить до складу плазмолемі олігодендроцитів, і йому властиві гарні ізоляційні властивості. Ізолюючи відростки нервових клітин, олігодендроцити перешкоджають розсіюванню нервового збудження. Крім того, олігодендроцити беруть участь у живленні нейронів і водному

обміні мозку, оскільки завжди контактують із кровоносними судинами й, за деякими даними, разом з астроцитами беруть участь у зберіганні слідів збудження в нервовій системі. Припускають, що вони симбіотично пов'язані з деякими нервовими клітинами, здійснюючи з ними складний метаболічний обмін.

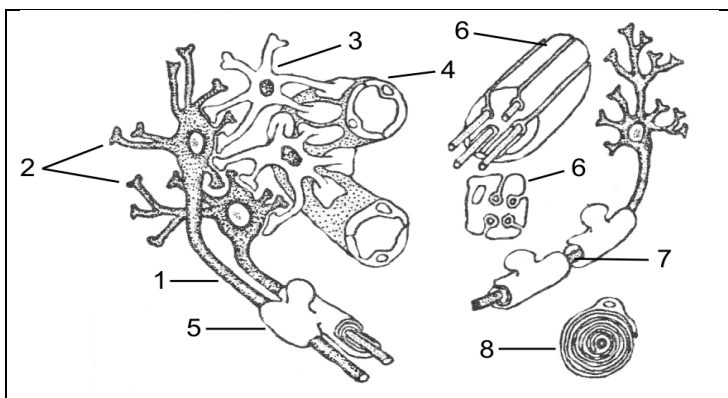


Рис. 2. Нейроглія:

1 – аксон; 2 – дендрити; 3 – астроцит; 4 – кровоносний капіляр; 5 – олігодендрогліоцит; 6 – шванівська оболонка; 7 – перехоплення Ранв'є; 8 – мієлінова оболонка.

Мікроглія представлена клітинами мікроглії, або клітинами Гортгега, які відрізняються від клітин макроглії малими розмірами, а також функціонально. Ці клітини мають багате хроматином овальне або подовжене ядро, у якому розміщується кілька ядерець. Клітини мікроглії мають відносно невеликі деревоподібні відростки. У перикаріоні звертають на себе увагу значні розміри комплексу Гольджі. У

нормальному стані клітини мікроглії розміщуються поодиноці в різних відділах центральної нервової системи й мають описану вище будову, але при подразненні можуть змінювати свою форму, округляються і набувають здатність до амебоїдного руху та фагоцитозу. Якщо в нервовій системі виникають пошкодження, ці клітини проліферують, рухаються до вогнища ураження й перетворюються у великі макрофаги, які видаляють і фагоцитують продукти розпаду. Ці особливості клітин мікроглії, що нагадують клітини гістіоцитів пухкої неоформленої сполучної тканини, обумовили їх іншу назву – *гістіоцити головного мозку*. Функція клітин мікроглії полягає не тільки у фагоцитозі залишків загиблих нервових клітин і сторонніх часток, але й у запасанні жиру [1, 15].

Найдавнішим видом макроглії є *епендима* (ependyma – верхній одяг). Клітини епендими називаються *епендимоцитами*. Епендима найкраще розвинена в нижчих хребетних, а також у вищих хребетних на ранніх стадіях розвитку нервової системи, під час диференціації клітин нервової трубки. На цій стадії розвитку епендимоцити вищих хребетних виконують роль структур, які вистилають і обмежують мозкову порожнину. Крім цього, епендимоцити виконують роль опорних структур, тому що їхні відростки утворюють каркас, або строму, у проміжках якої розвиваються нейрони. У нижчих хребетних ці структурні та функціональні особливості епендими зберігаються протягом усього онтогенезу, а в людини і вищих хребетних тварин опорні функції

надалі беруть на себе інші клітини макроглії, а епендима лише вистилає, подібно епітелію, порожнину спинномозкового каналу й порожнини шлуночків головного мозку (рис.3).

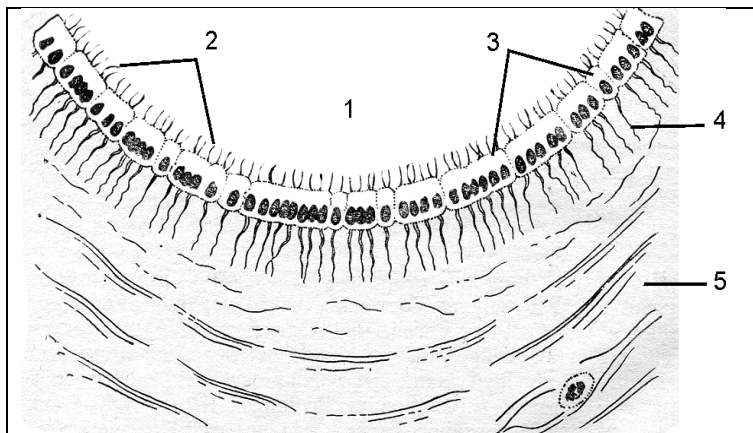


Рис. 3. Епендима:

1 – спинномозковий канал; 2 – війки й мікрроворсинки епендимокитів ; 3 – епендимокити; 4 – відростки епендимокитів; 5 – сіра речовина спинного мозку.

Клітини епендими розташовуються в один ряд і мають призматичну або кубічну форму. Базальний кінець епендимокитів звужується, і від нього відходить цитоплазматичний відросток, що йде радіально в глиб нервової тканини й закінчується невеликим стовщенням. Відростки епендимокитів, з'єднуючись між собою, утворюють зовнішню суміжну мембрану, яка обмежує порожнину нервової трубки. У нижчих хребетних шар епендими утворює каркас нервової тканини. Від цитоплазми епендимокитів, спрямованої у бік

порожнини спинномозкового каналу й порожнин шлуночків мозку, відходять війки, яких може бути до 40 штук на одну клітину.

Ядра епендимоцитів овальні, багаті хроматином. У цитоплазмі клітин багато мітохондрій, добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка й комплекс Гольджі. З'єднуються між собою епендимоцити за допомогою замикаючих пасочків, десмосом і пасочків злипання. З віком кількість війок на вільній поверхні епендимоцитів зменшується, потім майже скрізь вони зникають і спостерігаються лише у водопроводі середнього мозку. Замість війок на вільній поверхні епендимоцитів зберігаються лише вирости цитоплазми [1, 15].

Базальна частина плазмалеми епендимоцитів утворює глибокі й численні складки, що свідчить про активне перенесення речовин цими клітинами. Клітини епендими активніше від нейронів синтезують білки, а деяким з них властива секреторна діяльність. За сучасними уявленнями, епендимоцити поряд із судинними сплетеннями шлуночків головного мозку беруть участь в утворенні й русі спинномозкової рідини.

НЕЙРОН

Нервова клітина – нейрон – основна структурна й функціональна одиниця нервової системи.

Нейрон, neuron – це складноутворена, високодиференційована нервова клітина, яка сприймає подразнення, переробляє його в

нервовий імпульс і передає до різних органів тіла (рис.4).

Ці клітини мають різну форму й розміри. У нейроні розрізняють тіло та відростки. Діаметр тіла нейронів коливається від 4-6 мкм до 130 мкм. Тіло нейрона, або сома, складається із клітинної оболонки, ядра й цитоплазми [3, 7].

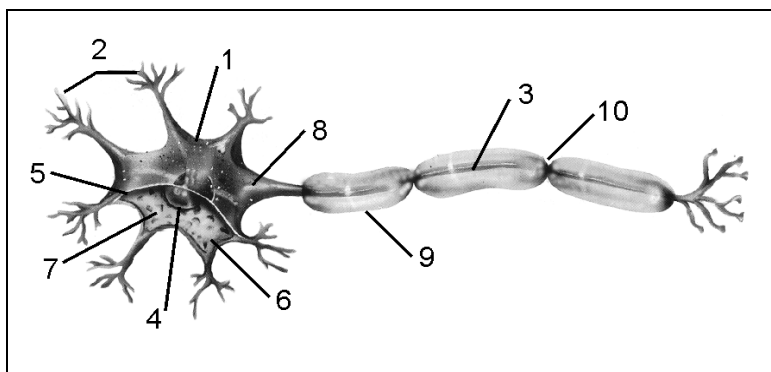


Рис. 4. Нейрон:

1 – тіло клітини; 2 – дендрити; 3 – аксон; 4 – ядро; 5 – нейролема; 6 – нейроплазма; 7 – речовина Ніссля; 8 – аксонний горбок; 9 – мієлінова оболонка; 10 – перехоплення Ранв'є.

Зовні нейрон покритий нейролемою, яка забезпечує транспортну й рецепторну функції, а також проведення нервового імпульсу. Ядро займає центральне положення, містить мало хроматину й тому має вигляд світлозабарвленого. Ядерце, навпаки, різко забарвлюється.

Нейроплазма складається із гіалоплазми з органелами й включеннями. До мембранних органел належать мітохондрії, лізосоми, апарат

Гольджі й ЕПС. Гранулярна ЕПС складається із мембран з фіксованими рибосомами. Комплекси таких мембран під світловим мікроскопом видимі як особлива «тигроїдна» речовина (речовина Ніссля). Вона відображає активність білково-синтетичних процесів у клітині. До немембранних органел належать мікротрубочки, мікрофіламенти й мікрофібрили. Мікрофібрили, або нейрофібрили, пронизують плазму клітини й утворюють її опорний апарат – цитоскелет.

Від нервових клітин відходять відростки, кінці яких спеціалізовані відповідно до виконуваної клітиною ролі. Довжина відростків розрізняється: від декількох мікронів до 1-1,5 м.

Відростки нервової клітини поділяються на 2 типи:

1) *аксони* – це довгі відростки, сильно розгалужені на кінці, які передають збудження від тіла клітини; аксон завжди один, його довжина може досягати до 1 м. Цитоплазма аксона обмежена мембраною й містить мікротрубочки, мітохондрії ЕПС, синаптичні пухирці й щільні тільця. Початковий сегмент аксона – *аксонний горбок* – найбільш збудливий і є місцем генерації нервових імпульсів. Кінцевий сегмент аксона – *тілодендрій* – закінчується групою тонких розгалужень. Далі тілодендрії переходять в тонкі гілочки – *аксонні закінчення*, а кожне з цих закінчень – у *кінцеве нервово тільце*. Розгалуження аксона беруть участь в утворенні синапси. На деякій відстані від соми в аксона з'являється мієлінова оболонка. Мієлінова тканина має консистенцію жиру й – для неозброєного ока –

біле забарвлення. Тому сукупність аксонів і утворює білу речовину, яка складається із провідних шляхів спинного й головного мозку;

2) *дендрити* – це короткі, сильно розгалужені відростки, по яких нервовий імпульс приходить до тіла нервової клітини. У них входять тигроїдні зерна й нейроплазма. Дендрити утворюють конвергентну систему збору інформації. Для дендритів характерним є наявність шипиків – тонких відростків довжиною 2-3 мкм. Шипики є місцем синаптичного контакту дендритів.

Нейрони діляться за будовою та функціями.

За будовою виділяють (рис.5):

- уніполярний нейрон;
- псевдоуніполярний нейрон;
- біполярний нейрон;
- мультиполярний нейрон;
- нейрон без осьового циліндра.

Уніполярний нейрон – має кулясте тіло, від якого в боки відходять невеликий відросток (майбутній аксон) та дрібні гілочки. Трапляється в нервовій трубці зародка.

Псевдоуніполярний нейрон – є різновидом біполярного нейрона. Від кулястого тіла відходить один відросток, що ділиться у вигляді літери Т на дві довгі гілки, одна із яких спрямовується в ЦНС, інша – на периферію. Трапляється в спинальних гангліях і чутливих гангліях черепномозкових нервів.

Біполярний нейрон – має довгасте тіло, з кожного боку якого відходить відросток, що має із функціональної й структурної точки зору характер аксона. Периферична гілка закінчується

дендритом. Трапляється в сітківці, статоакустичних гангліях.

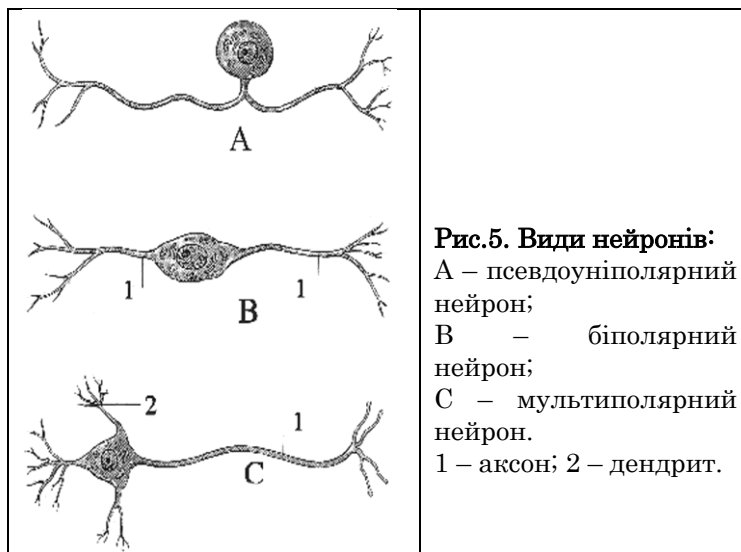


Рис.5. Види нейронів:

A – псевдоуніполярний нейрон;

B – біполярний нейрон;

C – мультиполярний нейрон.

1 – аксон; 2 – дендрит.

Мультиполярний нейрон – найпоширеніший тип. Складається з тіла, аксона та численних дендритів.

Нейрони без осьового циліндру – містяться у центральній нервовій системі, мають невеликі розміри. У цих нейронів відсутні аксони. Їх функції мало вивчені.

За виконуваними функціями нейрони поділяють на:

1) чутливі, аферентні (доцентрові) – несуть збудження від рецепторів у ЦНС;

2) рухові, еферентні (відцентрові) – передають збудження від ЦНС до робочого органа;

3) проміжні, або вставні, – з'єднують між собою аферентні й еферентні шляхи.

Між нейронами й кров'ю в головному та спинному мозку існує бар'єр, що називається *гематоенцефалічним*. Він забезпечує вибіркоче надходження речовин із крові до нейронів. Він виконує захисну функцію, тому що забезпечує сталість фізико-хімічних властивостей спинномозкової рідини, що дуже важливо для нормального функціонування тканини мозку [3, 7].

НЕРВОВЕ ВОЛОКНО

Нервове волокно, neurofibra – це відросток нейрона, вкритий оболонкою. Діаметр нервового волокна коливається від 0,5 до 1700 мкм, довжина може перевищувати 1 м. Виділяють такі типи нервових волокон:

- безм'якотні, або безмієлінові, – це нервові відростки, вкриті тільки шванівською оболонкою;

- м'якотні, або мієлінові, – це відростки вкриті шванівською і мієліновою оболонками.

Безмієлінові нервові волокна поширені переважно у внутрішніх органах тіла людини й ссавців. Вони побудовані примітивніше, ніж мієлінові нервові волокна. До складу безмієлінового нервового волокна входять від 7 до 12 відростків нервових клітин, які втиснені у шванівську клітину й оточені плазмалемною останньої (рис.2). Зовні безмієлінове нервове волокно вкрите тонкою сполучнотканинною базальною мембраною. Шванівські клітини відрізняються від олігодендрогліоцитів центральних відділів нервової системи тим, що

позбавлені коротких деревоподібних відростків. Вони розміщуються ланцюжками, одна за одною уздовж відростків нервових клітин. Оскільки відростки нервових клітин втиснені в цитоплазму шванівських клітин у різному ступені, то плазмалема останніх, природно, також у різному ступені ізолює окремі осьові циліндри. Це дозволяє відросткам нервових клітин переходити з одного безм'якотного волокна в інше. Відростки нервових клітин, які повністю занурені в цитоплазму шванівських клітин, начебто підвішені на подвійній складці плазмалеми останніх. Це утворення носить найменування *мезаксона*. Оскільки відростки нервових клітин оточені плазмалемою шванівських клітин тільки один раз, то нервовий імпульс при проходженні розсіюється. Він проходить по безмієлінових нервових волокнах в 10 разів повільніше, ніж по мієлінових [7, 10].

Мієлінові нервові волокна спостерігаються як у центральній, так і в периферичній нервовій системі. Якщо шванівська клітина обвиває мезаксоном один відросток нервової клітини, утворюючи довкола нього багато витків, то таке нервове волокно називається *мієліновим*. Мієлінова оболонка утворюється в результаті багаторазового спірального закручування (до 100 шарів) шванівської клітини навколо осьового циліндра, при цьому ядро й цитоплазма шванівської клітини відтісняється на периферію (рис.2). Мієлінова оболонка має значну товщину й добре видима при світловій мікроскопії. Вона являє собою мезаксон – втиснуту всередину цитоплазми шванівської клітини її здвоєну

плазмалемі. Починаючи з мезаксона, обидві плазмалемі шванівської клітини зливаються своїми поверхневими білковими шарами в один шар, який має вигляд суцільної електронно-щільної лінії, по обидва боки якої розміщуються світлі ліпідні шари. За ліпідними шарами йде загальний білковий шар. Таке злиття двох плазмалем шванівської клітини називається *мієліновою пластинкою*. Кількість мієлінових пластинок, що обвивають осьовий циліндр, може досягати двадцяти.

Оскільки плазмалема й утворений нею мезаксон шванівської клітини мають у своєму складі ліпоїд мієлін, то така оболонка одержала назву *мієлінової*.

Мієлінові оболонки нервових волокон у межах центральної нервової системи мають таку ж будову, як і в периферичній, однак у головному й спинному мозку вони утворені олігодендроцитами й частково астроцитами і не покриті зовні тонкою сполучнотканинною базальною мембраною.

За межами центральної нервової системи шванівські клітини слідує одна за іншою уздовж м'якотного нервового волокна, однак при переході від однієї шванівської клітини до іншої мієлінова оболонка переривається. У місці контакту шванівських клітин мієліну немає, і нервові волокна звужуються. Ці звуження носять назву *перехоплень Ранв'є*, або вузлів нервового волокна. Довжина кожного перехоплення Ранв'є – від 0,5 до 2,5 мкм [7, 10].

Вони мають велике значення для доступу до нервового волокна іонів і збільшують швидкість

проведення нервового збудження. У перехопленнях Ранв'є шванівські клітини з'єднуються між собою пальцеподібними відростками. Тут же спостерігається скупчення мітохондрій, що свідчить про підвищену активність цієї частини мієлінового волокна.

Ділянка між перехопленнями Ранв'є називається *міжвузловим сегментом*. У межах міжвузлового сегмента нервового волокна мієлінова оболонка буває розтягнута й розсунута цитоплазмою шванівської клітини, і при світловій мікроскопії ці місця мають вигляд світлих лейкоподібних зон, названих *насічками Шмідта – Лантермана*, або насічками мієліну. Останні відсутні в межах центральної нервової системи. Природно, що в кожному міжвузловому сегменті нервового волокна є лише одна шванівська клітина, ядро й основна маса цитоплазми якої розміщуються на периферії мієлінового нервового волокна. Наявність у мієліновому нервовому волокні тільки одного відростка нервової клітини, добре ізольованого мієліновою оболонкою, а також перехоплень Ранв'є, забезпечує швидке (до 120 м/с) і точне проведення нервових імпульсів.

Мієлінові оболонки виконують опорну, бар'єрну, можливо, трофічну й транспортну функції.

Пучки нервових волокон, оточені сполучнотканинною оболонкою – *епіневрієм* – називаються **нервом**. Епіневрій складається з пухкої неоформленої сполучної тканини, багатой колагеновими волокнами, фібробластами, жировими клітинами, кровоносними й

лімфатичними судинами. У нервових стовбурах, що мають значну товщину, від зовнішньої оболонки нерва відходять усередину його тонкі прошарки пухкої неоформленої сполучної тканини, які розділяють нерв на пучки. Кожний такий пучок оточений зовнішньою сполучнотканинною оболонкою – *периневрієм*. Спрямовані усередину вирости периневрію (*ендонеурій*) ділять пучок нервових волокон на більш дрібні пучки. Нервові волокна й найдрібніші пучки оточені прозорими й тонкими оболонками – периневральними піхвами, утвореними плоскими клітинами нейроглії.

Нерви ділять на три типи залежно від того, у якому напрямку вони передають імпульси:

- аферентні, або сенсорні (нюховий, зоровий, слуховий);
- еферентні, або рухові (око руховий, відвідний, блоковий);
- змішані – передають імпульси в обох напрямках (трійчастий, блукаючий, всі спинномозкові нерви).

СИНАПС

Синапс, synapsis (від грецьк. стуляю, з'єдную) – це структури, що з'єднують аксонне закінчення одного нейрона з тілом іншого.

У структурі синапсів виділяють пресинаптичну та постсинаптичну мембрани, синаптичну щілину й синаптичні пухирці.

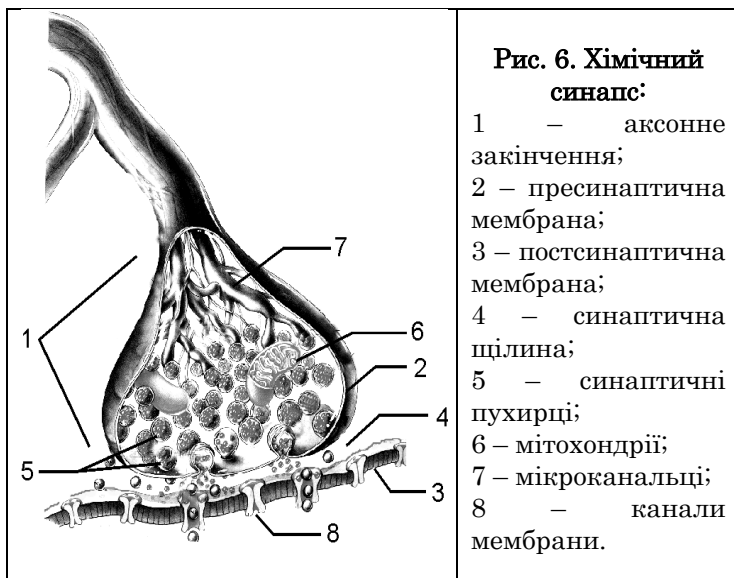
За особливостями анатомічної будови синапси діляться на електричні й хімічні [7, 10].

Електричний синапс за своєю ультраструктурою відрізняється симетричністю й тісним контактом обох мембран. Фізіологічні й морфологічні спостереження показують, що звужена синаптична щілина в місці електричного контакту перекрита тонкими каналцями, які роблять можливим швидке просування іонів між нервовими клітинами. В електричних синапсах часто трапляються синаптичні пухирці, як у пре- так і постсинаптичних закінченнях. В електричних синапсах не буває синаптичної затримки й електрична передача відбувається в обох напрямках. У ссавців електричні синапси були описані тільки в деяких ділянках ЦНС, тоді як у нижчих тварин вони трапляються значно частіше.

Хімічний синапс являє собою специфічний несиметричний контакт між клітинними мембранами (рис.6). Передача нервового імпульсу здійснюється тільки в одному напрямку – із пресинаптичної мембрани на постсинаптичну. Хімічний синапс складається з таких компонентів: пресинаптичне закінчення, синаптичний комплекс, синаптична щілина, субсинаптична мембрана, постсинаптична мембрана.

Пресинаптичне закінчення являє собою розширення на кінці аксона, у якому містяться такі структури:

- синаптичні пухирці – гранулярні й агранулярні – різних розмірів, що містять біологічно активні речовини – медіатори;
- мітохондрії;
- мікроволоконця;
- цистерни гладкого ЕПР.



Синаптичний комплекс являє собою частину пресинаптичної мембрани й синаптичної щілини разом зі згуртуванням синаптичних пухирців.

У середині оболонки пресинаптичної мембрани зосереджений осміофільний матеріал, який поширюється на певну відстань між синаптичними пухирцями. Вважають, що дане утворення проводить синаптичні пухирці до мембрани, де вони шляхом екоцитозу виділяють медіатор, який міститься в них, у синаптичну щілину. Синаптична щілина в місці синаптичного комплексу трохи ширша.

Місце безпосереднього контакту з постсинаптичною мембраною називається субсинаптичною мембраною. Характерною її особливістю є наявність рецепторів до різних

медіаторів, які надходять у синаптичну щілину. Субсинаптична мембрана є електрофізіологічно незбудливою й служить посередником у передачі нервового імпульсу.

РЕФЛЕКТОРНА ДУГА

Шлях, по якому проходить нервовий імпульс від рецептора до виконавчого органа (ефектора) через ЦНС, називається *рефлекторною дугою* (рис.7) [10].

До складу рефлекторної дуги входять:

- 1) рецептор, який сприймає подразнення;
- 2) аферентне волокно, що являє собою відросток аферентного нейрона, по якому нервовий імпульс передається в центральну нервову систему;
- 3) нервовий центр, що складається із вставних нейронів, які виконують даний рефлекс;
- 4) еферентне волокно, що являє собою відросток еферентного нейрона, по якому нервовий імпульс передається до ефектора, або виконавчого органа;
- 5) ефектор, або виконавчий орган (м'яз, залоза).

За кількістю нейронів, які входять до складу рефлекторної дуги, виділяють:

- 1) двонейронну – це рефлекторна дуга, утворена всього двома нейронами (аферентним і еферентним);
- 2) багатонейронну – це рефлекторна дуга, утворена трьома й більше нейронами. Збільшення числа нейронів відбувається завдяки вставним нейронам.

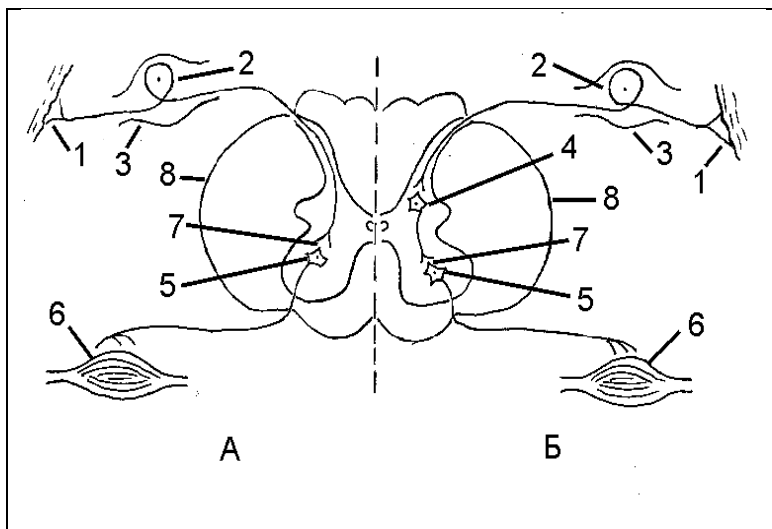


Рис. 7. Рефлексорна дуга (схематично):

А – двонейронна рефлексорна дуга; Б – трьонейронна рефлексорна дуга.

1 – рецептор; 2 – аферентний нейрон; 3 – спинномозковий вузол; 4 – вставний нейрон; 5 – еферентний нейрон; 6 – ефектор; 7 – синапс; 8 – ЦНС (спинний мозок).

За кількістю контактів (синапсів) між нейронами виділяють такі рефлексорні дуги:

1) моносинаптична – це рефлексорна дуга, між нейронами якої є один синапс;

2) полісинаптична – це рефлексорна дуга, між нейронами якої є два й більше синапсів.

Ділянка тіла (наприклад, шкіри), подразнення якої викликає певний рефлекс, називається *рефлексогенною зоною*, або *рецептивним полем рефлексу*.

СПИННИЙ МОЗОК

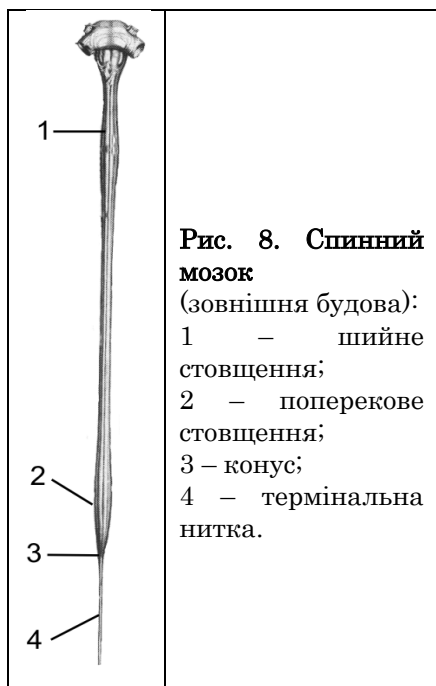


Рис. 8. Спинний мозок

(зовнішня будова):

1 – шийне стовщення;

2 – поперекове стовщення;

3 – конус;

4 – термінальна нитка.

Спинний мозок, *medulla spinalis* – розміщується в хребетному каналі. Являє собою трохи сплюснутий попереду назад, циліндричний тяж завдовжки близько 45 см у чоловіків і 41-42 см – у жінок.

Маса спинного мозку в дорослої людини дорівнює 26–38 г., а його об'єм – 28–30 см³. У центрі спинного мозку проходить канал,

який продовжується в головний мозок. Починається на рівні I шийного хребця й закінчується на рівні I-II поперекових хребців.

Спинний мозок має 2 *стовщення*: *шийне й поперекове*, *intumescencia: cervicalis; lumbalis* (рис.8). Вони утворені скупченням нервових клітин, від яких відходять нерви, що іннервують верхні й нижні кінцівки. Із цих стовщень більше поперекове, але більш диференційоване шийне, що пов'язано з більш складною іннервацією рук.

Спинний мозок закінчується звуженням у вигляді *конуса* (conus medullaris), від якого відходить *кінцева*, або *термінальна нитка* (filum terminale). Вона являє собою атрофовану частину спинного мозку. Кінцева нитка складається з оболонок спинного мозку й прикріплюється до II куприкового хребця [13, 18].

Спинний мозок має три оболонки (рис.9):

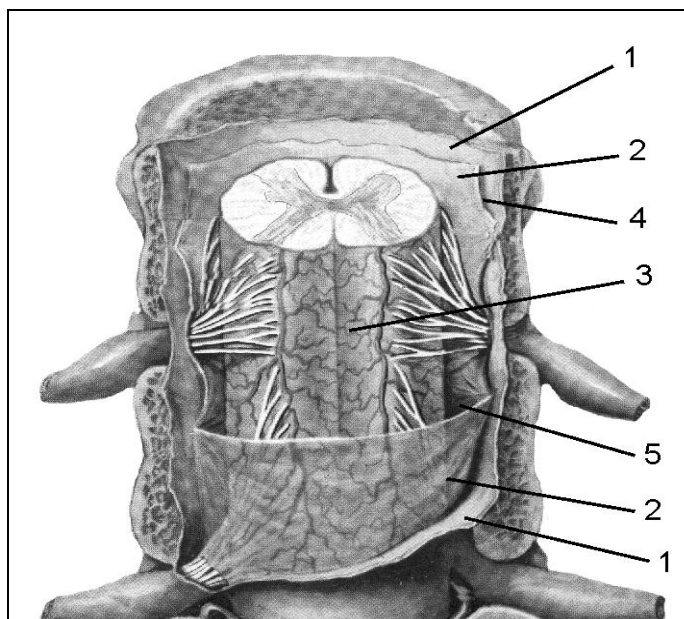


Рис. 9. Оболонки спинного мозку:

1 – тверда (фіброзна) оболонка; 2 – павутинна оболонка; 3 – м'яка (судинна) оболонка; 4 – субдуральний простір; 5 – підпавутинний простір.

1. Зовнішня – *тверда* (фіброзна) – являє собою блискучу, білуватого кольору оболонку.

Складається із щільної фіброзної тканини, з великою кількістю еластичних волокон. Має вигляд широкого довгастого мішка, циліндричної форми, який складається з 2 листків; простір між ними називається *епідуральним*.

2. Середня – *павутинна*, тонка, напівпрозора, позбавлена судин сполучнотканинна пластинка, оточуючи спинний мозок, утворює футляр.

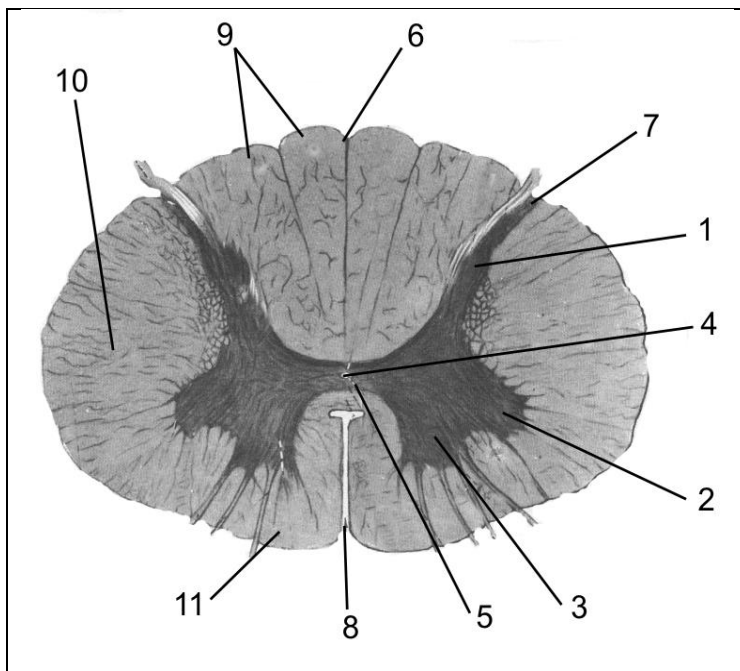
3. Внутрішня – *м'яка* або судинна (утворена пухкою сполучною тканиною, містить велику кількість кровоносних судин).

Між твердою й павутинною оболонками спинного мозку знаходяться простори у вигляді капіляроподібних «щілин» – *субдуральний простір*. Між м'якою та павутинною оболонками знаходиться *підпавутинний простір*, заповнений спинномозковою рідиною (виконує захисну функцію).

Передньою і задньою центральними (серединними) борознами спинний мозок ділиться на праву й ліву симетричні половини. Кожна половина бічними борознами ділиться на три поздовжніх канатики. Задній канатик у шийному відділі ділиться на два пучки: *пучок Голля* й *пучок Бурдаха* [13, 18].

На поперечному розрізі спинного мозку видно, що він складається із сірої й білої речовин. Сіра речовина розміщується усередині білої й за формою нагадує метелика, що летить (рис.10).

Сіра речовина являє собою скупчення тіл нейронів і їх дендритів, а біла речовина – скупчення мієлінізованих відростків – аксонів.



**Рис. 10. Спинний мозок
(внутрішня будова):**

1 – задні роги спинного мозку; 2 – бічні роги; 3 – передні роги; 4 – центральний канал; 5 – центральна проміжна речовина; 6 – задня центральна борозна; 7 – задньобічна борозна; 8 – передня центральна щілина; 9 – задні канатики; 10 – бічний канатик; 11 – передній канатик.

Сіра речовина утворює дві колони, розміщені в правій і лівій половинах спинного мозку. У його середині закладений вузький центральний канал, який проходить по всій довжині спинного мозку та утримує спинномозкову рідину. Угорі він сполучається з 4 шлуночком

довгастого мозку, а внизу, в ділянці конуса, закінчується невеликим розширенням. З віком центральний канал звужується й місцями може заростати. Сіра речовина, яка оточує центральний канал, називається проміжною речовиною [13, 18].

У сірої речовини виділяють *передні, задні й бічні роги*. Передні роги розширені, задні – загострені. Бічні роги перебувають тільки в ділянці грудних сегментів. Тому в шийному відділі сіра речовина має форму великої літери Н.

Ділянки сірої речовини, де густо розташовані клітини, називаються ядрами. Клітини задніх рогів утворюють ядра, що сприймають із тіла різні види чутливості – *соматично чутливі ядра*. Передні роги містять треті рухові нейрони, що іннервують скелетну мускулатуру – це *соматично рухові ядра*. Найбільше число ядер міститься в передніх рогах шийного стовщення. У бічних рогах закладені клітини, що іннервують вегетативні органи. Це *ядра автономної нервової системи* (рис.12).

Відростки нервових клітин, що розташовуються усередині хребетного каналу, утворюють *корінці* спинного мозку. Звідси відростки клітин чутливих ядер задніх рогів спинного мозку називають задніми корінцями. Через задні корінці збудження передається з периферії в спинний мозок, тому це чутливі корінці. Відростки клітин рухових ядер передніх рогів спинного мозку утворюють передні корінці спинного мозку. Через передні корінці збудження передається від спинного мозку до м'язів та інших органів, тому це рухові корінці [13, 18].

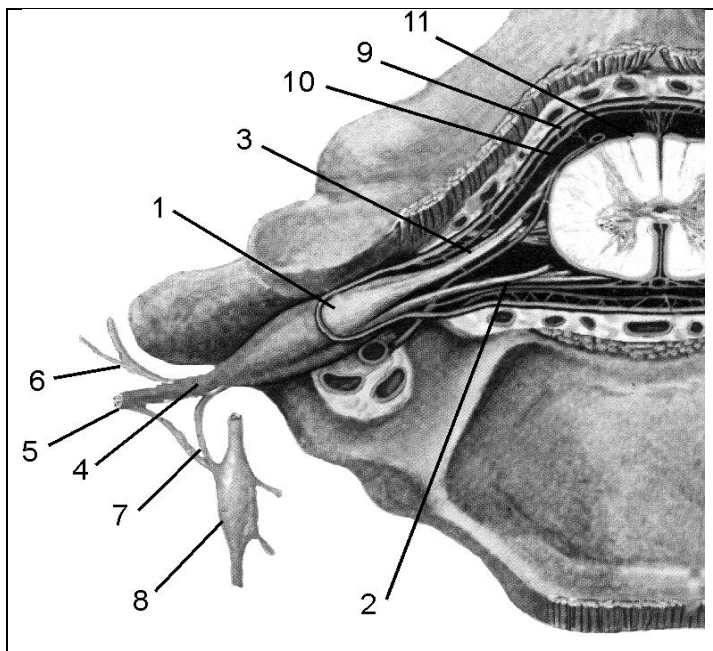


Рис. 11. Утворення спинномозкового нерва:

1 – спинномозковий вузол; 2 – передні корінці; 3 – задні корінці; 4 – стовбур спинномозкового нерва; 5 – передня гілка; 6 – задня гілка; 7 – сполучні гілки; 8 – вузол симпатичного стовбура; 9 – тверда оболонка; 10 – павутинна оболонка; 11 – м'яка оболонка.

На деякій відстані від спинного мозку руховий корінець прилягає до чутливого, і вони разом утворюють *стовбур змішаного спинномозкового нерва*. Цей стовбур дуже короткий, тому після виходу з міжхребцевого отвору він розпадається на 4 основні гілки: спинну, червну, сполучну й оболонкову. У міжхребцевих

отворах задній корінець має стовщення – спинномозковий вузол, – який містить псевдоуніполярні аферентні нейрони (рис.11).

Внаслідок того, що спинний мозок коротший за хребетний канал, місце виходу нервових корінців не відповідає рівню міжхребцевих отворів, і вони спрямовуються вниз. У поперековій частині нервові корінці спускаються паралельно термінальній нитці, облягаючи її густим пучком, що називається *кінським хвостом*.

Спинний мозок має сегментарну будову. *Сегмент* – це ділянка сірої речовини спинного мозку, якій відповідає пара передніх і задніх корінців. Тому відповідно до кількості сегментів від спинного мозку відходять 31 пара спинномозкових нервів. Виділяють 8 шийних сегментів ($C_1 - C_8$) – вони відповідають 7 шийним хребцям; 12 грудних сегментів ($Th_1 - Th_{12}$) – 9 грудним хребцям; 5 поперекових сегментів ($L_1 - L_5$) – тілам 10, 11 і верхній половині 12 грудних хребців; 5 крижових ($S_1 - S_5$) і 1 куприковий сегменти – нижній половині 12 грудного хребця й тілу 1 поперекового хребця.

Біла речовина розміщується навколо сірої речовини. Являє собою скупчення відростків нервових клітин і виконує провідну функцію. Біла речовина ділиться борознами на передні, задні й бічні стовпи (або канатики). В них розміщені провідні шляхи (рис.12).

Біла речовина складається із трьох систем нервових волокон:

- короткі асоціативні волокна – утворюють власний апарат спинного мозку, який включає

вужьку смужку білої речовини, що оточує сіру речовину. Це філогенетично старе утворення, тому що має сегментарну структуру. Здійснює безумовні рефлекси.

- довгі аферентні (чутливі) волокна;
- довгі еферентні (рухові) волокна – зв'язують спинний і головний мозок [3, 6].

Провідні шляхи, по яких збудження проходить від рецепторів до головного мозку, називаються чутливими, або *висхідними*.

Провідні шляхи, по яких збудження проходить від головного мозку до робочих органів, – рухові, або *спадні*.

Шляхи, які проводять нервові імпульси до кори великих півкуль або відходять від неї, називаються *свідомими*.

Шляхи, які проводять нервові імпульси до підкіркових структур або відходять від них, називаються *несвідомими*.

Рецептори – це спеціалізовані клітини, еволюційно пристосовані до сприйняття із зовнішнього або внутрішнього середовища організму того або іншого подразника й перетворення його з фізичної або хімічної природи у форму нервового імпульсу.

Рецептори:

Екстерорецептори

- *контактні*

(шкіра);

- *дистантні*

(органи чуття);

Інтерорецептори

- *пропріорецептори*

(опорно-руховий апарат);

- *вісцерорецептори*

(внутрішні органи).

Висхідні шляхи спинного мозку:

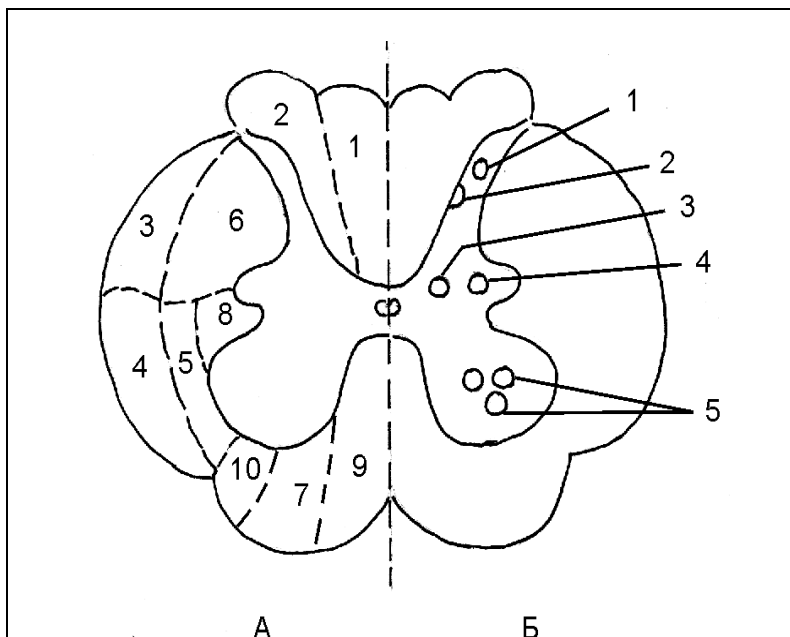
1 – тонкий провідний пучок (шлях Голля) – свідомий пропріорецептивний шлях. Проводить збудження від пропріорецепторів апарата руху нижньої частини тіла й нижніх кінцівок у кору передньої та задньої центральних звивин великих півкуль; шлях утворений аксонами чутливих клітин всіх спинномозкових вузлів, що лежать нижче 4-го грудного сегмента.

2 – клиноподібний пучок (шлях Бурдаха) – свідомий пропріорецептивний, проводить збудження від пропріорецепторів верхньої частини тіла й верхніх кінцівок у кору передньої і задньої центральних звивин великих півкуль; шлях утворений аксонами чутливих клітин всіх спинномозкових вузлів, що лежать вище 4-го грудного сегмента.

Шляхи Голля й Бурдаха забезпечують м'язово-суглобне чуття, чуття стереогнозу (впізнання предмета на дотик), визначення положення тіла в просторі, а також тактильну чутливість.

3 – дорсальний (задній) спинномозково-мозочковий шлях – несвідомий пропріорецептивний; проводить збудження від пропріорецепторів м'язів і сухожиль через клітини дорсального ядра заднього рога в кору мозочка.

4 – вентральний (передній) спинномозково-мозочковий шлях – несвідомий пропріорецептивний; проводить збудження від пропріорецепторів м'язів і сухожиль через клітини власного ядра заднього рога в кору мозочка. Бере участь у несвідомій координації рухів.



Мал. 12. Внутрішня будова спинного мозку (схематично):

А – провідні шляхи спинного мозку: 1 – тонкий пучок; 2 – клиноподібний пучок; 3 – задній спинномозково-мозочковий шлях; 4 – передній спинномозково-мозочковий шлях; 5 – спинномозково-таламічний шлях; 6 – бічний пірамідний шлях; 7 – передній пірамідний шлях; 8 – червоноядерно-спинномозковий шлях; 9 – покрівельно-спинномозковий шлях; 10 – переддверно-спинномозковий шлях.

Б – ядра сірої речовини спинного мозку: 1 – власне ядро заднього рога; 2 – дорсальне ядро заднього рога; 3 – латеральне проміжне ядро; 4 – медіальне проміжне ядро; 5 – рухові ядра переднього рога.

5 – *спинномозково-таламічний (спиноталамічний) шлях* – екстерорецептивний

несвідомий; проводить збудження від екстерорецепторів шкіри через клітини медіального проміжного ядра в кору задньої центральної звивини великих півкуль; шлях больової, температурної й тактильної чутливості.

Спадні шляхи спинного мозку. Рухові (спадні) шляхи проводять збудження від головного мозку до рухових нейронів передніх рогів сірої речовини спинного мозку, а звідти, до робочих органів.

6 – *бічний кірково-спинномозковий (пірамідний) шлях* – свідомий, починається від великих пірамідних клітин Беца передньої центральної звивини, а потім іде в бічному канатику спинного мозку.

7 – *передній кірково-спинномозковий (пірамідний) шлях* – свідомий, починається від великих пірамідних клітин Беца передньої центральної звивини, а потім спускається по передньому канатику спинного мозку.

8 – *червоноядерно-спинномозковий (руброспинальний) шлях* – несвідомий еферентний; проводить збудження від червоних ядер середнього мозку до рухових нейронів передніх рогів спинного мозку, утворений аксонами клітин червоних ядер.

9 – *покрівельно-спинномозковий (тектоспинальний) шлях*, утворений аксонами клітин ядер чотиригорбкової пластинки середнього мозку, проводить збудження від горбків чотиригорбикової пластинки до рухових нейронів передніх рогів спинного мозку – до м'язів; шлях бере участь у здійсненні рефлексів на зорові й

слухові подразнення. Це шлях самозбереження життя людини.

10 – *переддверно-спинномозковий (вестибулоспинальний) шлях*, проводить збудження від вестибулярних ядер мосту до рухових нейронів передніх рогів спинного мозку; шлях утворений аксонами клітин вестибулярних ядер мосту; шлях бере участь у здійсненні рівноваги тіла й орієнтації у просторі [3, 6].

ГОЛОВНИЙ МОЗОК

Головний мозок, encephalon, міститься в порожнині черепа й має форму, що загалом відповідає внутрішнім обрисам черепної порожнини. Його верхньобічна поверхня, склепіння черепа, опукла, а основа мозку – більш-менш сплюснена.

У дорослої людини головний мозок у середньому має масу 1375 г, сагітальний розмір становить 16–17 см, поперечний – 13–14 см, вертикальний – 10,5–12,5 см. Об'єм – у середньому 1200 см³.

Індивідуальні коливання головного мозку сучасної людини досить великі й не залежать від ступеня її обдарованості. Найбільш часті коливання від 1100 до 1700 г. У межах цих коливань була маса мозку І. П. Павлова (1653 г), Д. І. Менделєєва (1571 г). Поряд із цим маса мозку І. С. Тургенева (2012 г), Байрона (1807 г), І. Ф. Шіллера (1785 г) перевищувала максимальну

масу, а мозок Анатолія Франса (1017 г) мав мінімальну масу, відому для сучасної людини.

У головному мозку можна розрізнити три великі частини: великий мозок, малий мозок або мозочок і мозковий стовбур. Найбільшу частину всього головного мозку займають півкулі, за ними за величиною іде мозочок, іншу порівняно невелику частину становить мозковий стовбур.

Головний мозок ділиться на п'ять відділів:

- 1) довгасти́й мозок;
- 2) задній мозок;
- 3) середній мозок;
- 4) проміжний мозок;
- 5) кінцевий мозок.

Довгасти́й, задній (крім мозочка), середній і проміжний мозок становлять мозковий стовбур. Довгасти́й і задній мозок ще називають *ромбоподібним мозком*, а проміжний і кінцевий – *переднім мозком*.

У головному мозку розрізняють більш давню частину – мозковий стовбур і більш молоду – півкулі головного мозку. Останні в людини найбільш розвинені [13, 16].

ДОВГАСТИ́Й МОЗОК

Довгасти́й мозок, *myelencephalon*, являє собою безпосереднє продовження спинного мозку в стовбур головного мозку. Тому він є немов перехідним відділом від спинного мозку до головного і поєднує у собі риси будови спинного мозку й початкового відділу головного мозку (рис.13).

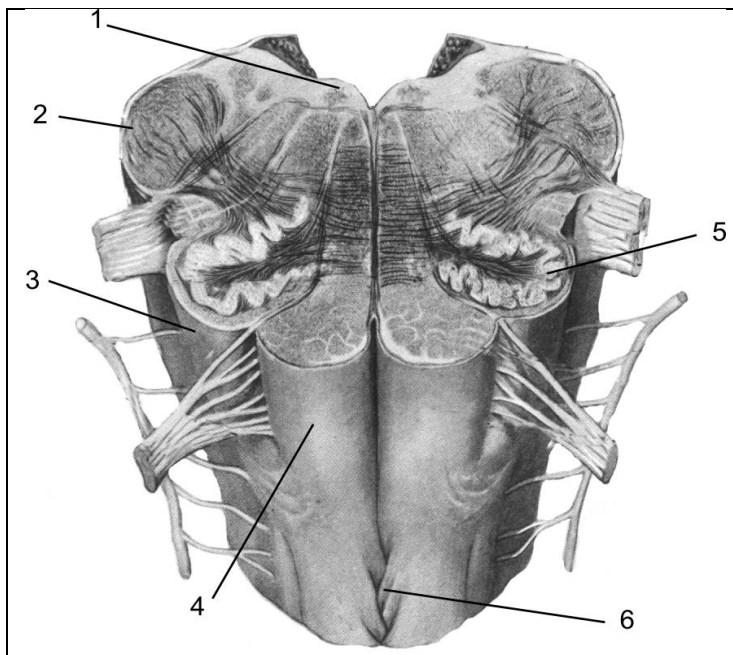


Рис. 13. Довгастий мозок:

1 – ядро під'язикового нерва; 2 – нижні ніжки мозочка; 3 – олива; 4 – піраміда; 5 – ядро оливи; 6 – перехрестя пірамід.

Довгастий мозок має форму конуса, трохи здавлену в передньозадньому напрямку. Верхній розширений кінець межує із заднім мозком. Через те, що довгастий мозок являє собою начебто здуття стовбура мозку, його нерідко позначають словом «цибулина» (*bulbus*), або бульбовою частиною мозкового стовбура. Довгастий мозок своєю передньою поверхнею розміщується на схилі потиличної кістки, займаючи його нижню ділянку

до великого потиличного отвору. Поздовжній розмір довгастого мозку становить 3 см, поперечний – у середньому – 1,5 см, передньозадній – до 1 см. Довгастий мозок людини має довжину близько 28 мм.

На зовнішній поверхні довгастого мозку виділяють передню й задню центральні борозни, які є продовженням спинномозкових і ділять його на дві симетричні половини [6, 13, 18].

Передня центральна борозна (щілина), спрямовуючись догори, закінчується невеликим заглибленням – сліпим отвором, – розташованим на поперечній борозні, яка відокремлює довгастий мозок від мосту. У нижній частині довгастого мозку вона частково схована, стає менш глибокою внаслідок утвореного тут перехрестя пірамід, *decussatio pyramidum*.

На зовнішній поверхні продовжуються спинномозкові канатики, але в довгастому мозку вони одержують свої власні назви:

- передні – піраміди,
- бічні – оливи,
- задні – тонкий і клиноподібний канатики.

Піраміди, *pyramis*, розташовуються з боків передньої центральної щілини. Являють собою валик конусоподібної форми. Піраміди утворені волокнами пірамідного рухового шляху, що проходить від великих пірамідних клітин Беца кори півкуль до клітин передніх рогів спинного мозку.

Оливи, *oliva*, розташовуються назовні від піраміди, відділяються передньою бічною борозною. Оливи – це підвищення довгасто-

округлої форми. На поперечному розрізі, проведеному через оливи, розрізняють скупчення сірої речовини. Найбільше з них має складчасту форму у вигляді підкови, відкритої всередині – це ядро оливи. У ньому розрізняють ворота ядра оливи. Ядро оливи має зв'язок із зубчастим ядром мозочка й бере участь у підтриманні тіла людини у вертикальному положенні. Ядро оливи утворене руховими нейронами. Інші ядра меншого розміру: одне залягає всередину – медіальне додаткове ядро оливи, інше назад – задне додаткове ядро оливи.

Тонкий і клиноподібний канатик, *fasciculus gracilis*; *fasciculus cuneatus*, розташовуються на дорсальному боці довгастого мозку, відділяються один від одного проміжною борозною. Угорі обидва пучки трохи розширюються й утворюють стовщення. Стовщення тонкого пучка називається булавою. Стовщення клиноподібного пучка менш виражене, розташоване вище булави й називається клиноподібним горбком. В обох цих стовщеннях залягає скупчення сірої речовини: у горбку тонкого канатика – тонке ядро, у клиноподібному горбку – клиноподібне ядро. Від ядер задніх канатиків починаються другі нейрони висхідних свідомих пропріорецептивних шляхів. Волокна цих шляхів поринають у середню частину мозку й переходять на протилежний бік, утворюючи медіальну петлю, *lemniscus medialis*. Вона складається із внутрішніх дугоподібних волокон.

Біля верхнього кінця задньої бічної борозни, у вигляді продовження олив, і задніх канатиків

розташовуються стовщення напівкруглої форми – нижні ніжки мозочка, або мотузкові тіла, corpus restiforme.

Усередині довгастого мозку сіра речовина розташована у вигляді окремих ядер, суцільного метелика, як у спинному мозку, немає.

Біла речовина довгастого мозку складається з довгих і коротких волокон.

До довгих належать висхідні й спадні провідні шляхи, які йдуть транзитно. До коротких належать пучки нервових волокон, що з'єднують між собою окремі ядра сірої речовини довгастого мозку, а також ядра довгастого мозку із сусідніми відділами головного мозку [6, 13, 18].

Між олівами довгастого мозку міститься сітчаста речовина – *ретикулярна формація*, *formatio reticularis*. Її основні функції – це активація нейронів кори великих півкуль, а також у ній розташовуються нервові центри. Нервовий центр – це сукупність нервових клітин, що виконують певні функції. У ретикулярній формації довгастого мозку розташовуються дихальний і серцево-судинний центри, а також центри, які активують шлункову, підшлункову й печінкову секреції.

У довгастому мозку містяться ядра 4 пар черепно-мозкових нервів (з IX по XII пари).

Якщо нерв іннервує поперечно-смугасту мускулатуру, то він має рухове ядро. Якщо нерв іннервує шкіру й слизові оболонки, то він має чутливе ядро. Якщо нерв іннервує гладку мускулатуру, залози внутрішньої секреції, стінки

внутрішніх органів, то він має вегетативне парасимпатичне ядро.

IX пара – язикоглотковий нерв:

- іннервує: глотку, корінь язика, валикоподібні сосочки, привушну слинну залозу;

- має три ядра: чутливе, рухове й вегетативне парасимпатичне;

- виходить: з мозку в ділянці задньої бічної борозни довгастого мозку, із черепа – через яремний отвір.

X пара – блукаючий нерв:

- іннервує: органи травлення до спадної ободової кишки, органи дихання, нирки, сечоводи, серце;

- має три ядра: чутливі й вегетативні ядра в 9 і 10 пар загальні та вегетативне ядро (дорсальне парасимпатичне);

- виходить із мозку в ділянці задньої бічної борозни, із черепа – через яремний отвір.

XI пара – додатковий нерв:

- іннервує: грудинно-ключично-соскоподібний м'яз і трапецієподібний м'яз;

- має одне рухове ядро;

- виходить із мозку через задню бічну борозну, із черепа – через яремний отвір.

XII пара – під'язиковий нерв:

- іннервує: власні м'язи язика і м'язи, що приводять у рух язик;

- має одне рухове ядро;

- виходить із мозку через передню бічну борозну, із черепа – через канал під'язикового нерва потиличної кістки.

Рефлекторна функція довгастого мозку визначається діяльністю ядер із IX по XII пари черепно-мозкових нервів і автоматичних нервових центрів. Довгастий мозок здійснює такі рефлекси:

- гемодинамічні, які регулюють діяльність судин і серця,
- дихальні,
- харчові рефлекси (ссання, ковтання, жування, соковідділення залоз),
- захисні рефлекси (кашлю, чихання, миготіння, слезовиділення).

Провідна функція довгастого мозку полягає в тому, що через нього проходять усі висхідні та спадні провідні шляхи спинного мозку.

При однобічному ураженні довгастого мозку вище перехрестя волокон розвиваються так звані *альтернуючі паралічі*. При цьому на боці ураження відзначається однобічне порушення чутливості й функції м'язів у ділянці голови та шиї, а розлад чутливості й рухові паралічі тулуба і кінцівок розвиваються на протилежному [6, 13].

РЕТИКУЛЯРНА ФОРМАЦІЯ

Ретикулярна формація, *formatio reticularis*, – це нейронні структури, де різні за величиною нейрони тісно переплетені один з одним своїми відростками. За характерну цитоархітекτονіку цей відділ мозку в 1885 р. Дейтерс назвав сітчастою формацією.

До складу ретикулярної формації входять нейрони з довгими й короткими аксонами, які утворюють велику кількість синаптичних зв'язків з іншими ретикулярними нейронами,

розташованими у своїй і протилежній половинці головного мозку. Для ретикулярної формації характерно глибоке й дифузійне розташування ядер у стовбурі мозку; при проведенні подразнення має місце множинність перемикань на її численних ядрах; вона обслуговує як соматичні, так і вісцеральні функції. Ретикулярна формація включає різноманітні ядра за хемоархітектонікою (наявність клітинних скупчень із серотонінергічними, холінергічними, адренергічними й дофамінергічними нейронами).

Ядра ретикулярної формації групуються в стовбурі мозку в три симетричні поздовжні стовпи:

- серединний (ядра шва),
- медіальний, який містить ядра з великими ретикулярними нейронами,
- латеральний, який містить ядра із дрібних і середніх за розмірами нейронів.

У ретикулярній формації проходять аферентні й еферентні шляхи. По аферентних шляхах у ретикулярну формацію проводиться збудження від спинного мозку, мозочка, таламуса, гіпоталамуса, базальних ядер і кори великих півкуль, а також від різних рецепторів і аналізаторів [13, 16].

Виходячи із цього, аферентні зв'язки ділять на 4 групи:

- 1) спиноретикулярні – висхідні від спинного мозку;
- 2) церебелоретикулярні – які йдуть від мозочка;
- 3) волокна, що починаються у вищих відділах мозку;

4) волокна, що йдуть зі структур стовбура мозку.

Еферентні зв'язки так само діляться на 4 групи:

1) ретикулоспинальні волокна – йдуть до спинного мозку;

2) ретикулоцеребелярні – які йдуть до мозочка;

3) волокна, що йдуть до вищих відділів мозку (кори);

4) волокна, що йдуть до структур стовбура мозку.

Ретикулярній формації відводиться важлива роль у підтриманні стану неспання мозку, а також у механізмах формування складно-координованих рухових актів (таких, як чихання, блювота й т.п.), що забезпечують захист організму від впливів зовнішнього середовища, які загрожують його життєдіяльності. Вона працює у функціональній єдності з аналізаторними системами й робить тонічні впливи на нижче і вищерозташовані відділи центральної нервової системи.

ЗАДНІЙ МОЗОК

Задній мозок, metencephalon, складається з 2-х частин: мосту й мозочка.

Міст, pons, – являє собою майже чотирибічний великий білий вал. Розміщений на схилі потиличної кістки. Має довжину 25-27 мм.

За характером розміщення волокон ділиться на три частини (рис.14):

- внизу – основа,

- посередині – трапецієподібне тіло,
- зверху – покрив.

Основа й трапецієподібне тіло утворюють більш масивну частину мосту, тому що тут проходить більше нервових волокон, а покрив – тонший, тому що тут залягає більше скупчень нервових клітин [13, 16].

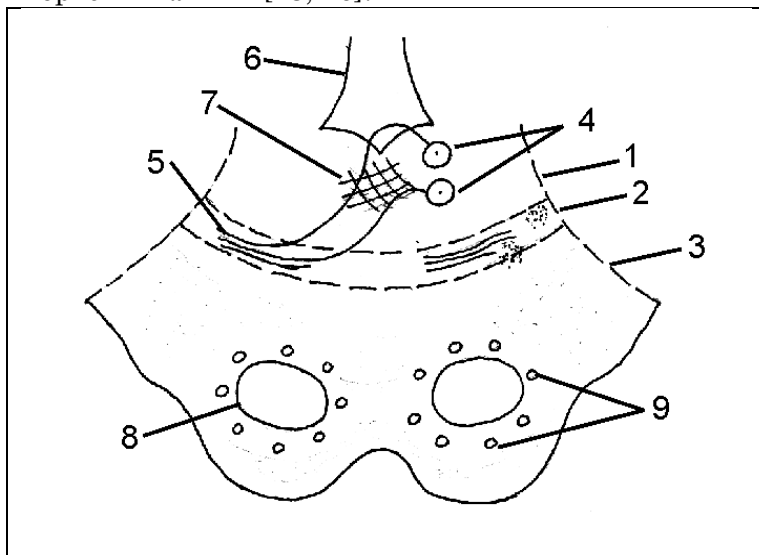


Рис. 14. Міст (схематично):

1 – покрив мосту; 2 – трапецієподібне тіло; 3 – основа мосту; 4 – дорсальне й вентральне слухові ядра; 5 – аксони слухових ядер; 6 – четвертий шлуночок; 7 – ретикулярна формація; 8 – пірамідні шляхи; 9 – власні ядра мосту.

Основа, pars basilaris, опукла, у ній виділяють два підвищення, утворені волокнами пірамідних шляхів. Між підвищеннями по середній лінії мосту проходить базиллярна

(основна) борозна, *sulcus basilaris*. В основі розрізняють чотири групи волокон:

- 1) поверхневі поперечні волокна;
- 2) глибокі поперечні волокна;
- 3) латеральні косі волокна;
- 4) медіальні поздовжні волокна.

В основі виділяють невеликі скупчення сірої речовини – це *власні ядра мосту*, *nucleus pontis*. Вони оточують пірамідні шляхи й беруть участь в утворенні кірково-мостового шляху й мостомозочкового шляху. Волокна останнього утворюють *ручки мосту*, *brachialis pontis*, або середні ніжки мозочка.

Трапецієподібне тіло, *corpus trapezoideum*, представлене поперечними волокнами, має вигляд смужки завширшки 2-3 мм. Утворене власними ядрами трапецієподібного тіла, а також волокнами вентрального й дорсального слухових ядер. Відростки ядер трапецієподібного тіла і ядер слухових нервів проходять через шар медіальної петлі, переходять на протилежний бік й утворюють *латеральну петлю*, *lemniscus lateralis*.

Покрив, *tegmentum*, утворює дорсальну частину мосту, вона тонка, бере участь у формуванні верхньої частини ромбоподібної ямки. В покриві мосту розміщуються ретикулярна формація, верхня олива і ядра V-VIII пар черепно-мозкових нервів. Верхня олива зв'язана зі слуховими ядрами й ретикулярною формацією довгастого і середнього мозку.

Ядра V-VIII пар черепно-мозкових нервів:

V пара – трійчастий нерв:

- іннервує: шкіру обличчя, жувальну мускулатуру, слизову оболонку порожнини рота, кон'юктиву ока, ниткоподібні сосочки язика;

- має два ядра: чутливе й рухове;

- виходить: із мозку на межі основи й ручок мосту, ділиться на три гілки:

1 - очноямкова – виходить із черепа через верхню очноямкову щілину,

2 - верхньощелепна – через круглий отвір основної кістки,

3 - нижньощелепна – через овальний отвір основної кістки.

VI пара – відвідний нерв:

- іннервує зовнішній прямиий м'яз ока;

- має одне рухове ядро;

- виходить із мозку між пірамідою й мостом, із черепа – через верхню очноямкову щілину.

VII пара – лицевий і проміжний нерви.

Лицевий нерв:

- іннервує мимічну мускулатуру;

- має одне рухове ядро;

- виходить із мозку між оливою й мостом, із черепа – через шило-соскоподібний отвір.

Проміжний нерв:

- іннервує: слизові оболонки порожнини рота й носа, смакові сосочки (крім валикоподібних), підщелепні й під'язичні слинні залози;

- має чутливе й парасимпатичне верхнє слиновіддільне ядро;

- виходить із мозку між оливою й мостом, із черепа – через рваний отвір основної кістки й барабанно-кам'янисту щілину скроневої кістки.

VIII пара – переддверно-завитковий нерв:
- нерв слуху й рівноваги,
- переддверний нерв має три вестибулярних ядра, завитковий нерв має два ядра: дорсальне й вентральне;

- виходить із черепа через внутрішній слуховий отвір піраміди скроневої кістки, входить у мозок в ділянці мостомозочкового кута [6, 9].

Мозочок, cerebellum, є похідним заднього мозку, який розвинувся у зв'язку з рецепторами статики. Він має прямий стосунок до координації рухів і є органом пристосування організму до подолання основних властивостей маси тіла – ваги й інерції. Його вважають також одним із вищих центрів симпатичної нервової системи.

Мозочок міститься під потиличними частками півкуль кінцевого мозку й лежить у нижніх ямках луски потиличної кістки. Маса мозочка в дорослого коливається від 120 до 150 г. Поперечник становить 9-10 см, а його передньозадній розмір – близько 3 см. Складається з непарної середньої частини черв'яка й парних частин – півкуль.

Поверхня півкуль і черв'яка мозочка розділяється глибокими щілинами на різні за величиною листки мозочка (звивини), які мають вигляд дугоподібно вигнутих листків, що розташовуються майже паралельно один до одного.

Групи звивин утворюють окремі часточки, які у свою чергу поєднуються в три частки півкуль мозочка: верхню, задню й нижню (рис.15).

У верхній частці виділяють такі часточки:

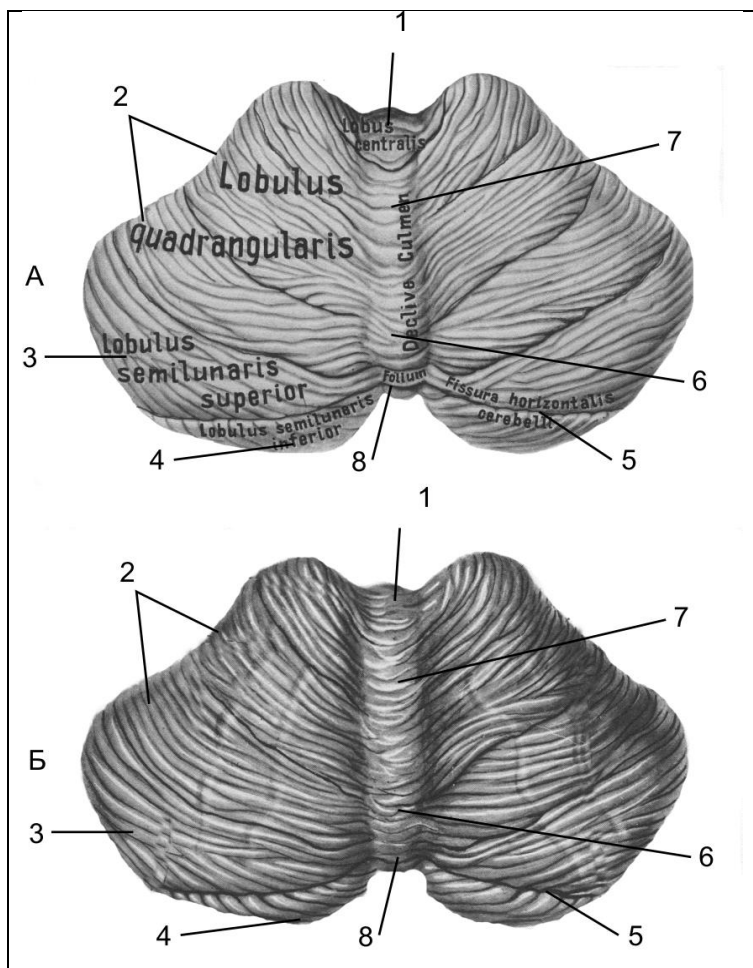


Рис. 15. Мозочок (зовнішня будова):

А – зверху (напівсхематично); Б – зверху:

1 – центральна часточка черв'яка; 2 – чотирикутна часточка;
 3 – верхня півмісяцева часточка; 4 – нижня півмісяцева часточка;
 5 – горизонтальна щілина; 6 – схил; 7 – вершина;
 8 – листок черв'яка.

1) крило центральної часточки;

2) чотирикутна часточка.

У задній частці виділяють:

1) верхню півмісяцеву часточку;

2) нижню півмісяцеву часточку;

3) тонку часточку.

У нижній частці виділяють:

1) двочеревцеву часточку;

2) мигдалик мозочка;

3) клаптик.

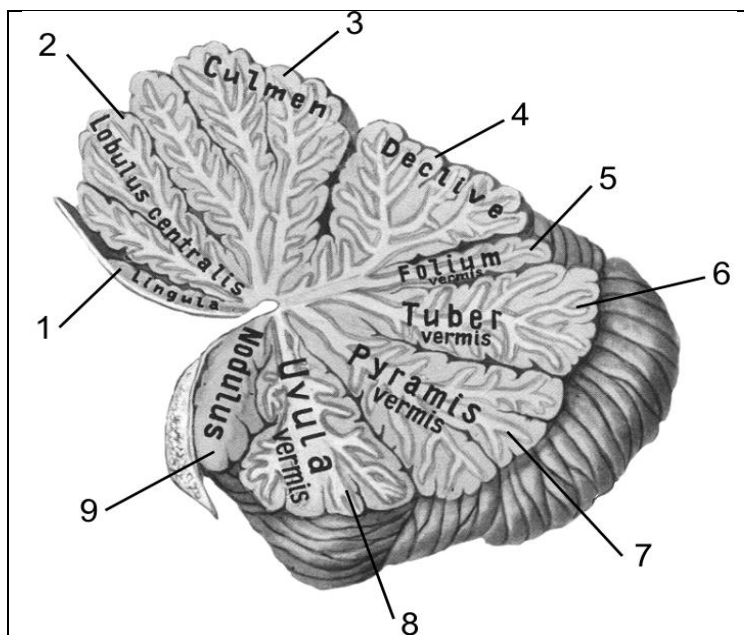


Рис. 16. Черв'як мозочка (напівсхематично):

1 – язичок мозочка; 2 – центральна часточка; 3 – вершина;
4 – схил; 5 – листок; 6 – горб; 7 – піраміда; 8 – язичок черв'яка; 9 – вузлик.

Черв'як, vermis, являє собою середню вузьку частину мозочка, розміщену між півкулями (рис.16). Черв'як розділяється на дві частини: верхній черв'як і нижній черв'як.

Верхній черв'як має такі часточки:

- 1) язичок мозочка;
- 2) центральна часточка;
- 3) гірка, у якій виділяють вершину й схил;
- 4) листок черв'яка.

Нижній черв'як має такі часточки:

- 1) горб черв'яка;
- 2) піраміда черв'яка;
- 3) язичок черв'яка;
- 4) вузлик.

Мозочок складається із сірої та білої речовин. Сіра речовина, крім ядер мозочка, розміщується на його поверхні й утворює кору мозочка [13, 18].

Площа кори – 1200 см², з них 80-85% лежить у глибині борозен. При розподілі за частками у людини лише 1% кори належить до філогенетично найдавніших частин – вузлик і клаптик. *Кора мозочка*, cortex cerebelli, складається із 3 шарів:

1) зовнішній – молекулярний; містить невеликі мультиполярні нейрони (10-12 мкм) і корзинчасті клітини, відростки яких ідуть у другий шар і обплітають тіла клітин Пуркінє. Аксони корзинчастих клітин і мультиполярних клітин розміщуються перпендикулярно один до одного й формують геометрично майже правильну сітку.

2) середній – гангліозний, утворений великими нейронами (35х60 мкм) грушоподібної форми – клітинами Пуркінє. Їх загальний

дендритний стовбур піднімається в перший шар, де гілкується.

3) внутрішній – зернистий, містить велику кількість дрібних гранулярних клітин (зерноподібні клітини). Зерноподібні клітини справляють на клітини Пуркінє повільну збудливу дію, що супроводжує регуляцію пізньотонічних рефлексів і навчання нових типів рухів.

У корі мозочка виділяють такі типи волокон:

- мохоподібні волокна – ідуть від спинного мозку і ядер стовбура мозку до нейронів зернистого шару кори мозочка;

- ліаноподібні волокна – ідуть від ядер олив довгастого мозку до клітин Пуркінє. Ліаноподібні волокна справляють швидку збудливу дію на клітини Пуркінє, що дозволяє мозочку контролювати швидкі й неусвідомлені рухові реакції на раптові зовнішні подразнення.

У товщі мозкового тіла розташовуються парні скупчення сірої речовини – ядра мозочка (рис.17).

Розрізняють такі ядра:

1) зубчасте ядро, *nucleus dentatus*, – має вигляд пластинки, що хвилеподібно звивається. Пов'язане з ядром оливи, при чому кожна звивина одного ядра аналогічна звивині іншого. Таким чином, обидва ядра беруть участь у здійсненні функції рівноваги.

2) коркоподібне ядро, *nucleus emboliformis*, – розташовується медіально й паралельно зубчастому.

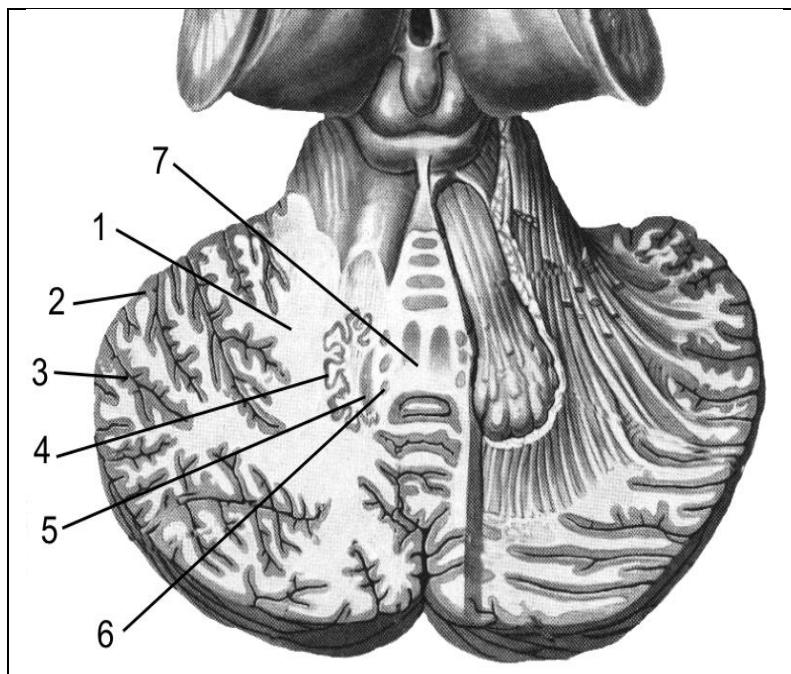


Рис. 17. Мозочок (внутрішня будова):

1 - біла речовина; 2 - кора мозочка; 3 - борозна; 4 - зубчасте ядро; 5 - коркоподібне ядро; 6 - кулясті ядра; 7 - ядро вершини.

3) кулясте ядро, *nucleus globosus*, – розташовується медіально до коркоподібного й на розрізі має вигляд невеликих кульок. Коркоподібне й кулясте ядра беруть участь у здійсненні координації кінцівок.

4) ядро вершини, *nucleus fastigii*, – розташовується в білій речовині черв'яка, бере участь у здійсненні координації рухів тулуба.

Біла речовина мозочка залягає в його товщі й утворює мозкове тіло. Біла речовина мозочка утворює три групи волокон:

1) асоціативні – являють собою короткі відростки нейронів, які з'єднують клітини в межах кіркових шарів, звивин і часток, що лежать поряд, в одній півкулі мозочка.

2) комісуральні – довші, переходять з однієї півкулі в іншу.

3) проєкційні – діляться на дві групи:

а) короткі – з'єднують кору мозочка з ядрами мозочка,

б) довгі – з'єднують сіру речовину мозочка з вище й нижче розташованими відділами головного мозку, по трьох парах ніжок мозочка:

- *нижні ніжки*, *pedunculus inferior*, зв'язують мозочок зі спинним мозком і довгастим мозком. По них проходять дорсальний спинномозково-мозочковий шлях, аксони ядер тонкого й клиноподібного канатиків і вестибуломозочковий шлях;

- *середні ніжки*, *pedunculus medius*, зв'язують мозочок із ядрами мосту і з корою великих півкуль. По них проходить кірково-мосто-мозочковий шлях;

- *верхні ніжки*, *pedunculus superior*, зв'язують мозочок із середнім мозком і таламусом. По них проходить вентральний спинномозково-мозочковий шлях, мозочково-червоноядерний шлях і мозочково-таламічний шлях.

Мозочок – це центр координації роботи м'язів, несвідомий центр болю [6, 13, 16].

Дослідження значення мозочка було почате ще в XVII-XVIII ст. і продовжене Лючіані в XIX ст. Він визначив основні функції мозочка.

Роль мозочка полягає в координації й кореляції кіркових посилок до рухових органів. Мозочок запобігає залученню в руховий акт «зайвих» груп м'язів. Однією з основних функцій мозочка в здійсненні рухових актів є полегшення спрацьовування антагоністичної мускулатури на початку й наприкінці руху.

Видалення або ураження мозочка викликає розлад стато-кінетичних і статичних рефлексів. У людини розлади мозочка виражаються в тому, що вона при стоянні з відкритими очима сильно хитається, а при закриванні очей падає, ходить зигзагами; рухи не координовані, не може кілька разів підряд згинати й розгинати руку. При частковому або загальному ураженні мозочка можна спостерігати такі симптоми: атонія, астенія, астазія та ін.

Атонія характеризується послабленням м'язового тону, і як результат – нездатність підтримувати певну позу. Зазвичай атонія супроводжується астенією, яка характеризується слабкістю та швидким стомлюванням м'язів.

Дезеквілібрація – порушення рівноваги (тварина може виконувати рухи тільки лежачи).

Астазія – м'язи втрачають здатність до злитого тетанічного скорочення (тремтіння голови, кінцівок). М'язовий тремор особливо проявляється на початку та наприкінці руху, що значною мірою перешкоджає завершенню цілеспрямованого руху.

Атаксія – недостатня координація рухів, порушення ходи.

Асинергія характеризується тим, що цілісний рух розпадається на ряд простих рухів. Так, наприклад, торкання рукою кінчика носа мозочковий хворий виконує у три заходи. Рухи втрачають свою точність, співрозмірність, у результаті чого мета досягається тільки після багаторазових помилок.

ЧЕТВЕРТИЙ ШЛУНОЧОК

Четвертий шлуночок, *ventriculus quartus*, являє собою порожнину, що розвинулася з порожнини заднього мозкового міхура, тому є загальним для всіх відділів заднього мозку. Він оточений попереду мостом і довгастим мозком, позаду й з боків – мозочком. Угорі сполучається із водопроводом середнього мозку, внизу – із центральним каналом спинного мозку. Зовнішнім виглядом четвертий шлуночок нагадує намет. У ньому виділяють вершину, два боки й основу.

Вершина звернена до черв'яка мозочка. Передній бік являє собою *верхній мозковий парус*, який натягнутий між сполучними ручками (або верхніми ніжками мозочка). Задній бік являє собою *нижній мозковий парус*, який натягнутий між мотузковими тілами (або нижніми ніжками мозочка). Нижній мозковий парус доповнюється листком судинної мозкової оболонки – судинною основою – і покривається зсередини епітеліальною пластинкою. Завдяки судинній основі порожнина IV шлуночка сполучається з підпаутинним простором [6, 13, 18].

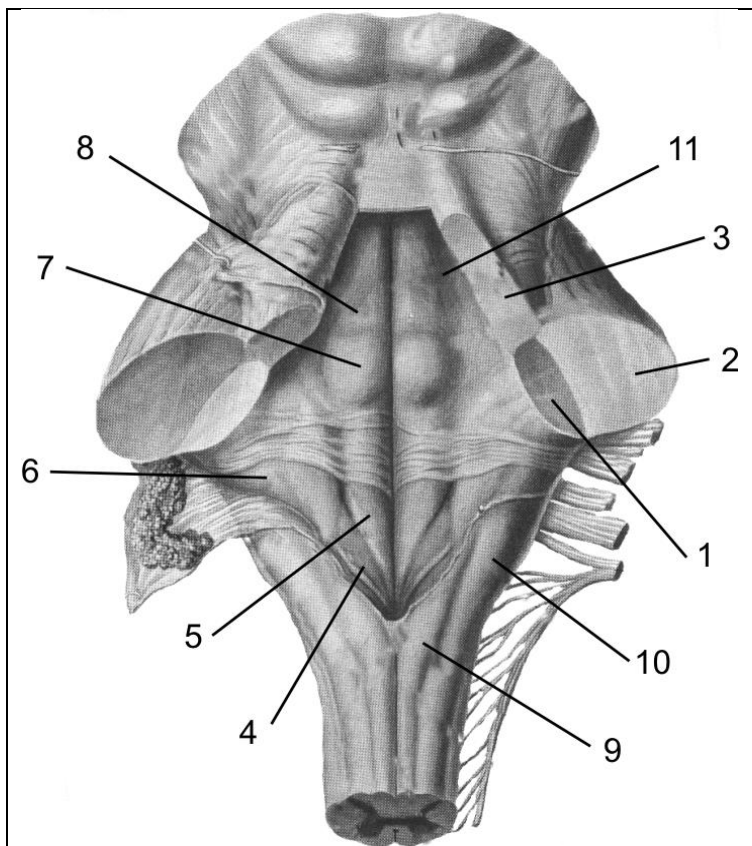


Рис. 18. Ромбоподібна ямка:

1 – нижні ніжки мозочка; 2 – середні ніжки мозочка; 3 – верхні ніжки мозочка; 4 – трикутник блукаючого нерва; 5 – трикутник під'язикового нерва; 6 – слухові поля; 7 – лицевий горбок; 8 – присереднє підвищення; 9 – горбок тонкого ядра довгастого мозку; 10 – горбок клиноподібного ядра довгастого мозку; 11 – блакитне місце.

Сполучення здійснюється за допомогою трьох отворів: медіальної апертури й двох латеральних апертур. У випадку звуження або зараження цих отворів на ґрунті запалення мозкових оболонок спинномозкова рідина, що накопичується в мозкових шлуночках, не знаходить собі виходу в підпаутинний простір і виникає водянка головного мозку.

Основа, або дно, IV шлуночка має форму ромба і немовби втиснена в задню поверхню довгастого мозку й мосту. Тому її називають *ромбоподібною ямкою*, *fossa rhomboidea*.

Угорі ромбоподібна ямка обмежена верхніми ніжками мозочка, унизу – нижніми ніжками мозочка й з боків – середніми ніжками мозочка (рис.18). Уздовж ромбоподібної ямки від верхнього кута до нижнього тягнеться серединна борозна, що ділить її на праву й ліву половини. У нижній частині ромбоподібної ямки виділяють два трикутники: один, більший, розміщується з боків серединної борозни – це *трикутник під'язикового нерва*; другий, менший, розміщується латерально – це *трикутник блукаючого нерва*.

У верхній частині ромбоподібної ямки по обидва боки від серединної борозни лежить *лицевий горбок*, утворений проходженням корінця лицевого нерва й проекцією ядра відвідного нерва. Вище лицевого горбка міститься *присереднє підвищення*, утворене ядрами черепно-мозкових нервів. У ділянці латеральних кутів ромбоподібної ямки виділяють вестибулярні, або *слухові, поля*.

Тут розташовані ядра переддверно-завиткового нерва. Частина волокон, які з них

виходять, ідуть упоперек ромбоподібної ямки до серединної борозни у вигляді горизонтальних мозкових смужок. Ці смужки ділять ромбоподібну ямку на верхню й нижню половини.

СЕРЕДНІЙ МОЗОК

Середній мозок, *mesencephalon*, розташовується біля тіла основної (клиноподібної) кістки черепа. Середній мозок у людини є найменшим і найпростіше побудованим відділом головного мозку (рис. 19). Має масу 25 г.

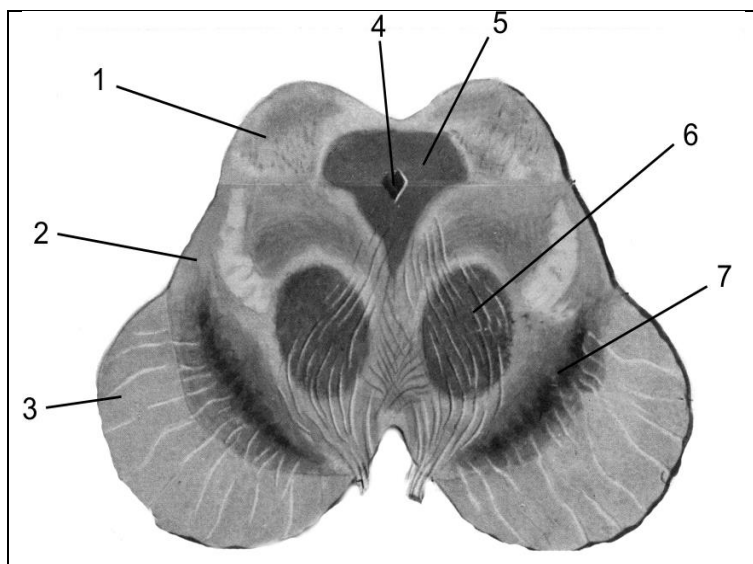


Рис. 19. Середній мозок:

1 – чотиригорбова пластинка; 2 – покрив; 3 – ніжки мозку; 4 – Сильвіїв водопровід; 5 – центральна сіра речовина; 6 – червоні ядра; 7 – чорна речовина.

Складається із трьох частин: покрівлі, покриву й ніжок мозку [6, 13, 18].

Покрівля, tectum, розташована під заднім кінцем мозолистого тіла. Її формують пластинка покрівлі та шари нервових клітин.

Пластинка покрівлі, lamina tecti, ділиться поздовжньою й поперечною борознами на дві пари підвищень – горбків – білого кольору: два верхні горбки – це підкіркові зорові центри й два нижні горбки – це підкіркові слухові центри. Тому цю структуру часто називають *чотиригорбковою пластинкою*, lamina quadrigemina, або пластинкою покрівлі.

Між верхніми горбками розташовується шишкоподібне тіло. Зовні горбки пластинки покрівлі покриті тонким шаром білої речовини. У товщі горбків пластинки покрівлі залягає скупчення сірої речовини. У верхніх горбках воно називається сірим шаром верхнього горбка, у нижніх горбках – ядром нижнього горбка. Вентрально від сірої речовини залягає глибокий шар білої речовини.

Кожний горбок переходить у так звану ручку горбка. Ручка верхнього горбка йде до латерального колінчастого тіла, ручка нижнього горбка – до медіального колінчастого тіла проміжного мозку.

Між покрівлею і покривом міститься порожнина середнього мозку – *Сильвіїв водопровід*, або *водопровід середнього мозку*, aqueductus mesencephali. Сильвіїв водопровід є залишком первинної порожнини середнього

мозкового міхура, має вигляд вузького каналу завдовжки 1,5-2 см, вистелений епендимою.

Сильвіїв водопровід оточений центральною сірою речовиною, що має функціональне відношення до вегетативної нервової системи. В ній закладені ядра III і IV пар черепно-мозкових нервів.

III пара – окоруховий нерв:

- іннервує: м'язи очного яблука (крім верхнього косого й зовнішнього прямого) і м'язи, які звужують зіницю;

- має два ядра: рухове й парасимпатичне;

- виходить із мозку в ділянці міжніжкової ямки, із черепа – через верхню очноямкову щілину.

IV пара – блоковий нерв:

- іннервує верхній косий м'яз ока;

- має одне рухове ядро;

- виходить із мозку в ділянці переднього мозкового паруса, із черепа – через верхню очноямкову щілину.

Покрив, tegmentum mesencephali, містить переважно різні висхідні шляхи, а також ядра сірої речовини. Серед них найбільше – *червоне ядро, nucleusruber*. Червоне ядро являє собою подовжене ковбасоподібне утворення. Червоні ядра є важливим проміжним центром провідних шляхів стовбурової частини мозку. В них закінчуються волокна екстрапірамідної системи, які йдуть від базальних ядер кінцевого мозку, а також волокна, які йдуть від мозочка. Від них починається червоноядерно-спинномозковий (руброспинальний)

шлях, волокна якого перехрещуються з пучком протилежного боку й утворюють вентральне перехрестя покривки. Цей шлях забезпечує регуляцію тонуусу скелетних м'язів.

Нижки середнього мозку, crus cerebri – утворені провідними руховими шляхами, містять поздовжні нервові волокна, що йдуть від кори великих півкуль до всіх розміщених нижче відділів ЦНС. У них проходять бічний та передній пірамідні шляхи й кірково-мосто-мозочковий шлях.

Між покривом й ніжками розташовується *чорна речовина, substantia nigra*. Це велике скопчення сірої речовини, нейрони якої містять чорний пігмент меланін. Чорна речовина має напівмісяцеву форму, спрямовану опуклістю до основи мозку. Від чорної речовини починається нігро-спинальний шлях [9].

Рефлекторну функцію середнього мозку забезпечують: ядра III і IV пар черепно-мозкових нервів, горбки пластинки покривлі, червоне і чорне ядра й ретикуляр-на формація.

Провідна функція визначається наявністю в ньому висхідних і спадних провідних шляхів.

Структури покривлі середнього мозку беруть участь в аналізі сенсорної інформації та в регуляції рухів.

Верхні горбки пластинки покривлі в людини втрачають самостійність і функціонують під контролем зорової зони кори великих півкуль і беруть участь у координації рухів ока й голови (зорові орієнтовні рефлексі). Верхні горбки пластинки покривлі беруть участь у здійсненні

зіничного рефлексу, акомодатції ока й конвергенції – зведенні зорових осей. При ушкодженні верхніх горбків спостерігається ністагм очей.

Нижні горбки пластинки покрівлі – підкіркові слухові центри – координують поворот голови у бік звукових подразників і беруть участь у здійсненні орієнтовних слухових рефлексів. При їх ушкодженні втрачається здатність визначати положення джерела звуку в просторі. Горбки пластинки покрівлі забезпечують так званий «сторожовий рефлекс» – підготовку організму до реакції на раптове подразнення.

Таким чином, у чотиригорбковій пластинці покрівлі середнього мозку здійснюється замикання орієнтувальних, зорових, слухових та захисних рефлексів. Усі ці автоматичні реакції належать до категорії генетично запрограмованих реакцій організму, які мають велике значення для збереження виду.

Чорна речовина бере участь у регуляції актів ковтання й жування, регулює пластичний тонус, впливає на виконання дрібних рухів пальців рук. Було встановлено, що нейрони чорної речовини здатні синтезувати медіатор – дофамін та мають зв'язки із смугастим тілом. Тому ушкодження чорної речовини пов'язане з важким неврологічним захворюванням – хворобою Паркінсона.

Якщо розсікти головний мозок між нижніми й верхніми горбками нижче червоних ядер, то у тварин розвивається децеребраційна регідність. У тварин спостерігається різке підвищення тону м'язів-розгиначів, внаслідок цього відбувається

сильне витягування кінцівок, закидання голови й піднімання хвоста. Таким чином, червоні ядра беруть участь у регуляції рефлексів розгинання, через здійснення гальмівних впливів з боку мозочка [16].

ПРОМІЖНИЙ МОЗОК

Проміжний мозок, diencephalon, розташовується на рівні турецького сідла основної кістки черепа, під мозолистим тілом і склепінням (рис.20). Складається з двох ділянок і порожнини, що називається третім шлуночком.

I ділянка – ділянка зорового горба, або таламічна. До неї належать:

- 1) таламус – зоровий горб,
- 2) епіталамус – надгорбова частина,
- 3) метаталамус – загорбова частина.

*Таламус, thalamus, або зоровий горб, – парне утворення, зовні нагадує куряче яйце. Це велике скупчення сірої речовини овоїдної форми. Передній кінець його загострений і називається *передній горбок, tuberculum anterius*, а задній розширений, стовщений і називається *подушка, pulvinar*. Дорсальна поверхня покрита тонким шаром білої речовини, а медіальна поверхня – шаром центральної сірої речовини. Обидві медіальні поверхні зорових горбів з'єднані між собою сірою спайкою, що лежить майже посередині – це *міжталамічне злипання, adhesio interthalamica*.*

Сіра речовина таламуса ділиться прошарками білої речовини на п'ять груп ядер. Наразі у таламусі нараховують близько 120 ядер,

які виконують різноманітні функції. Топографічно їх розділяють на п'ять груп ядер:

1) передня група ядер – пов'язані з лімбічною системою (отримують імпульси від вісцерорецепторів та частково від нюхових рецепторів);

2) латеральна група ядер – пов'язані зі свідомими пропріорецептивними й екстерорецептивними шляхами, зі спинноталамічним (спинномозково-таламічним) шляхом;

3) центральна група ядер – пов'язані з органом рівноваги й органом смаку;

4) медіальна група ядер – пов'язані з ретикулярною формацією й гіпоталамусом;

5) задня група ядер – пов'язані з органом зору.

Таламус є підкірковим центром всіх видів чутливості. Він є посередником, до якого сходяться всі подразнення від зовнішнього світу (зокрема запахів), де вони видозмінюються і направляються до підкіркових та кіркових центрів.

Функціонально всі ядра таламуса Р. Лоренте-де-Но запропонував ділити на дві групи: специфічні й неспецифічні.

1) специфічні ядра:

- перемикальні – одержують імпульси від певних сенсорних рецепторів (зорових, слухових) та передають їх до певних ділянок кори великих півкуль. До них відносять такі ядра: латеральне й медіальне колінчасті тіла, передні ядра таламуса, вентролатеральне й заднє вентральне [9, 13, 18].

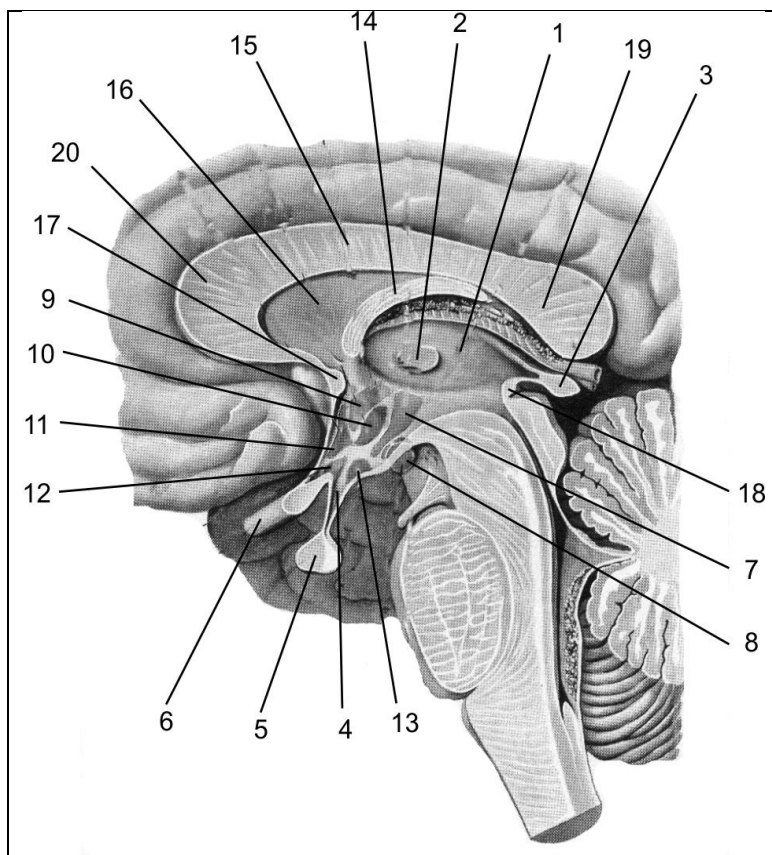


Рис. 20. Проміжний мозок:

1 – таламус; 2 – міжталамічне злипання; 3 – епіталамус;
 4 – лійка; 5 – гіпофіз; 6 – зорове перехрестя; 7 – заднє
 ядро; 8 – сосочкові тіла; 9 – пришлуночкове ядро; 10 –
 верхньомедіальне ядро; 11 – ядро сірого горба; 12 –
 надзорове (супраоптичне) ядро; 13 – нижньомедіальне
 ядро; 14 – склепіння; 15 – мозолисте тіло; 16 –
 перегородка; 17 – передня мозкова спайка; 18 – задня
 мозкова спайка; 19 – валик мозолистого тіла; 20 – коліно
 мозолистого тіла.

Ушкодження цих ядер призводить до незворотнього випадання певних видів чутливості:

- асоціативні – розташовуються в передній частині таламуса, одержують імпульси від перемикаючих ядер і передають в асоціативні зони кори. До них відносять: латеральні ядра, медіодорсальні. Вважають, що асоціативні ядра беруть участь у вищих інтегративних процесах. У процесі філогенезу розміри асоціативних ядер таламуса збільшуються.

2) неспецифічні ядра – філогенетично більш давні, беруть участь у швидкій і короткочасній активації кори (у порівнянні з ретикулярною формацією). Імпульси від цих ядер змінюють збудливість нейронів кори. Неспецифічні ядра активують лише ті структури кори, які беруть участь у здійсненні конкретних рефлексорних реакцій. Вважають, що неспецифічні ядра беруть участь в організації процесів уваги у людини, яка не спить.

Епіталамус, *epithalamus*, – невелика ділянка, розташована між III шлуночком і середнім мозком. Епіталамус включає повідцевий трикутник, повідець й шишкоподібне тіло. **Повідцевий трикутник**, *trigonum habenulare*, належить до підкіркових центрів нюху, є задньою розширеною частиною мозкової смужки. Від трикутників відходять повідці, які підвішують шишкоподібне тіло, *corpus pineale*. Повідці зв'язані спайкою. У людини із шишкоподібного тіла формується залоза внутрішньої секреції – **епіфіз**. Епіфіз має форму маленької шишки, що нагадує соснову, розміром 6 x 4 x 2 мм. У кінці 19 століття

було виявлено, що ураження епіфіза в дітей супроводжується передчасним статевим дозріванням, і було висловлене припущення, що епіфіз має стосунок до розвитку статевого апарата. Пізніше було встановлено, що в епіфізі утворюється речовина – мелатонін, його дія викликає посвітління шкіри. В організмі ссавців мелатонін діє на статеві залози, викликаючи в статевонезрілих особин затримку статевого дозрівання, а в дорослих самок зменшення розмірів яєчників. Внутрішня секреція епіфіза змінюється залежно від часу перебування організму в темряві або на світлі. Під впливом світла утворення в епіфізі мелатоніну пригнічується. Епіфіз містить також велику кількість серотоніну, що є попередником мелатоніну. Утворення серотоніну в епіфізі збільшується в період найбільшої освітленості. Внутрішня секреція епіфіза регулюється симпатичною нервовою системою. Оскільки цикл біохімічних процесів у залозі відображує зміну періодів дня й ночі, то вважається, що ця активність епіфіза являє собою «біологічний годинник» організму.

Метаталамус, *metathalamus*, – представлений двома невеликими підвищеннями, які містяться за таламусом – це колінчасті тіла.

Медіальне колінчасте тіло, *corpus geniculatum mediale*, менше за розмірами, але більш виражене. У ньому кінчаються волокна слухової петлі, тому його вважають підкріковим центром слуху. Медіальне колінчасте тіло ділиться на дві частини: дрібноклітинну й великоклітинну.

У медіальному колінчастому тілі спостерігається впорядкований вхід аферентних шляхів і тонотопічна організація: нейрони, що сприймають звуки високої частоти, локалізуються більш дорсально, низької частоти – більш вентрально.

Латеральне колінчасте тіло, *corpus geniculatum laterale*, більше за розмірами, має вигляд плоского горбка. У ньому кінчається латеральна частина зорового тракту, тому його вважають підкірковим зоровим центром. У процесі філогенезу латеральне колінчасте тіло прогресивно ускладнюється. У ньому налічують шість шарів: чотири зовнішні – дрібноклітинні й два внутрішні – великоклітинні [9, 13, 18].

II ділянка – підгорбова, або гіпоталамічна, hypothalamus. До неї відносять (рис.20):

- 1) зоровий тракт, *tractus opticus*;
- 2) зорове перехрестя, *chiasma opticum*, – складається з волокон зорових нервів, що частково переходять на протилежний бік, і нагадує валик, який потім продовжується в зоровий тракт;
- 3) сірий горб, *tuber cinereum*, – тонкостінна частина дна III шлуночка, спереду переходить у кінцеву пластинку;
- 4) лійку, *infundibulum*;
- 5) гіпофіз, *hypophysis*;
- 6) сосочкові (мамілярні) тіла, *corpus mamillare*;
- 7) субталамус, *subthalamus*.

Сіра речовина гіпоталамуса розташовується навколо порожнини третього шлуночка й включає

більше 32 пар ядер. Із них виділяють 8 найбільших:

Надзорове ядро (або супраоптичне) – його нейрони виробляють антидіуретичний гормон (вазопресин) і нейрофізини (білки-носії).

Пришлуночкове ядро (або паравентрикулярне) – має вигляд пластинки, його нейрони виробляють окситоцин.

Верхньомедіальне ядро – пов'язане з чуттям болю, регуляцією кров'яного тиску й стресорними реакціями.

Нижньомедіальне ядро – здійснює передачу імпульсів на гіпоталамус і нейросекреторні клітини. Є центром «насичення» і бере участь у регуляції харчової поведінки.

Латеральне навколошлуночкове ядро – розташовується в стінці третього шлуночка.

Ядро сірого горба – зв'язує серединне піднесення (утворене нейроглією) із сірим горбом.

Задне ядро – здійснює регуляцію водно-сольового обміну й імуногенезу – його руйнування пригнічує вироблення антитіл.

Ядра сосочкового тіла – розташовуються в сосочкових тілах, перемикають імпульси з нюхового аналізатора на ядра таламуса.

Функціонально гіпоталамус підрозділяють на «вегетативний гіпоталамус» і мамілярний комплекс.

Вегетативний гіпоталамус топографічно ділиться на три зони:

1. Перивентрикулярна зона, зона periventricularis, представлена декількома шарами дрібних (8-12 мкм) нейронів. Нейрони цієї зони

виробляють рилізінг-гормони, які стимулюють (ліберини) або пригнічують (статини) вироблення тропних гормонів гіпофіза, здійснюють взаємодію вищих відділів ЦНС і ендокринної системи.

2. Медіальна зона, *zona medialis*, – становить основний об'єм гіпоталамуса людини. Аксони ядер цієї зони утворюють потужну гіпоталамо-гіпофізарну систему, яка здійснює регуляцію вегетативних функцій в організмі й розмноження. До ядер медіальної зони гіпоталамуса належать:

- супрахіазменне (надперехресне) ядро – парне, розташовується над зоровим перехрестям; складається приблизно з 10 тис. тіл нейронів, які виділяють серотонін, вазопресин, соматостатин. Нейрони супрахіазменного ядра входять до складу структур, що забезпечують ритм добової активності, беруть участь у регуляції сну;

- аркуатне (дугоподібне, лійкове) ядро – бере участь у механізмах пам'яті й знеболювання;

- верхньомедіальне ядро – пов'язане з чуттям болю, регуляцією кров'яного тиску;

- нижньомедіальне ядро – бере участь у регуляції харчової поведінки. Руйнування цього ядра викликає надмірне споживання їжі (гіперфагія) і ожиріння;

- задне ядро – пов'язане з регуляцією імуногенезу.

3. Латеральна зона, *zona lateralis*, – до її складу входять ядра сірого горба, преоптичні ядра. Функціонально – це «центри харчового насичення» і «центри задоволення». Ушкодження невеликої частки у цій зоні може призвести до

повної відмови від їжі (афагія) і води (адипсія), виснаження й загибелі.

Мамілярний комплекс включає мієлінізовані волокна, мамілярні, nucleus mamillaris, та премамілярні, nucleus premamillaris, ядра. Ядра сосочкових (мамілярних) тіл одержують велику кількість волокон із гіпокампа через склепіння та із покривки середнього мозку через мамілярну ніжку. Еферентні волокна сосочкових тіл утворюють їх головний пучок Вік д'Азіра, або мамілярно-таламічний тракт, у якому нараховують близько 0,7 млн. волокон. Мамілярний комплекс пов'язаний з ядрами таламуса, структурами лімбічної системи, тому припускають його участь у механізмах пам'яті й емоцій.

Гіпофіз, hypophysis, має форму квасолі масою 0,4-0,6 г; розміром 10x12x6 мм. У гіпофізі виділяють чотири частини: передню й задню частки, проміжну й тубулярну частини.

Передня частка гіпофіза – *аденогіпофіз*, adenohypophysis, – складається з оксифільних і базофільних клітин, що збираються в тяжі, між якими розташовуються широкі кровоносні капіляри – синусоїди. Синусоїди з'єднуються із протоками великої мозкової вени. У такий спосіб створюються умови для швидкої доставки в кровоносну систему гормонів аденогіпофізу, що особливо важливо при стресах.

Задня частка гіпофіза – *нейрогіпофіз*, neurohypophysis – утворений аксонами нейронів гіпоталамусу, у ньому є дві групи клітин, які утворюють надзорове й приплюсочкове ядра. В

аксонах нейронів цих ядер містяться два гормони – окситоцин і вазопресин.

Проміжна частина, *pars intermedia*, гіпофіза представлена вузькою каймою, яка складається зі світлих і темних клітин. Особливістю будови є наявність міжклітинних щілин завширшки 20-40 нм [9, 13, 17].

Тубулярна частина, *pars tuberalis*, гіпофіза складається з епітеліальних тяжів.

Субталамус, *subthalamus*, розташовується в каудальній частині проміжного мозку і складається із:

- субталамічного ядра Льюїса;
- проміжної зони;
- полів Фореля.

Субталамічне ядро, *nucleus subthalamicus*, являє собою утворення еліпсоїдної форми, що заміщає в проміжному мозку чорну речовину, бере участь в організації рухів. Поля Фореля складаються з мієлінізованих волокон, які зв'язують субталамічне ядро з базальними ядрами, ядра таламуса й кори великих півкуль.

Третій шлуночок, *ventriculus tertius*, розміщений у серединній сагітальній площині. Являє собою вузьку вертикальну щілину, що вистелена епендимною.

ІІІ шлуночок позаду сполучається лійкоподібним отвором з водопроводом середнього мозку, а попереду – з бічними шлуночками великих півкуль через міжшлуночкові отвори Монро.

ІІІ шлуночок має шість стінок. Бічні стінки утворені медіальними поверхнями таламусів.

Останні в середній частині III шлуночка з'єднуються між собою міжталамічним зрощенням. До складу передньої стінки входять (зверху донизу): кінцева пластинка, передня мозкова спайка та стовпи склепіння. Задня стінка звужена й складається із задньої мозкової спайки та спайки повідців, між якими міститься сліпий виступ шлуночка, або шишкоподібний закуток, *recessus pinealis*. Верхня стінка, або покрівля, III шлуночка лежить під склепінням і мозолистим тілом. Вона являє собою судинну основу III шлуночка. До її складу входять епітеліальна пластинка (це недорозвинена стінка другого мозкового пухиря) і судинне сплетення. Нижня стінка, або дно, III шлуночка – вузька, її обмежують зорове перехрестя, сірий горб, сосочкові тіла, задня пронизана речовина. В ділянці дна III шлуночка виділяють два заглиблення: заглиблення лійки, або лійковий закуток, *recessus infundibuli* й зорове заглиблення, або надзорний закуток, *recessus supraopticus* [3, 6, 9].

Таламус вважається центром чуття болю. При безпосередньому подразненні кори великих півкуль під час операцій рідко виникає чуття болю. Якщо прикласти подразні електроди до таламуса, то виникають виражені болючі реакції. При деяких захворюваннях таламуса найменші подразнення (слабкий дотик, світло) викликають напади болю у хворих людей. Іноді, навпаки, виникає стан аналгезії.

Гіпоталамус бере участь у регуляції таких фізіологічних функцій: терморегуляції, регуляції діяльності серцево-судинної системи, обміну

речовин, ендокринних функцій, регуляції функцій шлунково-кишкового тракту, сечовиділення, стійкості внутрішнього середовища організму, регуляції сну й неспання. При ушкодженні гіпоталамусу описані випадки переходу у стан летаргічного сну. Гіпоталамус має зони, пов'язані із регуляцією адаптаційної, емоційної й статевої поведінки, визначає правильну періодичність функцій, які пов'язані із розмноженням.

Однією із найважливіших функцій гіпоталамусу є регуляція діяльності гіпофіза. Наявність нервових та гуморальних зв'язків між гіпоталамусом та гіпофізом дозволили об'єднати їх в єдину гіпоталамо-гіпофізарну систему [16].

Гіпоталамо-гіпофізарна система – це нейроендокринний комплекс хребетних і людини. В гіпоталамусі зосереджені нейросекреторні клітини, відростки яких йдуть переважно в нейрогіпофіз. Нейросекреторні клітини об'єднуються у дві групи центрів: пептидергічні та моноамінергічні.

Пептидергічні центри виробляють переважно вазопресин, окситоцин та аденогіпофізотропіні нейрогормони. Моноамінергічні центри синтезують дофамін, норадреналін і серотонін, які діють як нейрогормони.

Пептидні та моноамінові нейрогормони із током крові потрапляють у порталні вени і потім до передньої частки аденогіпофізу. Після чого гормони аденогіпофізу виділяються у кров та впливають на периферійні ендокринні залози. Ця

система називається гіпоталамо-антероаденогіпофізарною.

Частка пептидних і моноамінових нейрогормонів із током крові потрапляє до проміжної частини аденогіпофізу, де регулює синтез та виділення меланотропіну і гомону, подібного до кортикотропіну. Цю систему називають гіпоталамо-метааденогіпофізарною. Шляхи впливу цих систем називають трансаденогіпофізарними.

У нейрогіпофізі закінчуються відростки нейросекреторних клітин, що виробляють вазопресин і окситоцин, які потрапляють у систему загального кровотоку та впливають на вісцеральні органи, на функцію деяких екзокринних та ендокринних залоз. Така нейросекреторна система, не пов'язана з гормонами аденогіпофізу, називається гіпоталамо-постгіпофізарною, а шлях впливу пептидних нейрогормонів – парааденогіпофізарним.

Гіпоталамо-гіпофізарна система має велике значення. Так, гіпоталамо-антероаденогіпофізарна система регулює трофіку, ріст та репродуктивні функції організму, а гіпоталамо-метааденогіпофізарна та гіпоталамо-постгіпофізарна системи найбільш проявляють себе у стресових ситуаціях і тим самим мають пряме відношення до регуляції захистно-приспосувальних реакцій. Функція гіпоталамо-гіпофізарної системи контролюється нейронами центрів самого гіпоталамусу, а також стовбуром головного мозку і вищими відділами ЦНС, наприклад палеокортексом.

КІНЦЕВИЙ МОЗОК

Кінцевий мозок, telencephalon, являє собою найбільш масивний відділ головного мозку. По зовнішній поверхні мозку проходить у сагітальному напрямку поздовжня щілина, що розділяє великий мозок на дві півкулі: праву й ліву. Півкулі головного мозку зв'язані між собою спайками, з яких найбільшою є мозолисте тіло. Довжина півкуль у середньому 17 см, а висота – 12 см [18, 19].

Порожнини кінцевого мозку утворюють правий і лівий *бічні шлуночки*, *ventriculi lateralis*, кожний з яких міститься у відповідній півкулі; медіальну стінку бічного шлуночка утворює *прозора перегородка*, *septum pellicidum*. Бічний шлуночок має складну форму, у ньому виділяють кілька частин: передній ріг, центральну частину, задній ріг і нижній ріг.

Передній ріг, *cornu anterius*, являє собою порожнину лобової частки, його стінки утворені променистістю мозолистого тіла й головкою хвостатого ядра.

Центральна частина, *pars centralis*, являє собою порожнину тім'яної частки. Стінки центральної частини також утворені волокнами мозолистого тіла, верхньою поверхнею таламуса й тілом хвостатого ядра.

Задній ріг, *cornu posterius*, являє собою порожнину потиличної частки, оточений променистістю мозолистого тіла. На його медіальній стінці міститься вдавлення шпорної борозни у вигляді валика – це пташина шпора.

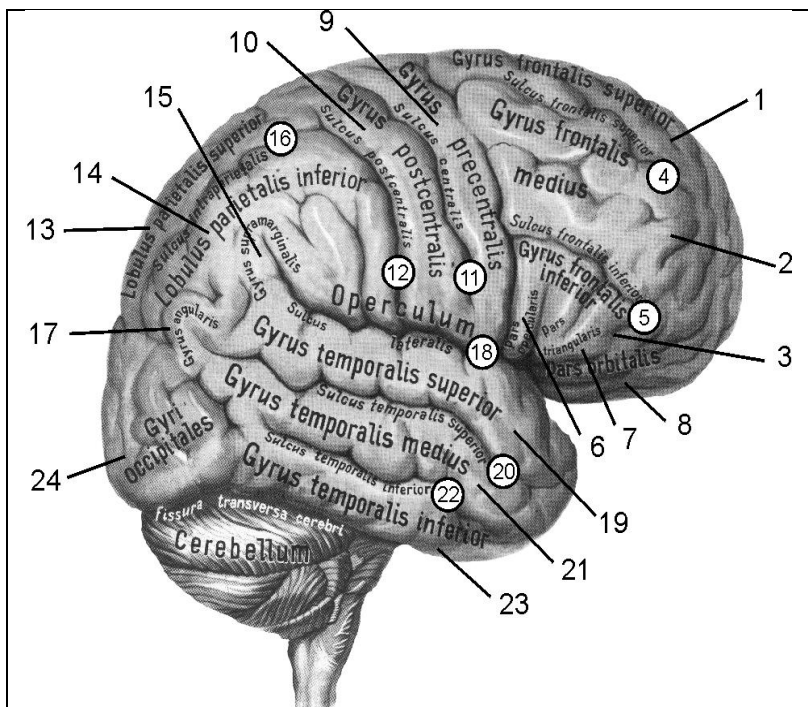


Рис. 21. Головний мозок:

1 – верхня лобова звивина; 2 – середня лобова звивина; 3 – нижня лобова звивина; 4 – верхня лобова борозна; 5 – нижня лобова борозна; 6 – задня (покришкова) частина; 7 – трикутна частина; 8 – очноямкова частина; 9 – передцентральна звивина; 10 – постцентральна звивина; 11 – центральна борозна; 12 – постцентральна борозна; 13 – верхня тім'яна часточка; 14 – нижня тім'яна часточка; 15 – надкрайова звивина; 16 – внутрішньотім'яна борозна; 17 – кутова звивина; 18 – латеральна борозна; 19 – верхня скронева звивина; 20 – верхня скронева борозна; 21 – середня скронева звивина; 22 – нижня скронева борозна; 23 – нижня скронева звивина; 24 – звивини потиличної частки.

Нижній ріг, *cornu inferius*, являє собою порожнину скроневої частки, обмежений також волокнами мозолистого тіла й хвостом хвостатого ядра. Уздовж медіальної стінки тягнеться валик білого кольору – амонів ріг, *cornu Ammonis*, або морський коник, *hipposampus*. Він утворюється в результаті глибокого вдавлення гіпокампальної борозни. На передньому кінці морський коник товщає й утворюється нога морського коника, *pes hipposampi*. По медіальному краю морського коника йде торочка, *fimbria hipposampi*, що являє собою продовження ніжок склепіння. На дні нижнього рога міститься обхідне підвищення, *eminentia collateralis*, що утворилося від вдавлення колатеральної борозни [9, 18, 19].

У центральній частині й нижньому розі бічних шлуночків міститься судинне сплетення.

Поверхня кожної півкулі покрита великою кількістю різних за глибиною борозен, між якими розміщуються різні за величиною звивини.

Таким чином, борозна, *sulcus*, – це заглиблення в тканину мозку, а звивина, *gyrus*, – це ділянка сірої речовини головного мозку, що розташована між двома борознами (рис. 21, 22).

На кожній півкулі розрізняють такі поверхні:

- верхньолатеральна – опукла;
- нижня – трохи ввігнута;
- медіальна – внутрішня.

У кожній півкулі розрізняють найбільш вишуклі місця:

- 1) лобовий полюс,
- 2) потиличний полюс,

3) скроневий полюс.

Півкулю розділяють на частки:

- лобова,
- тім'яна,
- потилична,
- скронева,
- острівцевь.

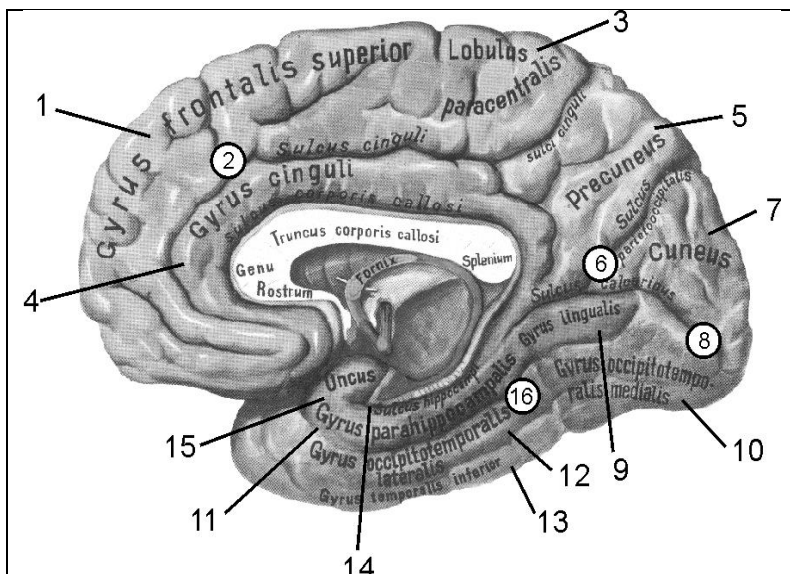


Рис. 22. Головний мозок (медіальна поверхня):

1 – верхня лобова звивина; 2 – поясна борозна; 3 – прицентрально-часточка; 4 – поясна звивина; 5 – передклин; 6 – тім'яно-потилична борозна; 7 – клин; 8 – шпорна борозна; 9 – язикова звивина; 10 – медіальна потилично-скронева звивина; 11 – парагіпокампальна звивина; 12 – латеральна потилично-скронева звивина; 13 – нижня скронева звивина; 14 – гіпокампальна борозна; 15 – гачок; 16 – колатеральна борозна.

Лобова частка, lobus frontalis. Розміщується в передній частині півкулі головного мозку й відділена позаду від тім'яної частки глибокою непереривною центральною борозною. На медіальній поверхні півкулі лобову частку обмежує поясна борозна. Майже паралельно центральній борозні розміщується переривчаста передцентральна борозна.

Передцентральна й центральна борозни обмежують передцентральну звивину. Перпендикулярно передцентральній борозні й паралельно поздовжній щілині розташовуються верхня лобова і нижня лобова борозни. Між ними локалізуються верхня, середня й нижня лобові звивини. У нижній лобовій звивині виділяють три частини: 1) покришкову, 2) трикутну, 3) очноямкову. По краях медіальної поверхні лобової частки розташовані прямі звивини (рис. 21, 22, 23).

У людини лобова частка бере участь у формуванні складних програм поведінки, звіренні результатів дії з початковими намірами. При стимуляції лобової частки у хворих відтворюються картини минулого досвіду, що дає підставу вважати, що вона бере участь у деяких видах пам'яті, головним чином на недавні події [16].

Показником спеціалізації лобової частки є те, що у людей з праворукістю у лівій півкулі виявлена велика структурна впорядкованість розміщення клітин.

Крім того, лобова частка бере участь у забезпеченні координації рухів, пов'язаних із прямоходінням, збереженням рівноваги тіла, у регуляції вісцеральних функцій.

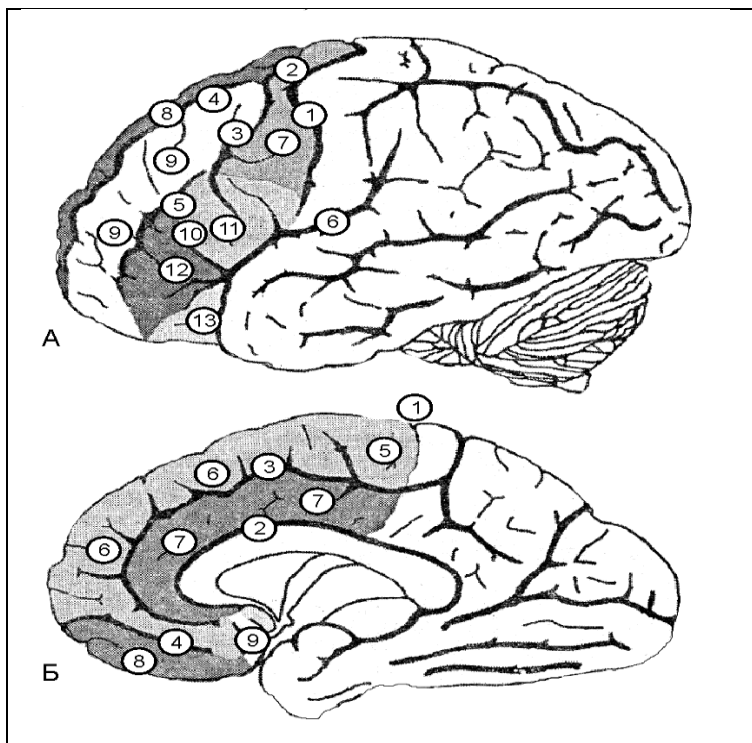


Рис. 23. Лобова частка:

А – латеральна поверхня: 1 – центральна борозна; 2 – верхня передцентральна борозна; 3 – нижня передцентральна борозна; 4 – верхня лобова борозна; 5 – нижня лобова борозна; 6 – латеральна борозна; 7 – передцентральна звивина; 8 – верхня лобова звивина; 9 – середня лобова звивина; 10 – нижня лобова звивина; 11 – покришкова частина; 12 – трикутна частина; 13 – очноямкова частина.

Б – медіальна поверхня: 1 – центральна борозна; 2 – борозна мозолистого тіла; 3 – поясна борозна; 4 – пряма борозна; 5 – прицентрально часточка; 6 – верхня лобова звивина; 7 – поясна звивина; 8 – пряма звивина; 9 – принохове поле.

У лобовій частці розташовується центр організації рухових механізмів мовлення – центр Брока. Порушення діяльності цього центру призводить до афазії Брока, або лобової афазії – розуміння мови при ній не порушено, сама ж мова вкрай утруднена або навіть неможлива. Більше 100 років тому французький антрополог Поль Брока виявив, що при ураженні нижньої лобової звивини лівої півкулі спостерігається втрата мови. Це моторний центр мовлення, або центр Брока. Після руйнування центру Брока мова частково може відновлюватися (моторні зони медіальних відділів мозку).

Тім'яна частка, lobus parietalis. Обмежена попереду центральною борозною, позаду – тім'яно-потиличною борозною (рис. 21, 22, 24). За центральною борозною міститься постцентральна звивина, обмежена позаду постцентральною борозною. Постцентральна звивина вважається проекційною, соматичною й чутливою (тут розташоване ядро чутливого аналізатора). За постцентральною борозною, паралельно поздовжній борозні головного мозку, розташована S-подібно вигнута внутрішньотім'яна (міжтім'яна) борозна. Вона ділить тім'яну частку на дві частини: верхню тім'яну часточку й нижню тім'яну часточку. Верхня тім'яна часточка має стосунок до сприйняття шкірної й пропріоцептивної чутливості. Тут формуються відчуття локалізації, ваги, шорсткості, напрямку руху, просторове чуття.

Нижня тім'яна часточка ділиться на дві частини: верхню крайову звивину й кутову звивину [16, 19].

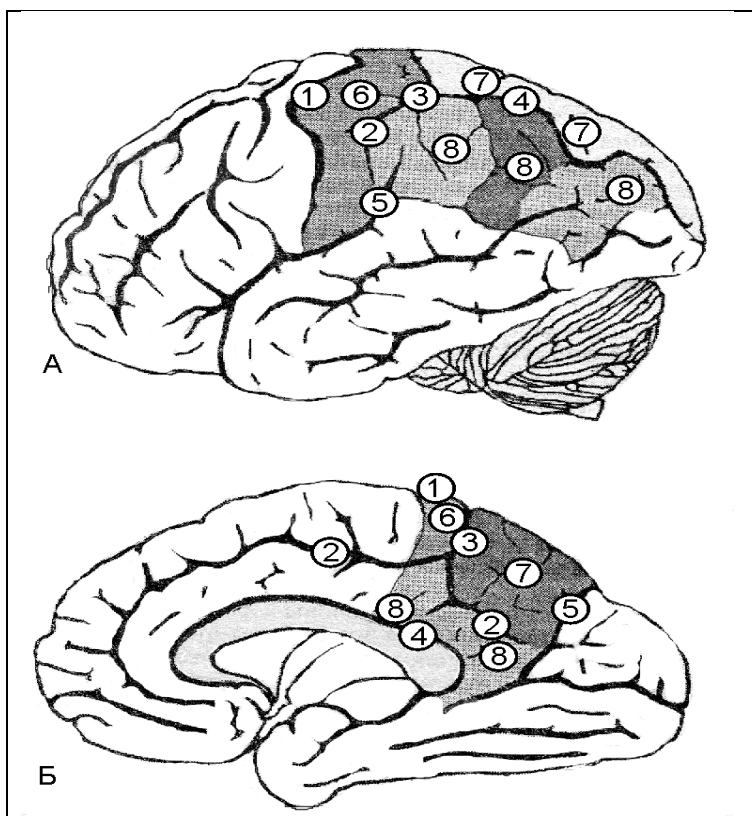


Рис. 24. Тім'яна частка:

А – латеральна поверхня: 1 – центральна борозна; 2 – постцентральна борозна; 3 – зірка (завиток); 4 – міжтім'яна борозна; 5 – латеральна борозна; 6 – постцентральна звивина; 7 – верхня тім'яна часточка; 8 – нижня тім'яна часточка.

Б – медіальна поверхня: 1 – центральна борозна; 2 – поясна борозна; 3 – крайова частина поясної звивини; 4 – борозна мозолистого тіла; 5 – тім'яно-потилична борозна; 6 – прицентральною часточкою; 7 – передклин; 8 – поясна звивина.

Нижня тім'яна часточка бере участь в інтеграції соматосенсорних, зорових, слухових, вестибулярних подразнень і у формуванні просторових уявлень про зовнішній світ і власне тіло.

Нижньотім'яна часточка має стосунок до цілеспрямованих предметних дій, які здійснюються на основі зорового контролю й орієнтації в просторі, реалізації складних програм моторних актів, процесах гнозії.

При порушенні функції нижньотім'яної часточки спостерігаються розлади впізнавання – агнозії й порушення цілеспрямованої дії – апраксії. Виділяють кілька видів агнозії:

1) Зорова агнозія проявляється у невпізнанні предмета. Людина, що страждає зоровою агнозією, бачить предмети, обходить їх не наштовхуючись, але не впізнає. Для того, щоб впізнати предмет, їй необхідно обмацати його або почути його звук. Зорова агнозія пов'язана також з ураженням потиличних часток мозку.

2) Слухова агнозія проявляється у невпізнанні предметів за видаваними ними звуками. Хворий може не впізнати звук дзвіночка або шум води, що ллється, але впізнає дзвіночок за зовнішнім виглядом, а воду – за відчуттям. Слухова агнозія зустрічається також при ураженні скроневої частини мозку.

3) Тактильна агнозія проявляється у невпізнанні предмета при його обмацуванні. Спостерігається при ураженні тім'яної частки.

Апраксія проявляється в порушенні певної цілеспрямованої дії. Хворий апраксією часто не

може запалити сірник, розрізати хліб, привітатись і т.п. У той же час його рука не паралізована, і він може здійснити ряд простих рухів – згинання, розгинання. Для апраксії характерне розуміння хворим того, що він повинен зробити, але разом з тим неможливість зробити цю цілеспрямовану дію.

У кутовій звивині тім'яної частки міститься центр письмової мови й читання.

У тім'яній частці міститься центр мовної пам'яті, при його ураженні спостерігається тім'яна афазія або амнезія – характеризується забуванням окремих слів. Хворий амнезією знає, про що він хоче сказати, але часто не може згадати потрібного йому слова, і змушений для позначення предмета вдаватись до його тривалого опису. Вогнище ураження перебуває в лівій нижній тім'яній звивині. При ураженні цієї звивини часто спостерігаються й інші порушення, зокрема, розлади лічби – акалькулія [16, 19].

Потилична частка, lobusoccipitalis.
Починається від умовної межі, проведеної від передпотиличної вирізки до тім'яно-потиличної борозни (рис. 21, 22, 25). На зовнішній латеральній поверхні виділяють верхню й нижню потиличні борозни, які обмежують відповідні звивини. На медіальній поверхні потилична частка має форму трикутника й обмежена попереду тім'яно-потиличною борозною, знизу – колатеральною борозною.

В середині трикутника проходить глибока пташина, або шпорна, борозна. Нижче пташиної борозни розташовується язикова звивина. Між тім'яно-потиличною борозною й пташиною борозною

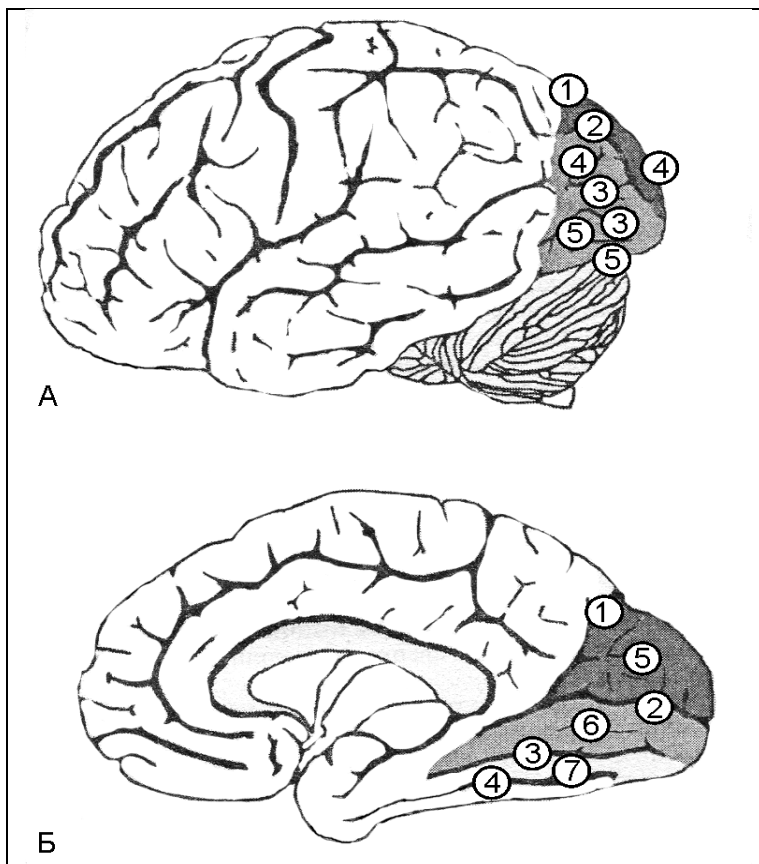


Рис. 25. Потилична частка:

А – латеральна поверхня: 1 – тім'яно-потилична борозна; 2 – верхні потиличні борозни; 3 – бічні потиличні борозни; 4 – верхні потиличні звивини; 5 – бічні потиличні звивини.

Б – медіальна поверхня: 1 – тім'яно-потилична борозна; 2 – шпорна борозна; 3 – колатеральна борозна; 4 – потилично-скронева борозна; 5 – клин; 6 – язикова звивина; 7 – потилично-скронева медіальна звивина.

міститься клин. Потилична частка зв'язана із зоровою функцією. При подразненні рецепторів первинних полів потиличної частки виникають відчуття світла, темряви, різнобарвних плям; при подразненні вторинних полів одержувані зорові сигнали перетворюються в образи; виділяють поля для спрямування зорової уваги до мотиваційно значимих цілей.

Скронева частка, lobus temporalis, відділена від лобової й тім'яної часток латеральною (сильвіевою) борозною. На латеральній поверхні частки розташовуються верхня і нижня скроневі борозни, які відмежовують відповідно верхню, середню й нижню скроневі звивини. На нижній поверхні скроневої частку обмежує колатеральна борозна (рис. 21, 22, 26).

Задня ділянка нижньої поверхні півкулі утворена нижньою поверхнею скроневої й потиличної часток, які тут не мають певних меж. На цій ділянці видні дві звивини: латеральна потилично-скронева й медіальна потилично-скронева, між якими розміщується потилично-скронева борозна [16, 19].

Між заднім відділом колатеральної борозни й шпорною борозною лежить язикова звивина, а біля переднього відділу колатеральної борозни лежить парагіпокампальна звивина. Ця звивина, яка прилягає до стовбура мозку, вже міститься на медіальній поверхні півкуль.

Скронева частка має широкі зв'язки з різними відділами мозку.

Пірамідні нейрони слухової ділянки мають властивості простих, складних і надскладних

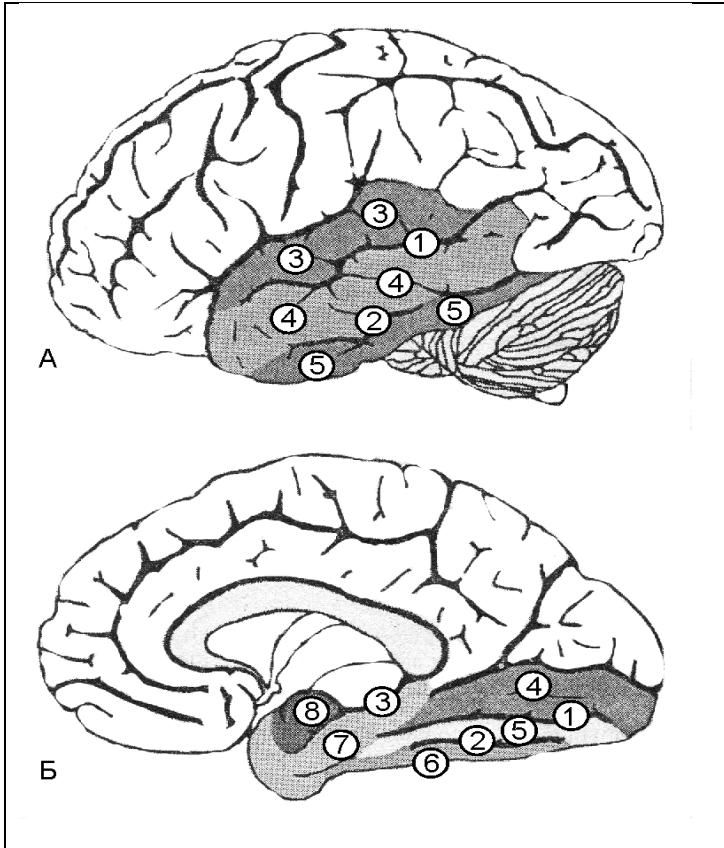


Рис. 26. Скорова частка:

А – латеральна поверхня: 1 – верхня скорова борозна; 2 – нижня скорова борозна; 3 – верхня скорова звивина; 4 – середня скорова звивина; 5 – нижня скорова звивина.

Б – медіальна поверхня: 1 – колатеральна борозна; 2 – потилично-скорова борозна; 3 – гіпокампальна борозна; 4 – язикова звивина; 5 – потилично-скорова медіальна звивина; 6 – потилично-скорова латеральна звивина; 7 – парагіпокампальна звивина; 8 – гачок.

детекторів сприйманих звукових сигналів. При подразненні первинної слухової зони (середня частина верхньої скроневої звивини) виникають елементарні слухові відчуття: дзенькіт, клацання, шум.

Вторинна слухова зона відрізняється більшим розвитком асоціативного шару.

Вторинна слухова зона (задня частина верхньої скроневої звивини) бере участь у механізмах мови, тут розташований мовнослуховий аналізатор – центр Верніке. При ураженні цього центру розвивається афазія Верніке, або скронева афазія.

Вона характеризується розладом сприйняття мови. Хворий не розуміє мови, у нього є вибіркова глухота на слова, здатність же мови не тільки збережена, але проявляється навіть у посиленій балакучості. Внаслідок відсутності сприйняття власної мови слова бувають зіпсовані, і безперервна мова афазіка може бути зовсім незрозумілою.

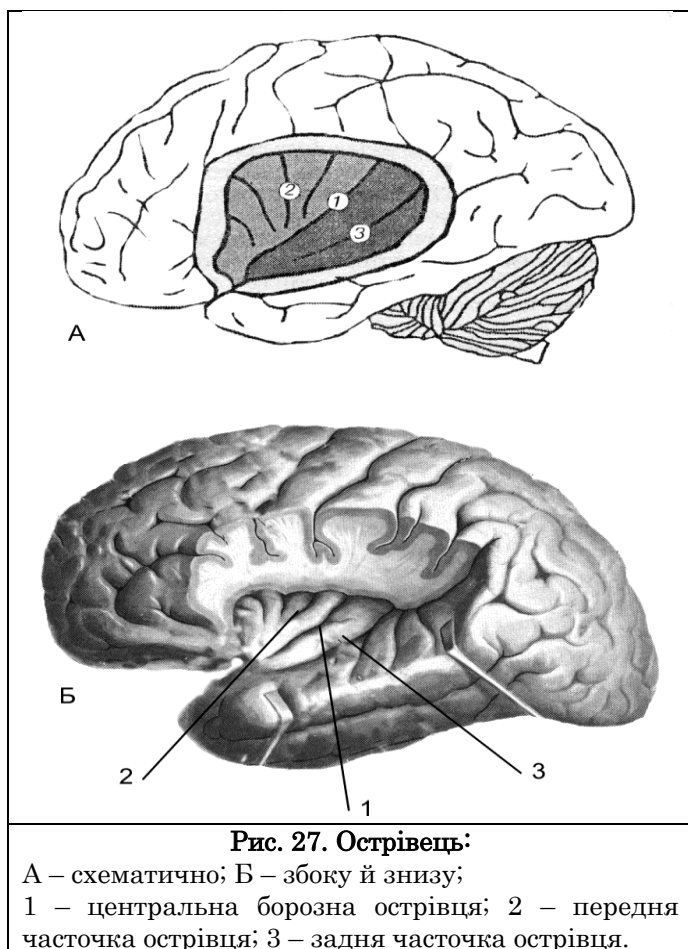
Також виділяють такі форми скроневої афазії:

- алексія – порушення здатності читати про себе й уголос;

- амузія - розлад музичного сприйняття.

Видалення скроневої мовної зони призводить до стійкої загальної афазії – нездатності розуміти мову й говорити. Це свідчить про те, що ця ділянка є первинним центром мови, і у філогенезі вона утворилася раніше від інших.

Острівець, *insula*, – найменша частка мозку, прикрита скроневою, тім'яною і лобовою частками.



Острівець має трикутну форму, вершиною спрямованою вперед. Він оточений коловою борозною. Центральною борозною острівця, яка орієнтована від основи до вершини острівця, він ділиться на передню й задню часточки острівця (рис.27) [18].

Кінцевий мозок складається із сірої й білої речовин. Сіра речовина півкуль складається з базальних ядер і кори. Біла речовина представлена трьома видами волокон.

Сіра речовина кінцевого мозку. Кінцевий мозок спочатку виникає у зв'язку з нюховим рецептором, потім стає органом керування поведінкою тварин, при цьому в ньому виникають центри інстинктивного поведіння, засновані на видових реакціях, і, нарешті, у кінцевому мозку виникають центри індивідуальної поведінки, заснованої на індивідуальному досвіді.

Відповідно до цього в кінцевому мозку розрізняють у порядку історичного розвитку три частини:

1) Стародавня частина – представлена нюховим мозком. Це найдавніша і найменша частина, розміщена вентрально.

2) Давня частина – представлена базальними ядрами, так звана «підкірка», прихована в глибині. Ці підкіркові ядра становлять екстрапірамідну систему і відповідають за несвідомі, автоматичні рухи (інстинктивну поведінку).

3) Нова частина – представлена плащем, наймолодша й найбільша частина, яка покриває інші [3, 19].

Нюховий мозок, rhinencephalon, – філогенетично найдавніша частина кінцевого мозку, яка виникла у зв'язку з рецептором нюху. Всі його компоненти є різними частинами нюхового аналізатора.

Нюховий мозок розташовується на нижній і медіальній поверхнях півкуль мозку й умовно розділяється на периферичний і центральний відділи.

До периферичного відділу нюхового мозку належать *нюхова цибулина*, *bulbus olfactorius*, й *нюховий тракт*, *tractus olfactorius*. Нюховий тракт закінчується *нюховим трикутником*, *trigonum olfactorius*, який спереду розходитьсь двома *нюховими смугами*, *striae olfactoriae*: латеральною й медіальною.

До центрального відділу нюхового мозку належать: поясна звивина, морський коник (гіпокамп), зубчаста звивина, гачок, внутрішньокрайова звивина, пучкова звивина й сіре покриття над мозолистим тілом. *Поясна звивина*, *gyrus cinguli*, лежить вище мозолистого тіла на медіальній поверхні і є не тільки центром нюху, але й регулює функції внутрішніх органів (у першу чергу серцево-судинної системи). Морський коник (рис. 31) являє собою впинання сірої речовини з боку медіальної стінки нижнього рога бічного шлуночка й добре видний у вигляді булавоподібного тіла. Морський коник, або гіпокамп, – парне утворення, разом із гіпоталамусом утворюють лімбічну систему. Вважають, що гіпокамп відіграє істотну роль у підтриманні сталості внутрішнього середовища організму, бере участь у вищій координації функцій розмноження й емоційної поведінки, а також у процесах навчання й збереження пам'яті. *Зубчаста звивина*, *gyrus dentatus*, являє собою скручену частину кори медіального краю

гіпокампальної борозни. Сіра речовина зубчастої звивини поширюється на внутрішній край гіпокампа й на дорсальну поверхню мозолистого тіла, формуючи тут так зване *сіре покриття*, *indusium griseum*. *Гачок*, *uncus*, являє собою передній кінець борозни гіпокампа, який розділяється на дві частини: передню й задню. Передня частина належить до гачка; задня утворює усередині *крайову звивину*, *gyrus intralimbicus*, яка закінчується у *смужковій звивині*, *gyrus fasciolaris*.

Базальні ядра, *nuclei basalis*, – розташовуються в глибині білої речовини кінцевого мозку. До них відносять хвостате, сочевицеподібне, мигдалеподібне ядра й огорожу (рис.28). Топографічно і функціонально хвостате й сочевицеподібне ядра поєднують у *смугасте тіло*.

Хвостате ядро, *nucleus caudatus*, має булавоподібну форму, вигнуте назад, оточує майже з усіх боків таламус. Ділиться на три частини: передня частина розширена, називається *головка*, *caput*, середня частина – *тіло*, *corpus*, задня частина – *хвіст*, *cauda*. Хвостате ядро складається з малих і великих пірамідних клітин. Подразнення хвостатого ядра призводить до дрімоти, подовження часу відповідної реакції, при подразненні рецепторів.

Сочевицеподібне ядро, *nucleus lentiformis*, знаходиться латерально й попереду від таламуса. Воно має клиноподібну форму з вершиною, спрямованою до середньої лінії. Передня грань сочевицеподібного ядра зрощена з головкою хвостатого ядра. Дві смужки білої речовини

розділяють сочевицеподібне ядро на три частини: зовнішня частина, темніша, називається *лущина*, putamen, й дві внутрішні частини, світліші, називаються бліда куля або *палідум*, globus pallidum [9, 18].

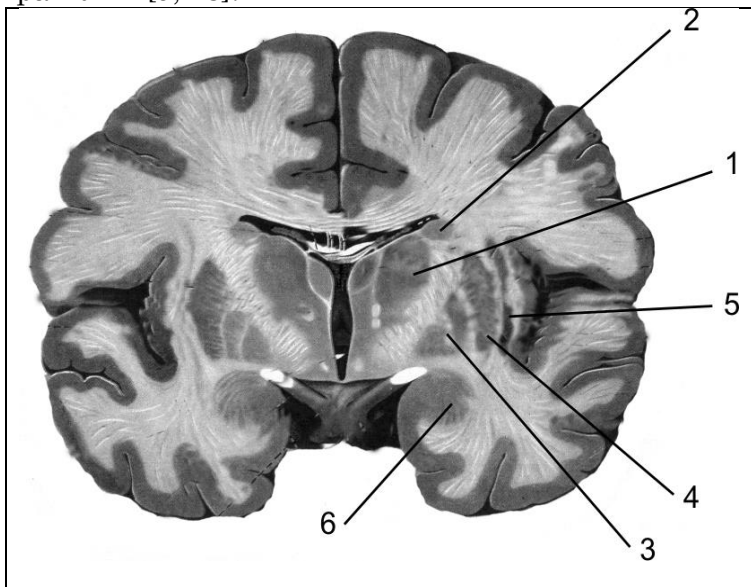


Рис. 28. Базальні ядра:

1 – таламус; 2 – хвостате ядро; 3 – бліда куля (палідум); 4 – лущина; 5 – огорожа; 6 – мигдалеподібні ядра (ядра амигдали).

Бліда куля – парне утворення, є руховим ядром. При його подразненні можна одержати скорочення шийних м'язів, кінцівок і всього тулуба, переважно на протилежному боці. Однією з функцій блідої кулі вважають гальмування нижчерозташованих ядер, головним чином червоного ядра середнього мозку. При ушкодженні

блідій кулі спостерігається сильне збільшення тонусу скелетної мускулатури – гіпертонус, виникає скутість рухів. У людини при ураженні білого ядра обличчя стає маскоподібним, при стимуляції білї кулі розвивається феномен збільшення об'єму короткочасної пам'яті майже у два рази. При порушенні білого ядра змінюються харчові реакції: пацюки відмовляються від їжі й втрачають вагу. Це пояснюється втратою зв'язку білї кулі з гіпоталамусом.

Хвостате й сочевицеподібне ядра топографічно і функціонально поєднують у *стріопалідарну систему*. Стріопалідарна система за філогенетичними і функціональними критеріями розділяється на давню частину – палеостріатум (представлений білою кулею) і нову частину – неостріатум (складається із хвостатого ядра й шкаралупи, які поєднуються в смугасте тіло).

Смугасте тіло, *corpus striatum*, регулює й частково загальмовує роботу білї кулі, тобто діє так само, як біла куля діє на червоне ядро. Смугасте тіло вважають вищим підкірковим регуляторним центром рухового апарата. У смугастому тілі містяться також вищі вегетативні координаційні центри, які регулюють обмін речовин, теплотворення й тепловиділення, судинні реакції. Смугасте тіло впливає на органи, які інервуються вегетативною системою. При ураженні смугастого тіла в людини спостерігаються атетоз – стереотипічні рухи кінцівок, повільні червоподібні рухи кистей і пальців рук; хорея – сильні неправильні рухи, що відбуваються без усякого порядку й послідовності, та захоплюють майже всю

мускулатуру («танець святого Вітта»). У тварин подразнення одних ділянок смугастого тіла викликає циркуляторні рухові реакції, що характеризуються поворотом голови й тулуба у бік, протилежний подразненню; при подразненні інших – спостерігається гальмування рухових реакцій. З ушкодженням базальних ядер пов'язаний механізм виникнення паркінсонізму. Цей синдром характеризується комплексом таких симптомів, як гіпокінез – мала рухливість, утруднення при переході від спокою до руху; воскоподібна ригідність, або гіпертонус, що не залежать від положення суглобів і фази руху; статичний тремор (тремтіння), найбільш виражений у дистальних відділах кінцівок. Всі ці симптоми обумовлені гіперактивністю базальних ядер, яка виникає при ушкодженні дофамінергічного (гальмівного) шляху, який іде від чорної речовини середнього мозку до смугастого тіла [16].

Мигдалеподібне ядро, nucleus amygdaloideum, являє собою групу ядер і локалізується усередині переднього полюса скроневої частки. Входить до складу лімбічної системи, яка характеризується дуже низьким порогом збудження, що може сприяти розвитку епілептиформної активності. Мигдалеподібне ядро ділиться на філогенетично давню частину – кортикомедіальну, і більш нову частину – базальнолатеральну. Ядра кортикомедіальної частини пов'язані з нюховою і статевими функціями (полегшують секрецію люліберину й фоліберину). Базальнолатеральні ядра пов'язані з новою корою

та смугастим тілом, полегшують секрецію АКТГ і СТГ. При стимуляції мигдалеподібного ядра виникають судоми, емоційно забарвлені реакції, страх, агресія.

Огорожа, claustrum, – тонка смужка сірої речовини, яка відділилася в процесі еволюції від кори острівця. Має товщину близько 2 мм. Має зв'язки з усіма відділами кори півкуль, а також бере участь в окорухових реакціях при спостереженні за об'єктом.

Кора великих півкуль, cortex cerebri. За походженням та структурою кора великих півкуль неоднорідна. Кора пройшла довгий шлях розвитку і складається із чотирьох філогенетично різних частин:

1) давня кора (палеокортекс) – формує нюховий мозок і складається із нюхових цибулин, нюхового горбка, прозорої перегородки та ін., займає 0,6% поверхні кори;

2) стародавня кора (археокортекс) – об'єднує гіпокамп та зубчасту звивину, займає 2,2% поверхні кори;

3) проміжна кора (мезокортекс) – формується острівцевою часткою і приморськокониковою (парагіпокампальною) звивиною, займає 1,3% загальної поверхні кори;

4) нова кора (неокортекс) – філогенетично наймолодша та разом з цим найскладніша частина, займає 95,6% поверхні кори.

Для давньої кори характерна відсутність пошарової будови. Стародавня кора має три клітинних шари. Проміжна кора – п'ятишарова.

Великі півкулі покриті шаром сірої речовини – новою корою, або плащем, pallium. У новій корі налічують біля 15-16 млрд. нервових клітин. Товщина кори може мінятися від 1 до 5 мм і тільки в прицентральної часточці може досягати 10 мм. Загальна площа кори великих півкуль в середньому дорівнює 22 тис.мм² (або 2200 см²). 2/3 (близько 14,8 тис.мм²) кори перебуває в глибині борозен і тільки 1/3 (близько 7,2 тис.мм²) лежить на поверхні [3, 6, 19].

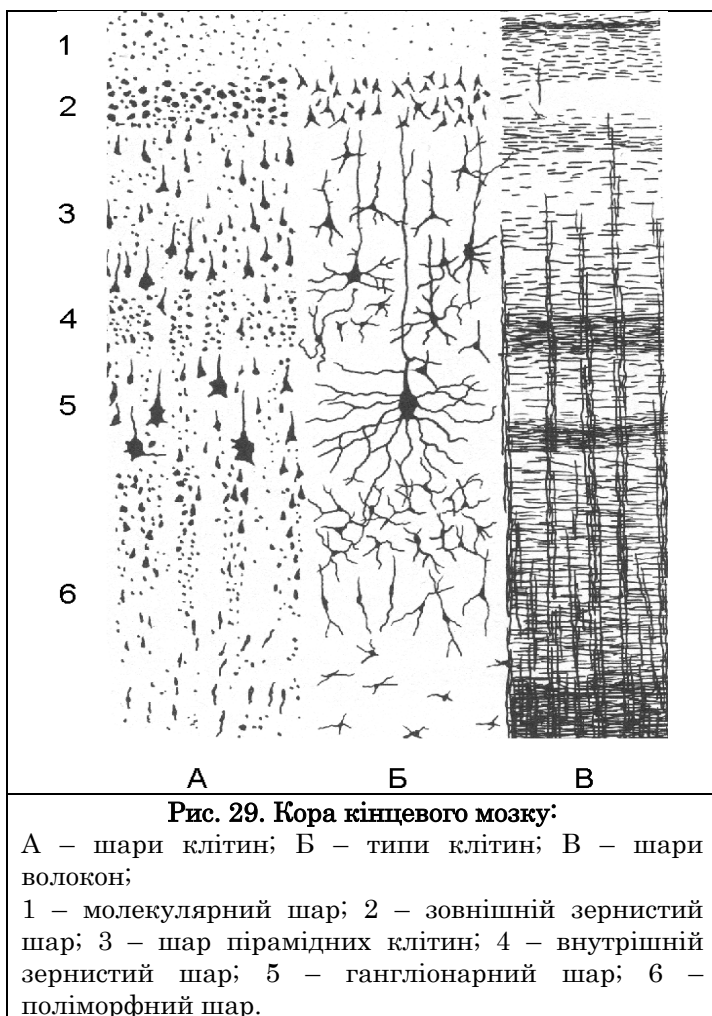
Клітин нейроглії приблизно в 10 разів більше, ніж нейронів. Нейроглія становить більшу частину об'єму головного мозку, від 60 до 90 % від всієї його маси.

Кора великих півкуль складається із клітин різної форми: зірчастих, веретеноподібних, павукоподібних, горизонтальних, пірамідних і т.д. Виділяють 56 різновидів клітин кори. Нейрони в корі розташовуються нерівномірно, відрізняються розмірами.

Клітини розміщуються нерізно відмежованими шарами, причому кожний шар характеризується перевагою якого-небудь виду клітин.

У корі великих півкуль налічується 6 шарів (рис. 29) [18]:

1) Молекулярний шар, lamina moleculare, – бідний нервовими клітинами, основна маса шару представлена дендритами нейронів нижчерозміщених шарів. Має товщину близько 0,2 мм. Нейрони молекулярного шару – це дрібні зірчасті клітини, відростки яких орієнтовані паралельно поверхні кори.



2) Зовнішній зернистий, lamina granularis externa, – утворений дрібними нейронами завтовшки близько 10 мкм, округлої, кутастої, зірчастої й пірамідної форм. Мають

синаптичні зв'язки з нейронами молекулярного шару. Товщина шару – 0,10 мм.

3) Шар пірамідних клітин, *lamina pyramidalis*, – найширший (близько 1 мм), складається із дрібних і середніх нейронів пірамідної форми, розміром від 10 до 40 мкм. Частина відростків цих клітин досягає першого шару, інша частина поринає в білу речовину півкуль.

4) Внутрішній зернистий шар, *lamina granularis interna*, – у деяких полях добре розвинений, у деяких відсутній. Товщина цього шару – від 0,12 до 0,3 мм. Утворений дрібними різноманітними за формою клітинами, з перевагою зірчастих клітин, які мають дугоподібні поворотні аксони. Зірчасті клітини являють собою систему перемикань із аферентних на еферентні нейрони.

5) Гангліонарний шар, *lamina ganglionaris*, – складається з великих пірамідних клітин Беца. Чітко виражений у передній центральній звивині. Від верхньої частини цих клітин відходить великий дендрит, що розгалужується в поверхневих шарах кори. Аксони йдуть у білу речовину й спрямовуються до підкіркових ядер і спинного мозку. Товщина шару – 0,5 мм.

6) Поліморфний (багатоформний) шар, *lamina multiformis (polymorpha)*, – містить клітини різної форми, більшість веретеноподібних нейронів з короткими звитими верхівковими дендритами. Має товщину від 0,1 до 0,9 мм.

Німецький нейроморфолог К.Бродман за гістологічними ознаками, зокрема за щільністю

розташування й формою нейронів, розділив усю кору на 11 ділянок і 52 цитоархітектонічних поля. Деяким полям відповідають коркові кінці аналізаторів.

Біла речовина півкуль складається з 3 груп волокон [9, 18, 19]:

I група – **асоціативні волокна**, *fibrae associationis*, – беруть участь в утворенні умовних рефлексів.

Розміщуються в межах однієї півкулі. Вони розподіляються на два типи:

- 1) короткі – з'єднують поруч розміщені звивини, у межах однієї півкулі,
- 2) довгі – з'єднують частки в межах однієї півкулі.

Таких пучків волокон існує декілька.

Пояс, *singulum*, – пучок волокон, що проходить у пояській звивині, з'єднує різні ділянки кори як між собою, так і з сусідніми звивинами медіальної поверхні півкуль.

Верхній поздовжній пучок, *fasciculus longitudinalis superior*, – з'єднує лобову частку із задньою частиною скроневої частки, з нижньою тім'яною часточкою й потиличною часткою.

Нижній поздовжній пучок, *fasciculus longitudinalis inferior*, – зв'язує скроневу й потиличну частки.

Гачкуватий пучок, *fasciculus uncinatus*, – з'єднує очноямкову поверхню лобової частки зі скронеvim поясом.

II група – **комісуральні (спайкові) волокна**, *fibrae commissurales*, – з'єднують обидві півкулі. До спайкових волокон належать:

1) *мозолисте тіло*, corpus callosum, – розміщується вище проміжного мозку; це товстий пучок поперечних волокон, які проходять з однієї півкулі в іншу (рис. 20, 30).

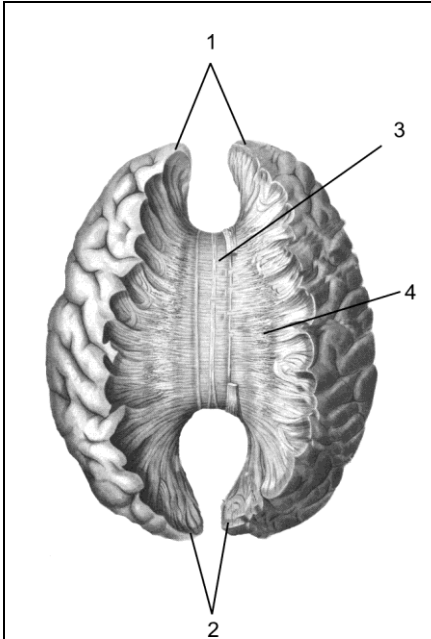


Рис. 30. Мозолисте тіло:

1 – малі (лобові) щипці; 2 – великі (потиличні) щипці; 3 – стовбур мозолистого тіла; 4 – променистість мозолистого тіла.

Мозолисте тіло спереду має *коліно*, genu, що звужується донизу у вигляді *дзьоба*, rostrum, по центру розташовується *стовбур*, truncus. Задня частина називається *заднє стовщення*, або *валик*, splenium. Дзьоб мозолистого тіла продовжується в тонку пластинку дзьоба, яка переходить у *кінцеву пластинку* мозку, lamina terminalis. Волокна коліна з'єднують лобові частки й утворюють *малі, або лобові, щипці*,

forcers minor (frontalis). Волокна валика з'єднують потиличні частки й утворюють *великі, або потиличні, щипці*, forcers major (occipitalis). Волокна стовбура з'єднують тім'яні, скроневі

частки, острівці і утворюють *променистість мозолистого тіла*, radiation corporis callosi.

2) *склепіння*, fornix, – з'єднує всі частки півкуль, гіпоталамус зі скроневими частками, гіпокампи із сосочковими тілами.

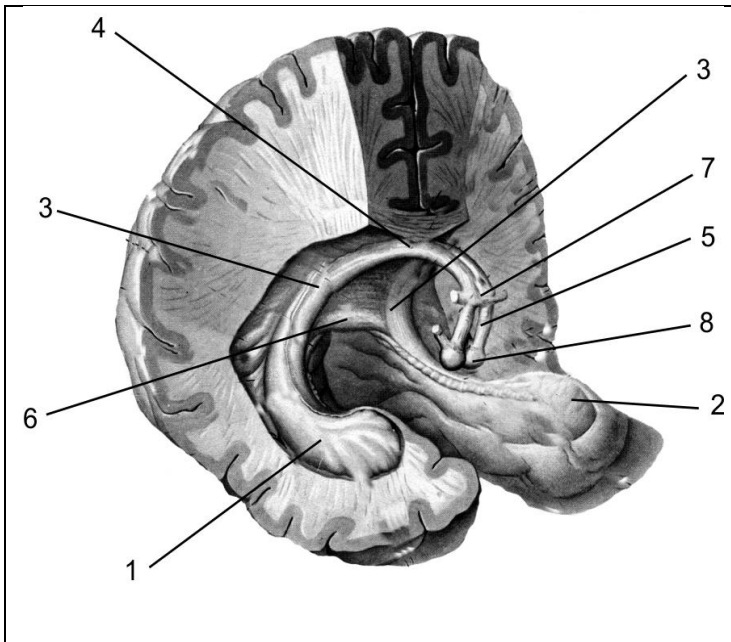


Рис. 31. Склепіння:

1 – морський коник; 2 – гачок; 3 – ніжки склепіння; 4 – тіло склепіння; 5 – стовпи склепіння; 6 – задня мозкова спайка; 7 – передня мозкова спайка; 8 – сосочкоподібні тіла.

Склепіння складається із двох дугоподібних тяжів, які починаються від торочки гіпокампу і утворюють *ніжки склепіння*, crus. Вони йдуть уверх і вперед, де з'єднуються і утворюють *тіло склепіння*, corpus. Тіло вигинається вниз і вперед

й розділяється на два *стовпи*, *columna*, які закінчуються на сосочкових тілах гіпоталамуса (рис.31).

3) *передня й задня мозкові спайки*. Передня спайка, *commissura anterior*, розташовується під дзюбом мозолистого тіла, в її складі налічується до 3 млн. волокон. Вона ділиться на дві частини: передня частина з'єднує нюхові частки і парагіпокампальні звивини. Задня частина ширша, вона з'єднує лобові й скроневі частки. Задня спайка, або спайка склепіння, *commissural posterior*, розташовується між епіфізом і горбками пластинки покрівлі. Задня мозкова спайка з'єднує частини нюхового мозку, гіпокампи обох півкуль (мал. 20, 31).

III група – *проекційні волокна* – поєднують кору великих півкуль із нижчерозташованими структурами: від таламуса до спинного мозку включно. Проекційні волокна проходять між зоровим горбом, хвостатим і сочевицеподібним ядрами й утворюють *внутрішню капсулу*, *capsula interna*. Внутрішня капсула складається з кінцевих нейронів чутливих шляхів і початкових нейронів рухових шляхів. Внутрішня капсула має біле забарвлення й нагадує форму кута, відкритого зовні. Внутрішня капсула ділиться на три відділи: передню ніжку, коліно й задню ніжку.

Передня ніжка, *crus anterius*, коротка, вона утворена аксонами які, відходять від клітин кори лобової частки до таламуса, червоного ядра та ядер мосту.

Коліно, *genu*, внутрішньої капсули містить кірково-ядерний шлях, який з'єднує клітини

рухової кори із ядрами рухових черепно-мозкових нервів.

Задня ніжка, *crus posterius*, довша, ніж передня. Вона йде між таламусом і сочевицеподібним ядром. Задня ніжка містить кірково-спинномозкові волокна, а також волокна, які йдуть від потиличної і скроневої часток до ядер мосту, та ін.

Волокна всіх провідних шляхів, що утворюють внутрішню капсулу, в білій речовині півкуль розходяться віялоподібно і формують *променистий вінець*, *corona radiata*.

Незначні ушкодження невеликих ділянок внутрішньої капсули внаслідок компактності розміщення волокон обумовлюють важкі розлади рухових функцій і втрату загальної чутливості, слуху й зору на боці, протилежному травмі [16].

ЛІМБІЧНА СИСТЕМА

Лімбічною (від латин. *limbus* – край, облямівка) системою називають сукупність нервових структур і зв'язків, розташованих у медіо-базальній частині великих півкуль, які нібито оторочують стовбур мозку [3, 9, 19].

Лімбічна система включає морфофункціональне об'єднання, до якого входять філогенетично давні відділи кори переднього мозку, а також ряд підкіркових структур, які регулюють функції внутрішніх органів, що обумовлює емоційне забарвлення поведінки і його відповідність наявному суб'єктивному досвіду.

Анатомічні структури лімбічної системи

До складу лімбічної кори входить давня кора (палеокортекс), що формує нюховий мозок і складається з нюхових цибулин, нюхового горбка, прозорої перегородки і прилеглих ділянок кори (препериформної, навколомигдалеподібної і діагональної). Ще один компонент лімбічної системи — стародавня кора (археокортекс), що об'єднує морський коник, який змістився в процесі еволюції до скроневої частки, зубчасту звивину, підставку морського коника (субікулум) і розміщену над мозолистим тілом поясну звивину.

Давня і стародавня кора, які позначають як аллокортекс (або різнорідна кора), межують із п'ятишаровою проміжною корою, або мезокортексом, що переходить безпосередньо в шестишарову нову кору, — неокортекс, або ізокортекс. Мезокортекс формується прилеглою до давньої кори острівцевою часткою і приморськокониковою зввиною, що межує із стародавньою корою (енторіальна ділянка і передпідставка морського коника, або пресубікулум), які також включені до складу лімбічної системи [3, 9, 19].

З підкіркових структур в лімбічну систему входять розташовані на медіальній стінці скроневої частки мигдалеподібне тіло і ядра перегородки кінцевого мозку. Багато дослідників зараховують до лімбічної системи також передне таламічне ядро, сосочкоподібні (мамільярні) тіла і гіпоталамус.

Усі численні формування лімбічної кори кільцеподібно охоплюють основу переднього мозку

і є своєрідною межею між новою корою і стовбуровою частиною мозку.

Лімбічна система характеризується великою кількістю двосторонніх зв'язків з іншими відділами мозку й усередині самої системи. Так, наприклад, встановлена наявність потужних зв'язків лімбічної системи з гіпоталамусом.

Через гіпоталамус і сосочкоподібні тіла лімбічна система сполучена з центральною сірою речовиною і ретикулярною формацією середнього мозку.

До мигдалика і морського коника йдуть шляхи від скроневої частки кори, які несуть інформацію від зорової, слухової і соматичної сенсорних систем. Встановлені зв'язки лімбічної системи з лобовими частками кори переднього мозку. Нарешті, в межах лімбічної системи ідентифіковані складні циклічні зв'язки, що створюють умови для циркуляції збудження по складних кругових шляхах (рис. 32).

Виділяють два функціональні ланцюги зв'язків структур лімбічної системи :

1) велике коло Папеса (Papez), що йде від морського коника через склепіння — перегородку — мамілярні тіла — передні ядра таламуса — кору поясної звивини і пресубікулум (скронева ділянка) назад до морського коника;

2) малий комплекс, що йде від ядер мигдалика через кінцеві пластинки до гіпоталамуса.

Очевидно, складність зв'язків і внутрішньої організації лімбічної системи свідчить про її участь

в інтеграції функцій нової кори і стовбурових утворень головного мозку.

Функції лімбічної системи

Дослідження функції лімбічної системи у вищих хребетних почалося порівняно недавно. Тривалий час у фізіології існувала точка зору, що аллокортекс має тільки нюхову функцію, і це знайшло вираження в терміні нюховий мозок. В той же час експериментальні дані показують, що, окрім нюхових аферентів, в аллокортексі виявляються проєкції і інших аферентних систем, які конвергують до одних і тих же нервових структур [16].

У 1937 році американський невропатолог Дж. Папес висунув гіпотезу, згідно з якою ці структури мозку утворюють єдину систему (коло Папеса), відповідальну за здійснення вроджених поведінкових актів і формування емоцій. У 1952 році інший американський дослідник, П. Маклін, розвиваючи припущення Папеса, ввів поняття лімбічна система, представляючи цим терміном складну функціональну систему, що забезпечує постійність внутрішнього середовища і контроль видоспецифічних реакцій, спрямованих на збереження виду.

Локальне подразнення різних відділів лімбічної системи викликає різноманітні вегетативні ефекти і впливає на діяльність внутрішніх органів. Так, подразнення ядер мигдалеподібного комплексу призводить до змін частоти серцевого ритму, дихальних рухів, судинного тонуусу.

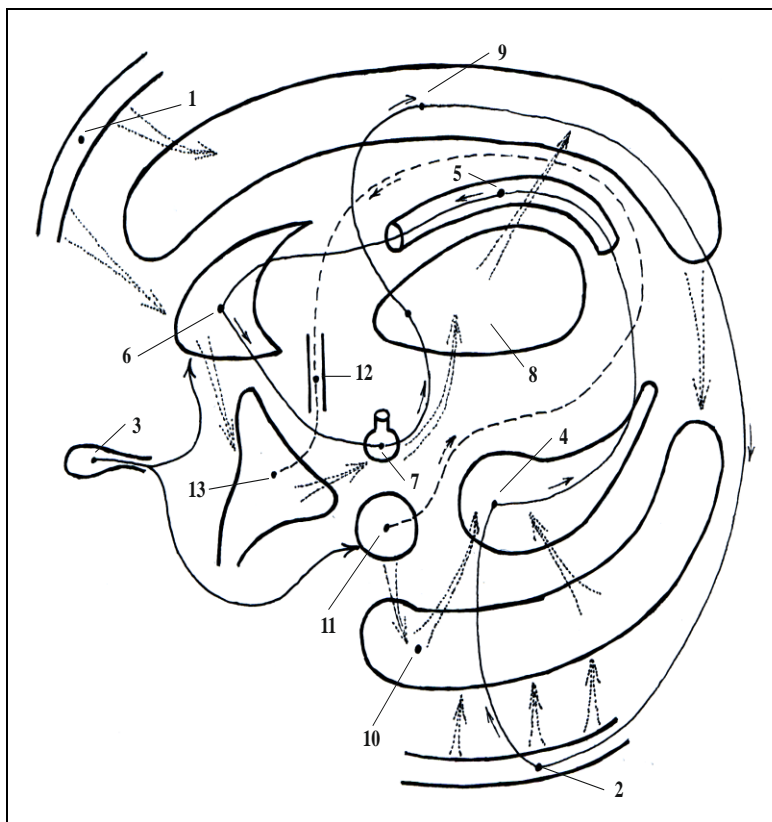


Рис. 32. Зв'язки лімбічної системи:

1 – лобова кора; 2 – скронева кора; 3 – нюхова цибулина;
 4 – морський коник; 5 – склепіння; 6 – перегородка; 7 – мамілярні тіла; 8 – таламус; 9 – поясна звивина; 10 – приморськоконикова звивина; 11 – мигдалеподібне тіло;
 12 – кінцева пластинка; 13 – гіпоталамус.

----- - малий комплекс;

———— - велике коло Папеса;

.....> інші взаємозв'язки структур лімбічної системи.

У ряді випадків подразнення ядер мигдалика впливає на діяльність травного тракту, змінюючи перистальтику тонкої кишки, стимулюючи секрецію слини, довільне жування і ковтання. Описаний вплив мигдалика на скорочення сечового міхура, матки, пілоерекцію і скорочення третьої повіки. Усі ці різноманітні реакції можуть мати різний знак і характеризуватися активацією або пригніченням вісцелярних функцій.

Існують вказівки на те, що кортикальні і медіальні ядра мигдалеподібного комплексу мають стосунок до регуляції харчової поведінки. Проте спроби пов'язати тип реакції із певним ядром мигдалеподібного комплексу не дали чітких результатів. Факти вказують швидше на те, що функціональне представництво в мигдалеподібному комплексі, та і в інших структурах лімбічної системи (наприклад, в морському конику), не диференційоване. В деяких випадках негативні результати пояснюються генералізованою дією електричних стимулів, що поширюються на сусідні ділянки нервової тканини [16].

В той же час характер вегетативних реакцій, викликаних подразненням різних відділів мигдалика, ідентичний ефектам при електричній стимуляції гіпоталамуса, і це дозволяє думати, що регулюючі впливи лімбічної системи опосередковані вегетативними центрами, що пролягають нижче.

Швидше за все, змінюючи в ту або іншу сторону збудливість гіпоталамічних центрів,

лімбічна система визначає знак відповідної вегетативної реакції. Так формується багатоповерхова, побудована за ієрархічним принципом система управління вегетативною сферою, котра інтегрує вегетативні і соматичні реакції.

Як відомо, емоційне забарвлення поведінкових реакцій визначається не лише вегетативними компонентами, але і відповідними ендокринними зрушеннями. У цьому плані становлять інтерес дані про вплив лімбічної системи на діяльність залоз внутрішньої секреції. Встановлено, що тривале (60 хв) подразнення ядер мигдалеподібного комплексу у мавп викликає підвищення вмісту кортикостероїдів у плазмі крові. Низькочастотна (12-36 імп/с) стимуляція морського коника, навпаки, зменшує вміст кортикостероїдів, які виділяються наднирковими залозами при завданні стресових подразників. Очевидно, низхідні впливи цих структур лімбічної системи на гіпоталамус, а через нього на гіпофіз змінюють продукцію кортикотропіну, який регулює секрецію кортикостероїдів.

Таким чином, змінюючи гормональний фон, лімбічна система в природних умовах може брати участь у формуванні спонукань до дії (мотивацій) і регулювати реалізацію самих дій, спрямованих на усунення спонукання, посилюючи або послабляючи емоційні чинники поведінки.

Роль лімбічної системи у формуванні емоцій

Дані про участь різних відділів лімбічної системи у формуванні емоцій неоднозначні.

Найбільша їх кількість відноситься до ролі мигдалеподібного комплексу і поясної звивини в цих процесах. При локальному електричному подразненні ядер мигдалеподібного комплексу можуть бути отримані емоційні реакції типу страху, гніву, люті і агресії. Двостороннє видалення скроневих доль разом з мигдаликом і морським коником викликає у макак-резусів цілий ряд зрушень в емоційній сфері. Як правило, агресивні мавпи після цієї операції стають спокійними і довірливими. У тварин спостерігається гіпероралізм, коли усі незнайомі предмети без розбору заштовхуються до рота [3].

Видалення скроневих доль викликає у мавп гіперсексуальність, причому їх статева активність може бути спрямована навіть на неживі предмети. Нарешті, післяопераційний синдром супроводжується так званою *психічною сліпотою*. Тварини втрачають здатність правильної оцінки зорової і слухової інформації, і ця інформація ніяк не пов'язується з власним емоційним настроєм мавп. Так, макаки без розбору досліджують усе, навіть небезпечні для себе предмети. Виникнення психічної сліпоти пов'язують із післяопераційним порушенням передачі сенсорної інформації від скроневої частки до гіпоталамуса. Ця точка зору підкріплюється електрофізіологічними даними, які свідчать про те, що різні сенсорні подразнення змінюють частоту імпульсної активності нейронів мигдалеподібного комплексу, який, очевидно, бере участь в оцінці інформації, що надходить із зовнішнього середовища [13].

Згідно із теорією Папеса, сенсорні шляхи на рівні таламуса розходяться, причому один шлях йде в проєкційні зони кори, де забезпечується сприйняття, а другий — в лімбічну систему.

Ймовірно, в цій системі відбувається оцінка інформації, що надходить, її зіставлення з суб'єктивним досвідом і запуск відповідних емоційних реакцій через гіпоталамічні структури. Інформація про афективний стан організму може надходити від стовбурових структур в неокортекс або прямо від мигдалеподібного комплексу, або через поясну звивину, яка пов'язана з лобовими, тім'яними і скроневими частками кори півкуль великого мозку. Ймовірно, ці шляхи пов'язані із сприйняттям емоційного фону, проте детальні механізми цього сприйняття ще потребують розробки [19].

Як вже відзначалося, лімбічна система бере участь в запуску тих емоційних реакцій, які вже апробовані в ході життєвого досвіду. У цьому плані привертають увагу дослідження, які констатують участь лімбічної системи в процесах збереження пам'яті. Так, наприклад, видалення морського коника викликає у людей повне випадання пам'яті на нещодавні події. Електричне подразнення приморськоконикової звивини під час нейрохірургічних операцій може супроводжуватися появою швидкоплинних спогадів. Двостороннє видалення морського коника у мавп і щурів призводить до порушення здатності виконувати ту або іншу послідовність поведінкових актів. Описані факти привели до висновку, що морський коник відіграє певну роль в

процесах пам'яті, і послужили поштовхом для подальших досліджень цієї структури.

З'ясувалось, що для будови морського коника характерна наявність чітко відмежованих шарів з переважним розташуванням в них або тіл, або відростків нервових клітин. Нейронні ланцюги морського коника є стереотипними мікромережами, які складаються зі збудливих волокон енторіальної кори, клітин-зерен і пірамідних клітин з аксонами, що йдуть через склепіння до перегородки. Аксони пірамідних клітин утворюють колатералі, що спрямовуються до нейронів інших частин морського коника [3].

Така стереотипна шарувата структура морського коника робить його дуже зручним об'єктом для вивчення функції нейронних мереж на перфузованих зрізах мозку. Електрофізіологічні дослідження зрізів і тотальних препаратів морського коника показали, що для цієї структури характерні періодично низькочастотні (4-5 за 1 с) електричні коливання — θ (тета)-ритму. Ці коливання пов'язані із правильним чергуванням збудливих і гальмівних постсинаптичних потенціалів пірамідних клітин морського коника і, ймовірно, відбивають синхронізацію діяльності його нейронних елементів [13].

Здатність генерувати ритмічну активність, очевидно, залежить від впорядкованої шаруватої структури морського коника, яка створює умови для циркуляції збудження по нейронних ланцюгах, що лежить в основі одного з нейронних механізмів пам'яті.

Про участь морського коника в процесах консолідації пам'яті свідчать також зміни властивостей його нейрональних синапсів після тетанічної стимуляції. При високочастотній стимуляції енторіальної ділянки кори кролика спостерігається тривале, яке досягає декількох годин, а іноді навіть днів, зростання амплітуди синаптичних потенціалів клітин-зерен морського коника. Надалі при мікроелектродному дослідженні товстих зрізів морського коника було встановлено, що зміна ефективності синаптичного проведення після тетанічної стимуляції обумовлена підвищенням секреції медіатора з пресинаптичних закінчень. Паралельні електронно-мікроскопічні дослідження показали, що після тетанічної стимуляції спостерігалось збільшення числа шипиків на дендриті нейронів морського коника.

Ці факти переконують у тому, що пластичність нейронних ланцюгів морського коника є передумовою його участі у формуванні нейронних механізмів пам'яті. Проте було б спрощенням вважати морський коник єдиним сховищем слідів пам'яті у хребетних. Пластичність є дуже поширеною властивістю нейронів, і тому більшість дослідників схиляється до того, що функція пам'яті не є прерогативою якої-небудь однієї структури, а обумовлена діями співдружності багатьох центрів головного мозку. Істотною ланкою в цій системі є зв'язки морського коника з неокортексом [19].

Функціональна роль цих зв'язків підтверджується фізіологічними експериментами.

При одночасній реєстрації електричної активності морського коника і неокортексу спостерігаються реципрокні взаємовідносини між ними. Коли в морському конику виникає повільнохвильовий θ -ритм, в неокортексі домінує високочастотна низькоамплітудна активність і, навпаки, повільнохвильовій активності енцефалограми відповідає високочастотна активність морського коника.

Найбільш виражене посилення θ -ритму в морському конику виявляється на початкових стадіях вироблення умовного рефлексу і поєднується із станом настороженості і зосередження уваги при формуванні орієнтовної реакції.

Видалення морського коника у тварин порушує процеси внутрішнього гальмування і знижує здатність до згасання тих умовнорефлекторних реакцій, що втратили своє адаптивне значення. Одночасно утруднюється зміцнення умовного рефлексу у зв'язку з різким посиленням орієнтовної реакції. Отже, морський коник, як, втім, і інші структури лімбічної системи, істотно впливає на функції неокортексу і на процеси навчання. Цей вплив здійснюється в першу чергу за рахунок створення емоційного фону, який значною мірою відбивається на швидкості утворення будь-якого умовного рефлексу.

Таким чином, лімбічну систему як одне з найбільш давніх утворень мозку не можна вважати простим атавізмом. Це важливий відділ головного мозку, функціонально пов'язаний з

неокортексом і стовбуровими структурами, що утворюють разом систему координації вісцеларних і соматичних функцій організму [3, 13, 19].

ОРГАНИ ЧУТТЯ, ORGANA SENSUM

Різноманітні подразнення, що постійно діють на живий організм, сприймаються різними рецепторними структурами. Залежно від місця їх розташування й будови вони вибірково реагують на різні подразнення. Відповідно, виділяють різні органи чуття: орган зору, орган смаку, шкірної рецепції й т.д. Сигнали, що йдуть від рецепторів у центральну нервову систему, викликають як прості рефлекси, так і різні поведінкові акти й психічну діяльність. Сукупність усіх нейронів, які беруть участь у сприйнятті й проведенні збудження, а також аналізі інформації, що надійшла, називається *аналізатором*. В аналізаторі виділяють периферичний відділ, представлений рецепторами, відділ, що проводить інформацію, і центральний відділ [2, 5].

Залежно від структурної організації рецептори ділять на первинні й вторинні. Рецептори нюхового, шкірного й рухового аналізаторів, відносять до первинних. Вони утворюються волокном сенсорного, або чутливого нейрона, яке безпосередньо піддається подразненню. До вторинних рецепторів відносять смакові, зорові, слухові й вестибулярні. Для них характерно, що подразнення діє не безпосередньо на закінчення відростка сенсорного нейрона, а на

особливі структури – спеціалізовані рецепторні клітини. У них під впливом цього подразнення виникає серія процесів, що є причиною подальшого збудження сенсорного нейрона.

За якістю подразнень, які сприймаються, усі рецептори можна розбити на декілька груп:

- механорецептори – сприймають механічну енергію;
- терморецептори – сприймають тепло і холод;
- хеморецептори – сприймають дію різних речовин;
- фоторецептори – сприймають світлову енергію;
- больові (ноцицептивні) рецептори – сприймають больові подразнення.

За характером взаємодії подразників рецептори поділяють на екстерорецептори, які сприймають подразнення із зовнішнього середовища, і інтерорецептори, які сприймають подразнення із внутрішнього середовища.

Таким чином, рецепторні апарати забезпечують організм достатньою кількістю інформації, яка необхідна для його нормального існування.

ОРГАН ЗОРУ, OCULUS

Орган зору складається з очного яблука й допоміжних апаратів ока [2, 5, 18].

ОЧНЕ ЯБЛУКО, *bulbus oculi*, має неправильну кулясту форму. Для огляду доступний тільки його передній, менший, найбільш опуклий відділ – *роговіка*, *cornea*, і

навколишня його частина; інша, більша, частина залягає в глибині очної ямки (рис.33).

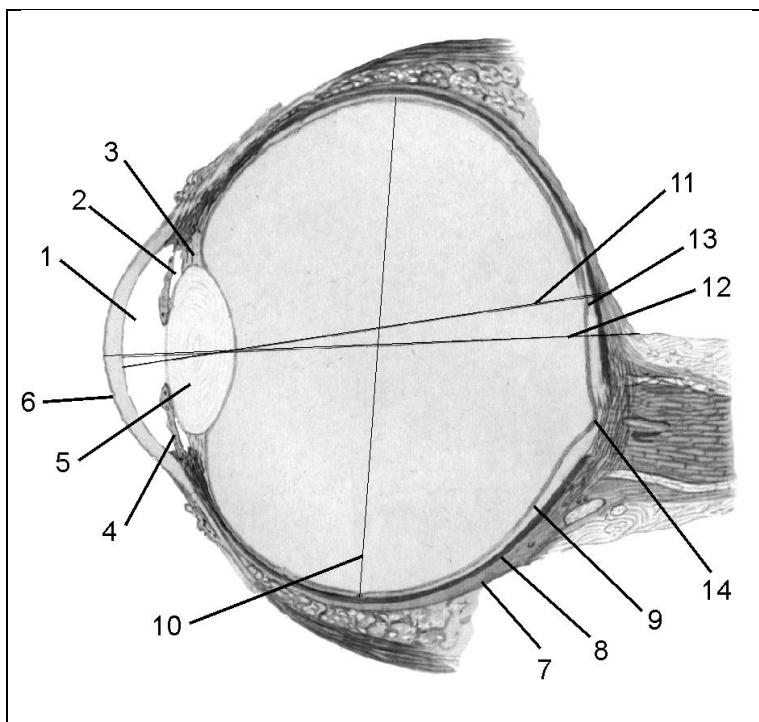


Рис. 33. Очне яблуко:

1 – передня камера ока; 2 – задня камера ока; 3 – війковий поясок; 4 – райдужка; 5 – кришталик; 6 – рогівка; 7 – склера; 8 – судинна оболонка; 9 – сітківка; 10 – екватор; 11 – внутрішня вісь очного яблука; 12 – зовнішня вісь очного яблука; 13 – пляма; 14 – диск зорового нерва.

В очному яблуці розрізняють два полюси: передній і задній. *Передній полюс*, міститься в найбільш опуклій центральній частині передньої

поверхні рогівки, а *задній полюс* розміщується в центрі заднього сегмента очного яблука, трохи зовні від місця виходу зорового нерва.

Лінію, що з'єднує обидва полюси очного яблука, називають *зовнішньою віссю очного яблука*, або геометричною віссю ока, або сагітальною віссю ока. Вона є найбільшим його розміром і дорівнює в середньому 24 мм.

Внутрішня вісь очного яблука досягає 21,3 мм і з'єднує точку внутрішньої поверхні рогівки, що відповідає її передньому полюсу, із точкою на сітківці, що відповідає задньому полюсу очного яблука [2, 5, 13].

Найбільший поперечний розмір очного яблука в середньому дорівнює 23,6 мм, а вертикальний – 23,3 мм.

Лінія, що з'єднує точки найбільшої окружності очного яблука у фронтальній площині, називається *екватором*. Він перебуває на 10-12 мм позаду від краю рогівки. Лінії, проведені перпендикулярно екватору, які з'єднують на поверхні яблука обидва його полюси, зветься *меридіанами*. Вертикальний і горизонтальний меридіани ділять очне яблуко на окремі квадрати.

Очне яблуко складається із двох частин: *ядра і капсули*.

Ядро утворює основну масу очного яблука і являє собою прозорі заломлювальні середовища ока:

- склисте тіло;
- кришталик;
- передня й задня камери ока, заповнені водянистою вологою.

Скliste тіло, corpus vitreum, покрите зовні тонкою прозорою *склистою мембраною* й займає більшу частину порожнини очного яблука. Скliste тіло складається із зовсім прозорої драглистої маси, позбавленої судин і нервів. До його складу входять ніжна сітка із переплетених волоконцець і багата білками рідина – склиста волога. Передня поверхня склистого тіла, спрямована до задньої поверхні кришталика, несе на собі відповідно до її форми чашеподібну *ямку склистого тіла*.

Інша частина склистого тіла прилягає до внутрішньої поверхні сітківки і її форма наближається до кулястої [2, 5, 17].

Кришталик, lens, має форму двоопуклої лінзи. Задня поверхня кришталика, більш опукла, прилягає до склистого тіла, а передня поверхня звернена до райдужки. Край, де поверхні сходяться, називається екватором.

Розрізняють передній і задній полюси кришталика – найбільш опуклі центральні точки передніх і задніх його поверхонь.

Розрізняють *вісь кришталика* довжиною в середньому 3,7 мм (при акомодатції – до 4,4 мм), яка з'єднує точки (полюси) обох поверхонь, що найбільше виступають, та *екваторіальний діаметр*, який дорівнює близько 9 мм.

Речовина кришталика зовсім прозора й так само, як скliste тіло, не містить судин і нервів.

Основна маса кришталика складається з волокон кришталика, що являють собою витягнуті в довжину шестибічні епітеліальні клітини.

Периферичні відділи кришталика покриті з боку його передньої й задньої поверхонь капсулою

кришталіка. Остання являє собою гомогенну прозору оболонку, товстішу на передній поверхні кришталіка, де під нею розміщується шар епітеліальних клітин.

Речовина кришталіка має неоднакову щільність; у центрі вона більш щільна й зветься *ядро кришталіка*, а по периферії менш щільна – *кора кришталіка* (рис.34) [18].

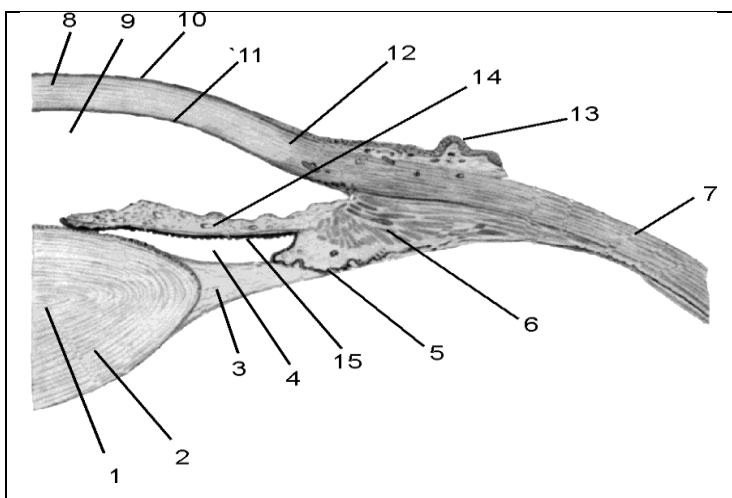


Рис. 34. Передньобокова частина очного яблука:

1 – ядро кришталіка; 2 – кора кришталіка; 3 – війковий пояс; 4 – задня камера ока; 5 – війкові відростки; 6 – війковий м'яз; 7 – склера; 8 – власна речовина рогівки; 9 – передня камера ока; 10 – передня межова пластинка; 11 – задня межова пластинка; 12 – кант рогівки; 13 – кон'юнктива; 14 – райдужна оболонка; 15 – задня поверхня райдужної оболонки з пігментним шаром.

Кришталік, розміщуючись між склистим тілом і райдужкою, фіксується своїм периферичним, закругленим краєм, названим *екватором кришталіка*, до війкового тіла за допомогою натягнутих тонких волокон *пояска*. Вони внутрішнім кінцем влітаються в капсулу кришталіка, а зовнішнім – починаються від війкового тіла. Сукупність зазначених волокон утворює навколо кришталіка зв'язку – *війковий поясок*.

Задня камера очного яблука, camera posterior bulbi, обмежена позаду передньою поверхнею кришталіка, війковим пояском і війковим тілом; спереду – задньою поверхнею райдужки. У порожнину задньої камери вільно звисають війкові відростки. Задня камера сполучається із просторами пояска.

Передня камера очного яблука, camera anterior bulbi, утворена попереду задньою, увігнутою поверхнею рогівки, позаду – передньою поверхнею райдужки.

Передня й задня камери очного яблука сполучаються між собою через зіницю. Вони заповнені водянистою вологою.

Водяниста волога – прозора, безбарвна рідина, яка виробляється судинами війкового тіла й райдужкою; за своєю природою – це плазма крові і лімфа [2, 5, 6].

Капсула очного яблука представлена трьома оболонками:

1) зовнішня, або фіброзна, оболонка очного яблука, *tunica fibrosa bulbi*,

2) середня, або судинна, оболонка очного яблука, *tunica vasculosa bulbi*;

3) внутрішня, або сітчаста, оболонка очного яблука, *tunica interna bulbi*.

Зовнішня, або фіброзна, оболонка очного яблука, – найміцніша із всіх трьох оболонок. Завдяки їй очне яблуко зберігає властиву йому форму.

Передній, менший, відділ зовнішньої оболонки очного яблука ($\frac{1}{6}$ всієї оболонки) зветься роговою оболонкою, або *рогівкою, cornea*. Рогівка є найбільш опуклою частиною очного яблука й має вигляд трохи подовженої ввігнуто-опуклої лінзи, спрямованої своєю ввігнутою поверхнею назад. Периферичні відділи рогівки мають товщину 1-1,2 мм, центральний – 0,8-0,9 мм. Горизонтальний діаметр рогівки дорівнює 11-12 мм, вертикальний становить 10,5-11 мм. Рогівка складається із прозорої сполучнотканинної *строми* й *рогівкових тілець*, які утворюють власну речовину рогівки. Рогівка внаслідок гомогенності тканини й відсутності кровоносних і лімфатичних судин зовсім прозора [2, 5, 13].

Задній, більший, відділ зовнішньої оболонки очного яблука ($\frac{5}{6}$ всієї оболонки) становить *склера, sclera*. Склера є безпосереднім продовженням рогівки; на відміну від останньої вона утворена волокнами щільної сполучної тканини з домішкою еластичних волокон і непрозора. Склера переходить у рогівку поступово. На межі між ними є напівпрозорий обідок, який зветься *кантом рогівки*.

Зовнішня поверхня склери в передньому відділі покрита сполучнотканинною оболонкою, або кон'юнктивою, а в задньому – тільки ендотелієм. Внутрішня поверхня склери, яка спрямована до судинної оболонки, також покрита ендотелієм. Склера має однакову товщину не на всій довжині. Найтоншою ділянкою є те місце, де склера протикається волокнами зорового нерва, який виходить з очного яблука. Тут утворюється решітчаста пластинка склери. Найбільшу товщину склери має в окружності зорового нерва – від 1 до 1,5 мм; попереду товщина склери зменшується, досягаючи біля екватора 0,4-0,5 мм; біля ділянки прикріплення м'язів вона знову збільшується до 0,6 мм. Крім волокон зорового нерва, склеру в багатьох місцях протикають артеріальні й венозні судини і нерви, утворюючи в ній ряд отворів, які називають *випускниками склери* [2, 5, 17].

У товщі переднього відділу склери, поблизу краю рогівки, на всій його довжині залягає *венозний синус* склери, який іде циркулярно.

Середня, або судинна, оболонка очного яблука, ділиться на три нерівні частини:

1) задню, більшу, яка вистилає $\frac{2}{3}$ внутрішньої поверхні склери і яка називається власне судинною оболонкою, *chorioidea*;

2) середню частину, що розташовується на межі між склерою й рогівкою, – *війкове тіло, corpus ciliare*;

3) передню, меншу, частину, що просвічує через рогівку, – *райдужна оболонка, або райдужка, iris*.

Власне судинна оболонка очного яблука у передніх відділах без різких меж переходить у війкове тіло. Межею між ними може служити *зубчаста лінія сітківки, ora serrata*.

Власне судинна оболонка майже на всій довжині прилягає тільки до склери, за винятком ділянки *плями, macula*, і ділянки, що відповідає диску зорового нерва.

В ділянці диска зорового нерва судинна оболонка має зоровий отвір власне судинної оболонки, через який волокна зорового нерва виходять назовні.

Власне судинна оболонка ділиться на кілька шарів:

- зовнішній – покритий ендотеліальними і пігментними клітинами й разом із внутрішньою поверхнею склери обмежує *капілярний навколосудинний простір*;

- шар великих судин – представлений переважно венами, а також артеріями, між якими розміщуються сполучнотканинні волокна (головним чином еластичні) і пігментні клітини, утворює *судинну пластинку*;

- шар середніх судин, менш пігментований, до якого прилягає густа сітка дрібних судин і капілярів, що утворюють *судинно-капілярну пластинку*. Капілярна сітка особливо добре розвинена в ділянці жовтої плями;

- волокнистий безструктурний шар – найглибша частина власне судинної оболонки – називається *основною (базальною) пластинкою*, у передньому відділі трохи товщає й без різких меж переходить у війкове тіло.

Війкове тіло, corpus ciliare, з боку внутрішньої поверхні покрите базальною пластинкою й складається з пухкої, багатой пігментними клітинами сполучної тканини та великої кількості судин.

У війковому тілі розрізняють:

- війковий м'яз,
- війкове коло,
- війковий вінець.

Війковий м'яз, m.ciliaris, займає зовнішній відділ війкового тіла й безпосередньо прилягає до склери. Війковий м'яз утворений гладкими м'язовими волокнами, серед яких розрізняють меридіональні й циркулярні волокна. Меридіональні волокна сильно розвинені й утворюють м'яз, який натягує власне судинну оболонку. Скорочення м'яза підтягує вперед передню частину власне судинної оболонки й задню частину війкового тіла, зменшуючи тим самим натяг *війкового пояска*, zonula ciliaris. Колові волокна беруть участь в утворенні колового м'яза; його скорочення зменшує просвіт кільця, утвореного війковим тілом, і тим самим наближає місце фіксації війкового пояска до екватора кришталика. Останнє викликає розслаблення зазначеного пояска й збільшення кривизни кришталика, завдяки чому колова частина війкового м'яза одержала назву м'яза-стискувача кришталика [2, 5, 18].

Війкове коло, orbiculus ciliaris, являє собою задньо-внутрішній відділ війкового тіла; він має дугоподібну форму, нерівну поверхню й без різких меж переходить у власне судинну оболонку.

Війковий вінець, *corona ciliaris*, займає передньо-внутрішній відділ війкового тіла. У ньому розрізняють невеликі війкові складки, які йдуть радіально, попереду вони переходять у війкові відростки. Війкових відростків близько 70, і вони вільно звисають у порожнину задньої камери очного яблука. Місце переходу поверхні війкового кола у війковий вінець утворює закруглений край, що є місцем прикріплення війкового пояса, який фіксує кришталік.

Райдужка, *iris*, являє собою найперший із передніх відділів судинної оболонки, на відміну від інших відділів безпосередньо не прилягає до фіброзної оболонки очного яблука, а розміщується у фронтальній площині на деякому віддаленні від рогівки (рис.35) [18].

У центрі райдужки є круглий отвір – *зіниця*, *pupilla*. Зіниця обмежена вільним, або *зіничним краєм* райдужної оболонки. Протилежний край райдужки, що йде по всій її окружності, зветься *війковим (циліарним) краєм*. Він фіксований біля фіброзної оболонки за допомогою гребінчастої зв'язки. Товща райдужки складається з пухкої сполучної тканини, судин, гладких м'язів, безлічі нервових волокон. Клітини задньої поверхні райдужки містять пігмент, він обумовлює «колір» ока. Колір залежить від кількості пігменту у поверхневих шарах райдужки. Якщо пігменту багато, то очі мають коричневий, навіть чорний колір. Якщо шар пігменту слабо розвинутий або навіть відсутній, то колір очей може мати зеленувато-сірі і голубі тони.

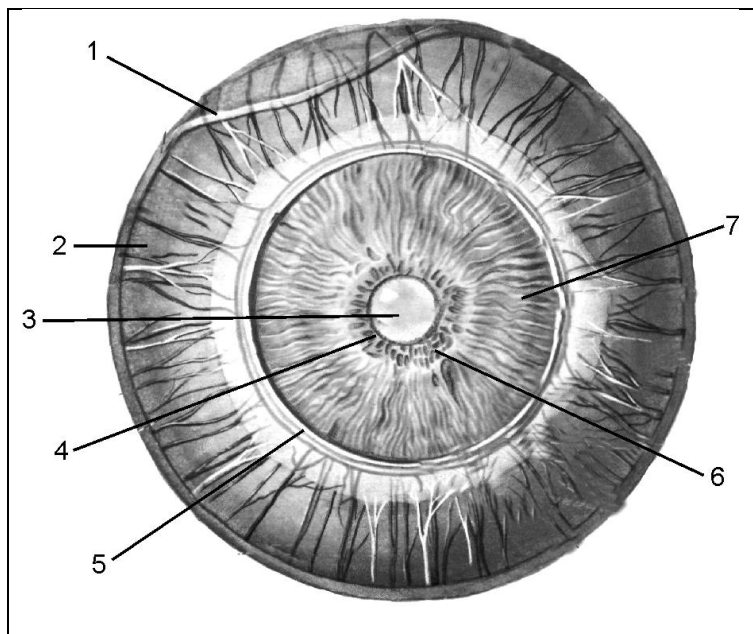


Рис. 35. Судинна оболонка (зовнішня поверхня):

1 – склера; 2 – судинна оболонка; 3 – кришталик; 4 – зіничний край; 5 – війковий край; 6 – мале кільце райдужки; 7 – велике кільце райдужки.

Гладкі м'язи райдужної оболонки розташовуються у двох напрямках: коловому й радіальному. Коловий шар залягає в окружності зіниці й утворює сфінктер (м'яз-звужувач) зіниці; радіально розташовані м'язові волокна утворюють дилататор (м'яз-розширювач) зіниці. Передня поверхня райдужки, трохи опукла наперед, задня – відповідно ввігнута.

На передній поверхні райдужки в окружності зіниці виділяють внутрішнє *мале*

кільце райдужки. Ширина цієї частини райдужки досягає 1 мм. Мале кільце райдужки зовні обмежене неправильною зубчастою лінією, яка йде циркулярно, і називається малим колом райдужної оболонки.

Інша частина передньої поверхні райдужки має ширину 3 мм і належить до зовнішнього *великого кільця* райдужки. На поверхні цієї частини райдужки є непостійні поглиблення – *крипти* райдужки, ряд радіальних складок і по периферії невелика кількість колових складок райдужки.

Внутрішня оболонка очного яблука, або *сітківка*, має складну будову. Вона своєю зовнішньою поверхнею по всій площі прилягає до судинної оболонки, а внутрішньою – до склистого тіла [2, 5].

У сітківці розрізняють дві нерівні частини: задню й передню.

Задня частина – більша, сприймає світлові подразнення й називається зоровою частиною сітківки.

Зорова частина сітківки простягається до війкового тіла й кінчається зубчастою лінією сітківки. Зорова частина сітківки, складається із шарів, помітних лише мікроскопічно:

1) пігментний шар сітківки анатомічно тісніше пов'язаний із судинною оболонкою і крихко – з іншою частиною сітківки, так що при розкритті очного яблука слідом за витіканням склистого тіла відбувається відшарування сітківки без пігментного шару; багатий пігментом фусцином. Цей пігмент, завдяки чорному кольору,

поглинає світло, перешкоджаючи його відбиттю й розсіюванню, що сприяє чіткості зорового сприйняття.

2) мозковий (нервовий) шар, у свою чергу, складається з таких шарів:

- нейроепітеліальний шар – містить палички й колбочки, світло- і кольороприймаючі елементи сітківки;

- зовнішній межовий шар глії;

- зовнішній ядерний шар, утворений тими частинами колбочок і паличок, у яких залягають ядра;

- зовнішній переплетений шар;

- внутрішній ядерний шар;

- внутрішній переплетений шар;

- вузловий шар;

- нервово-волокнистий шар;

- внутрішній межовий шар глії.

По задній поверхні зорової частини сітківки помітно добре виражене овальної форми підвищення – *диск зорового нерва*, розміром 1,6-1,8 мм. Тут збираються аксони мультиполярних нервових вузлових клітин сітківки, які, пронизуючи склеру, утворюють *стовбур зорового нерва* (рис.36) [18].

У центрі диска зорового нерва є *заглибина диска*, що є місцем входу й виходу судин, які кровопостачають сітківку. В ділянці диска міститься ділянка сітківки, позбавлена світлочутливих елементів, так звана *сліпа пляма*. На 3-4 мм назовні від диска зорового нерва в сітчастій оболонці є *пляма, macula*, яка є місцем найкращого бачення (раніше його називали

«жовтою плямою»). Вона має червоно-жовто-коричневий колір, який обумовлений наявністю у ній каротиноїдів.

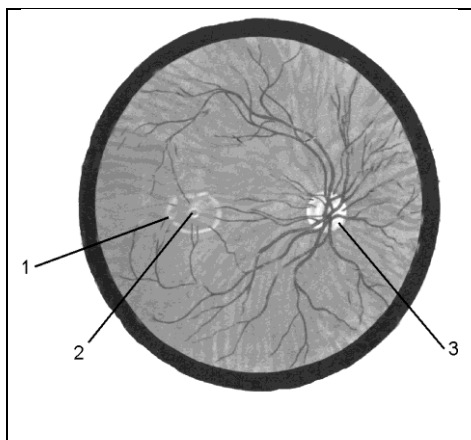


Рис. 36. Дно ока:

1 – пляма; 2 – центральна ямка;
3 – диск зорового нерва.

Пляма має округлу або овальну форму, з невеликим заглибленням у центрі, *центральною ямкою*, fovea centralis. В ділянці плями розміщуються тільки колбочки. Задні відділи зорової частини сітчастої оболонки містять

безліч колбочок і паличок; наперед число паличок зменшується і біля зубчастої лінії сітківки їх немає.

Колбочки – це фоторецептори сітківки, які забезпечують денний і колірний зір. Вони мають короткий і товстий внутрішній сегмент, який звужується до верхівки. Зовнішній сегмент колбочок за діаметром менший, ніж внутрішній, і має конічну форму. Колбочки здійснюють детальний аналіз зображення й мають високу швидкість відповіді.

Колбочки містять зорові пігменти – родопсини, які реагують на світло різного спектрального складу. Колбочки сітківки людини

містять пігменти трьох типів, що забезпечують вибіркове сприйняття того або іншого кольору: синього, зеленого чи червоного.

Палички – це фоторецептори сітківки, що забезпечують сутінковий зір. Палички – це довгі тонкі клітини, які мають циліндричний зовнішній сегмент і рівний йому за діаметром внутрішній. Містять зоровий пігмент родопсин. На периферії сітківки паличок більше, ніж колбочок.

Передня частина – менша, не містить світлочутливих елементів і називається *сліпою частиною сітківки*. Відповідно до частин судинної оболонки сліпа частина сітківки ділиться на *війкову частину і райдужну частину сітківки*. Та частина сітчастої оболонки, що вистилає внутрішню поверхню війкового тіла й задню поверхню райдужки, складається із двох шарів: зовнішнього, пігментного, що є продовженням пігментного шару, і внутрішнього, який складається з епітеліальних клітин і який містить у ділянці райдужки пігмент.

Зазначені шари сітківки тут з'єднані більш міцно, ніж у ділянці зорової частини сітківки, і переходять один в іншій у ділянці знічного краю райдужки.

ДОПОМІЖНИЙ АПАРАТ ОКА

До допоміжного апарата ока, *organa oculi accessoria*, відносять повіки, вії, брови, слъзовий апарат і м'язи, що приводять у рух очне яблуко (рис.37) [18].

Повіки, *palpebrae*, являють собою складки шкіри, що обмежують попереду очне яблуко. Коли

повіки зімкнуті, то вони повністю закривають очне яблуко; при розімкнутих повіках їхні краї обмежують щілину повік (очну щілину); верхня повіка більша від нижньої.

У кожній повіці розрізняють дві, передню й задню, поверхні повік, і два канти, що утворюють щілину повік.

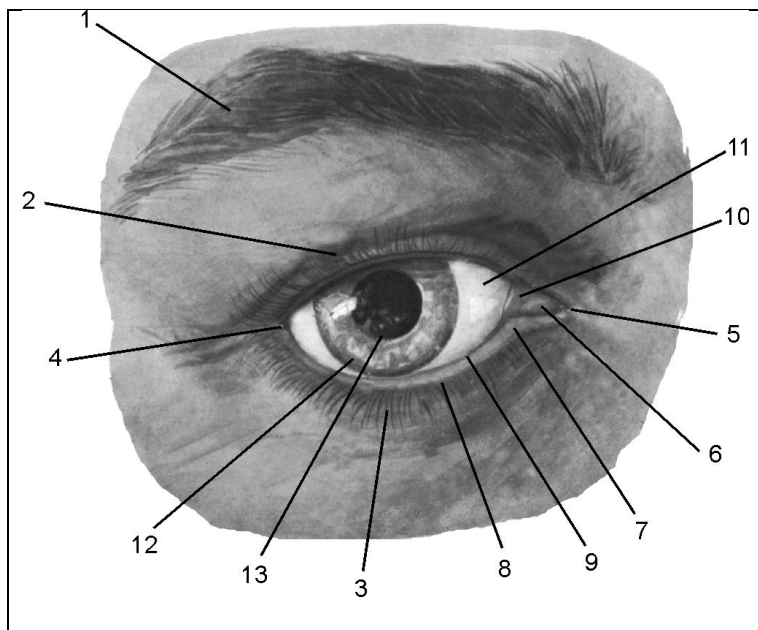


Рис. 37. Допоміжний апарат ока:

1 – брова; 2 – верхня повіка; 3 – нижня повіка; 4 – латеральний кут ока; 5 – медіальний кут ока; 6 – слъзове м'ясце; 7 – слъзовий сосочек; 8 – передній кант повіки; 9 – задній кант повіки; 10 – півмісяцева складка; 11 – кон'юнктива; 12 – рогівка й райдужка; 13 – зіниця.

Передня поверхня повіки, як верхньої, так і нижньої, опукла й покрита шкірою, у якій залягає безліч сальних і потових залоз. *Верхня повіка* вгорі обмежена *бровою*, *supercilium*. Брова являє собою валикоподібне підвищення шкіри уздовж верхнього краю очної ямки. Поверхня брови рясно покрита невеликими волосками. Коли верхня повіка піднята, її шкіра на рівні верхнього краю очної ямки утворює добре помітну верхню повіково-очнуюмку борозенку.

Нижня повіка відділена від щоки слабо вираженою борозенкою під повікою. При опущеній повіці її шкіра на рівні нижнього краю очної ямки, як і в ділянці верхньої повіки, утворює нижню повіково-очнуюмку борозенку. Очнаюмковий край повіки є місцем переходу його шкірних покривів у шкіру суміжних ділянок.

Вільний край повіки має товщину до 2 мм. Повіки, з'єднуючись медіально одна з одною, утворюють закруглений *медіальний кут ока*, *angulus oculi medialis*. З'єднуючись із латерального боку повіки утворюють гострий *латеральний кут ока*, *angulus oculi lateralis*.

Між краєм верхньої й нижньої повік, біля внутрішнього кута ока, розміщується рожевуватого кольору підвищення, називане *сльозовим м'ясцем*, навколо якого міститься *сльозове озеро*. Досередини від сльозового м'яся розташовується невелика вертикальна складка кон'юнктиви, називана *півмісяцевою складкою кон'юнктиви*, що є рудиментарною третьою повікою тварин.

Передній кант повіки, *limbus anterior palpebrae*, трохи закруглений. За ним із товщі

повіки виходить безліч волосків *вій*, *cilia*, загнутих біля нижньої повіки вниз, а біля верхньої повіки вгору. Тут відкриваються вивідні протоки сальних і видозмінених потових залоз, пов'язаних з волосяними сумками *вій*.

Край верхньої й нижньої повік біля медіального кута ока несе на собі невелике підвищення, називане *сльозовим сосочком*. Тут починаються *верхній і нижній слъзові каналці*, які відкриваються на вершині сосочків добре помітними отворами: *верхньою й нижньою слъзовими точками*.

Задній кант повіки, *limbus posterior palpebrae*, переходить безпосередньо в задню поверхню повіки.

Задня поверхня повіки ввігнута й на всій довжині покрита кон'юнктивою повік [2, 5, 9].

Кон'юнктива, *tunica conjunctiva*, починається від заднього канту повік і, дійшовши до очноямкового краю верхньої й нижньої повік, повертає назад і переходить на очне яблуко. Із склерою кон'юнктива очного яблука з'єднана кришко.

Перехід кон'юнктиви повіки в кон'юнктиву очного яблука утворює верхнє і нижнє *склепіння кон'юнктиви*, які разом з іншими відділами кон'юнктиви обмежують *мішок кон'юнктиви*, відкритий наперед по лінії щілини повіки й замкнутий при закриванні очей.

До **сльозового апарату**, *apparatus lacrimalis*, відносять слъзові залози, вивідні проточки, слъзові каналці, слъзовий мішок і носо-сльозову протоку.

Сльозова залоза, glandula lacrimalis, залягає у верхньолатеральному куті очної ямки в ямці слъозової залози і виділяє слъозу. Через тіло слъозової залози проходить сухожилля м'яза-підіймача верхньої повіки, яке ділить її на дві нерівні частини: більшу й меншу.

Більша називається очноюмковою частиною слъозової залози. *Очноюмкова частина слъозової залози* має дві поверхні: верхню, опуклу, котра прилягає до кісткової ямки слъозової залози, і нижню, увігнуту, до якої прилагає нижня частина слъозової залози [2, 5].

Очноюмкова частина слъозової залози відзначається щільністю будови; довжина залози уздовж верхнього краю очної ямки дорівнює 20-25 мм; передньо-задній розмір – 10-12 мм.

Менша частина слъозової залози – повікова. *Повікова частина слъозової залози* розташовується трохи попереду й донизу від попередньої й залягає безпосередньо над склепінням мішка кон'юнктиви. Залоза складається з 15-40 порівняно відосблених часточок; довжина залози уздовж верхнього краю 9-10 мм, передньо-задній розмір 8 мм і товщина 2 мм. Повікова частина слъозової залози має, крім того, від 3 до 9 особливих вивідних проточків, які відкриваються в ділянці латеральних відділів верхнього склепіння кон'юнктиви.

Слъоза, надійшовши зі слізних залоз у мішок кон'юнктиви, обмиває очне яблуко й збирається в *сльозовому озері*. Зі слъозового озера слъоза через слъозові каналці йде в слъозовий мішок, звідки через носо-сльозову протоку надходить у нижній носовий хід.

Сльозові каналці, canaliculus lacrimalis, (верхній і нижній) починаються біля медіального кута ока на вершині слезового сосочка, невеликим (діаметр 0,25 мм) отвором, названим слезовою точкою. Слезовий каналець ділиться на дві частини: вертикальну й горизонтальну. Вертикальна частина верхнього й нижнього слезових каналців має довжину 1,5 мм; вона спрямовується відповідно вгору та вниз і, поступово звужуючись, приймає горизонтальний напрямок. Горизонтальна частина слезових каналців має довжину 6-7 мм. Початковий відділ горизонтальної частини кожного каналця трохи розширюється, утворюючи невелике випинання, *ампулу слезового каналця*. Обидва каналці впадають у слезовий мішок, кожний окремо або попередньо з'єднуючись.

Слезовий мішок, saccus lacrimalis, залягає в кістковій ямці слезового мішка, цілком повторюючи її форму. Він має верхній сліпий, трохи звужений кінець, який називається *склепінням слезового мішка*.

Нижній кінець слезового мішка також трохи звужений і без різких меж переходить у носо-слезову протоку. Остання залягає в однойменному каналі верхньої щелепи, має довжину 12-14 мм, діаметр 3-4 мм і відкривається в передньому відділі нижнього носового ходу під нижньою носовою раковиною [2, 5].

Зоровий аналізатор:

I, II, III нейрони провідного шляху зорового аналізатора розташовуються в сітківці. I нейрон – це палички й колбочки, II нейрон – біполярні

клітини, III нейрон – вузлові клітини. Волокна III – вузлових – нейронів у складі *зорового нерва* (II пара черепних нервів), не доходячи до проміжного мозку, частково перехрещуються, утворюючи *зорове перехрестя*, або *хіазму*, яке розташовується на внутрішній основі черепа в ділянці турецького сідла перед гіпофізом. Після перехрестя утворюються *правий* і *лівий зоровий тракти*, кожний з яких несе волокна від лівих або правих половин сітківки обох очних яблук.

Волокна зорового тракту закінчуються в проміжному мозку (*ядрі латерального колінчастого тіла* й *подушці* таламуса свого боку), де розташовані IV нейрони зорового шляху. Невелика кількість волокон досягає також середнього мозку в ділянці *верхніх горбків чотиригорбикової пластинки*, від ядер яких починається *тектоспинальний тракт (покрівельно-спинномозковий)*. Цей тракт відіграє важливу роль у координації рухів залежно від зорових і слухових подразнень (передача останніх здійснюється через ядра нижніх горбків чотиригорбикової пластинки).

Аксони IV нейронів проходять через задню ніжку *внутрішньої капсули* й проєктуються на *кору потиличної частки* великої півкулі свого боку з обох боків від *шпорної борозни*, де розміщений *корковий центр зорового аналізатора* [2, 5, 6].

ОРГАН СЛУХУ, AURIS

Слух є суб'єктивним сприйняттям механічної енергії коливань повітря. Сприйняттю цієї форми енергії служить спеціальний орган слуху. Орган слуху розміщується всередині

завитки, яка перебуває в піраміді скроневої кістки. Орган слуху складається з 3 відділів: зовнішнього, середнього й внутрішнього вуха [2, 5].

ЗОВНІШНЄ ВУХО, *auris externa*. До нього належать вушна раковина й зовнішній слуховий хід.

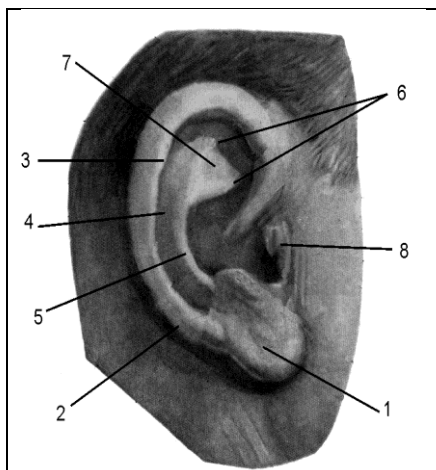


Рис. 38. Вушна раковина:

1 – мочка вуха; 2 – завиток; 3 – дарвінів горбок; 4 – човен; 5 – протизавиток; 6 – ніжки протизавитка; 7 – трикутна ямка; 8 – козелок.

Вушна

раковина, *auricular*, являє собою складку шкіри, яка вільно виступає на поверхні голови. В її основі лежить пластинка еластичного хряща (рис. 38) [18]. Форма хряща в основному відповідає зовнішній формі вушної раковини. В ділянці нижнього кінця вушної раковини хряща немає і міститься добре розвинутий

шар жирової клітковини, яка разом із шкірою, що покриває її, утворює *мочку* вуха, або вушну часточку. Вільний край вушної раковини, загинаючись у вигляді жолобка, утворює *завиток*. На верхньому краї раковини завиток несе непостійний (так званий дарвінів) *вушний горбок*. Уздовж краю завитка розташовується у вигляді

жолобка ямка – *човен*, який обмежений попереду валиком *протизавитка*. Протизавиток іде вгору, загинаючись, ділиться на дві *ніжки*, між якими є *трикутна ямка*. Зовнішній слуховий отвір попереду обмежений невеликим виступом – *козелком*.

Зовнішній слуховий хід, *meatus acusticus externus*, є безпосереднім продовженням вушної раковини, що являє собою вигнуту трубку. Довжина слухового ходу становить 2,5-3,5 см. Внутрішня поверхня зовнішнього слухового ходу вистелена шкірою, особливістю якої є наявність сальних залоз, а також залоз, що виділяють вушну сірку. Стінка зовнішнього слухового ходу в початковому відділі ($\frac{1}{3}$ його довжини) складається із хряща й сполучної тканини, а на решті його довжини ($\frac{2}{3}$) утворена кістковою тканиною скроневої кістки.

На межі між зовнішнім і середнім вухом натягнута **барабанна перетинка**, *membrana tympanica* (рис. 39) [18]. Вона являє собою сполучнотканинну пластинку, нахилену вперед і вниз, і має овальну форму. Барабанна перетинка має товщину близько 0,1 мм, діаметр 9-11 мм. З боку зовнішнього слухового ходу барабанна перетинка покрита шкірою, а з боку середнього вуха – слизуватою оболонкою. Більша частина барабанної перетинки більш напружена й називається *натягнутою частиною*. Угорі на невеликій відстані барабанна перетинка менш напружена й утворює *розслаблену частину*. Зовнішня поверхня барабанної перетинки трохи ввігнута усередину середнього вуха й має вигляд лійки, тому що центральна частина фіксована

ручкою молоточка і називається *пупком барабанної перетинки*.

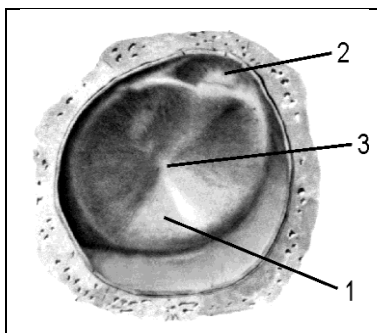


Рис. 39. Барабанна перетинка:

1 – натягнута частина барабанної перетинки; 2 – ненатягнута частина барабанної перетинки; 3 – пупок барабанної перетинки.

Перетинка має пружність, чинячи опір хвилі тиску, що поширюється через слуховий хід. Завдяки тому, що опір барабанної перетинки є найменшим при частоті 800-900 коливань за секунду, і завдяки тому, що коливання барабанної перетинки дуже швидко згасають, вона є прекрасним передавачем тиску й майже не спотворює форму звукової хвилі.

СЕРЕДНЄ ВУХО, *auris media*. До складу середнього вуха входять барабанна порожнина, слухові кісточки й слухова труба. Середнє вухо сполучається з носоглоткою за допомогою м'язовотрубного каналу й з комірками соскоподібного відростка [2, 5].

Барабанна порожнина, *cavitas tympani*, розташовується в піраміді скроневої кістки і являє собою щілиноподібну порожнину неправильної форми ємністю в 0,75 мл. Вона вистелена слизуватою оболонкою, має 6 стінок і в ній розміщуються слухові кісточки.

Стінки середнього вуха:

- покрівельна (покрівля барабанної порожнини), або верхня,
- барабанна, або перетинчаста (утворена барабанною перетинкою), – зовнішня,
- соскоподібна (межує із соскоподібним відростком) – задня,
- сонна (тут перебуває внутрішній сонний отвір) – передня,
- яремна (відповідає яремній ямці) – нижня,
- лабіринтна (частина кісткового лабіринту внутрішнього вуха, на ній містяться два отвори: круглий та овальний) – внутрішня.

Слухова труба, *tuba auditiva*, з'єднує порожнину глотки з порожниною середнього вуха. Вона починається на бічній стінці глотки *барабаним отвором* слухової труби. При акті ковтання барабаний отвір відкривається, що призводить до вирівнювання тиску в середньому вусі із зовнішнім атмосферним тиском. Це забезпечує однаковий тиск повітря по обидва боки барабанної перетинки [2, 5, 17].

Слухова труба має довжину 3,5-4,0 см, а діаметр – 2 мм. У ній розрізняють дві частини: *хрящову* – більшу, що займає $\frac{2}{3}$ труби, й *кісткову* – меншу, що займає $\frac{1}{3}$ труби. Хрящова частина труби утворена гіаліновим хрящем і має форму жолоба. З нижнього боку хряща немає, а замість нього є фіброзна тканина, що утворює перетинчасту пластинку. В ділянці глоткового отвору труби ширина хрящової частини становить 1 см, а товщина – 2,5 мм. На межі переходу хрящової частини в кісткову порожнина труби звужується. Просвіт кісткової частини поступово

розширюється у бік барабанної порожнини. Кісткова частина слухової труби має просвіт тригранної форми, її стінки утворені кістковою тканиною піраміди скроневої кістки. Внутрішня поверхня слухової труби вистелена слизуватою оболонкою.

Слухові кісточки, *ossicula auditus*. Усередині барабанної порожнини перебуває ланцюг, що складається із трьох кісточок: молоточка, коваделка й стремінця (рис. 40) [18]. Кісточки з'єднуються між собою рухомо. Між головкою молоточка й коваделком розміщений суглоб. Коваделко й стремінце з'єднуються за допомогою синхондрозу.

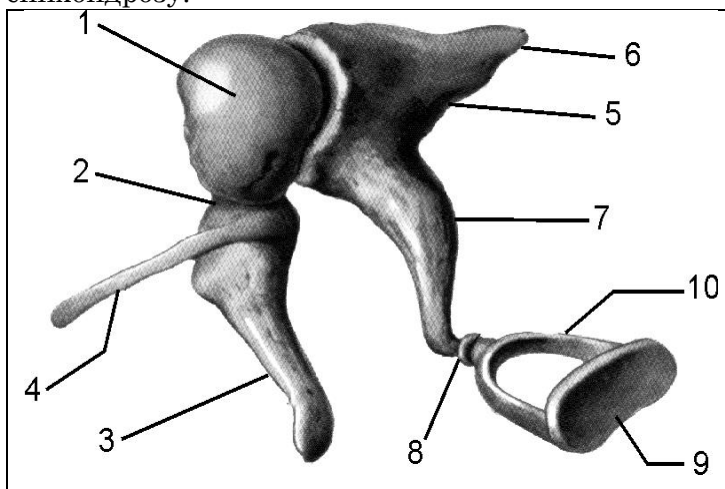


Рис. 40. Слухові кісточки:

1 – головка молоточка; 2 – шийка молоточка; 3 – ручка молоточка; 4 – відросток; 5 – тіло коваделка; 6 – коротка ніжка; 7 – довга ніжка; 8 – головка стремінця; 9 – основа стремінця; 10 – ніжки стремінця.

Молоточок безпосередньо зростається з барабанною перетинкою за допомогою нижнього кінця ручки. Розрізняють *головку молоточка, шийку молоточка, ручку молоточка* й відростки. Коваделко має *тіло, довгу й коротку ніжки*. Стремінце складається з *головки, основи, передньої й задньої ніжок*. Основа стремінця за допомогою сполучної тканини закриває овальний отвір.

ВНУТРІШНЄ ВУХО, *auris interna*. Воно розташовується у піраміді скроневої кістки й складається із двох частин: зовнішнього кісткового лабіринту й внутрішнього перетинчастого лабіринту.

Перетинчастий лабіринт розташовується усередині кісткового й повторює його обриси. Між кістковим і перетинчастим лабіринтами перебуває рідина – перилімфа, що відтікає в підпаутинний простір. Усередині перетинчастого лабіринту міститься ендолімфа.

Кістковий лабіринт, *labyrinthus osseus*, (рис. 41) [18] складається з 3 частин:

- 1) середньої – *переддвер'я*;
- 2) передньої – *завитки*;
- 3) задньої – *три півколові канали*.

Переддвер'я, *vestibulum*, являє собою порожнину овальної форми, яка розташовується між барабанною порожниною й внутрішнім слуховим ходом. На зовнішній стінці переддвер'я, спрямованій до барабанної порожнини, розміщуються *вікно переддвер'я (овальне вікно)*, прикрите основою стремінця, і *вікно завитки*

(*кругле вікно*), закриті так званою вторинною барабанною перетинкою [2, 5].

Три півколових канали, canales

semicirculares,

лежать у трьох

взаємно

перпендикулярних

площинах. Кісткові

півколові канали

мають вигляд

дугоподібно

вигнутих трубок.

У кожному

півколовому каналі

розрізняють дві

кісткові ніжки: одна

розширена –

ампульна, інша

нерозширена –

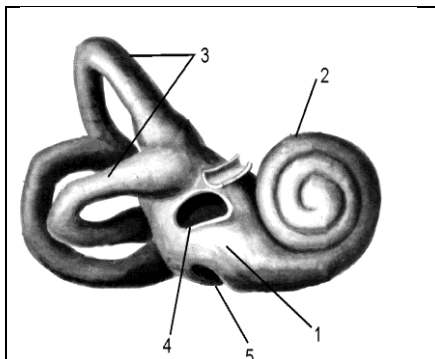


Рис. 41. Зовнішній кістковий лабіринт:

1 – переддвер'я; 2 – завитка;

3 – півколові канали; 4 –

овальне вікно; 5 – кругле

вікно.

проста.

Кісткова *завитка*, cochlea, має конічну форму (рис.42). Розрізняють *основу* завитки, що має ширину 7-9 мм, і *купол* завитки. Відстань від основи до купола становить 4-5 мм.

У центрі кісткової завитки розташовується *стрижень (веретено)*, який складається з губчастої кісткової тканини. Верхівка стрижня не доходить до купола завитки.

Довкола нього розташовується *кісткова спіральна пластинка*, яка робить 2,5 оберти. Спіральна пластинка, піднімаючись до купола завитки, закінчується вигнутим краєм. Стрижень і кісткова спіральна пластинка закриваються

кістковим каналом завитки, що прикріплюється до стрижня, спірально загинається й утворює 2,5 витка, тому його називають *спіральним каналом завитки*.

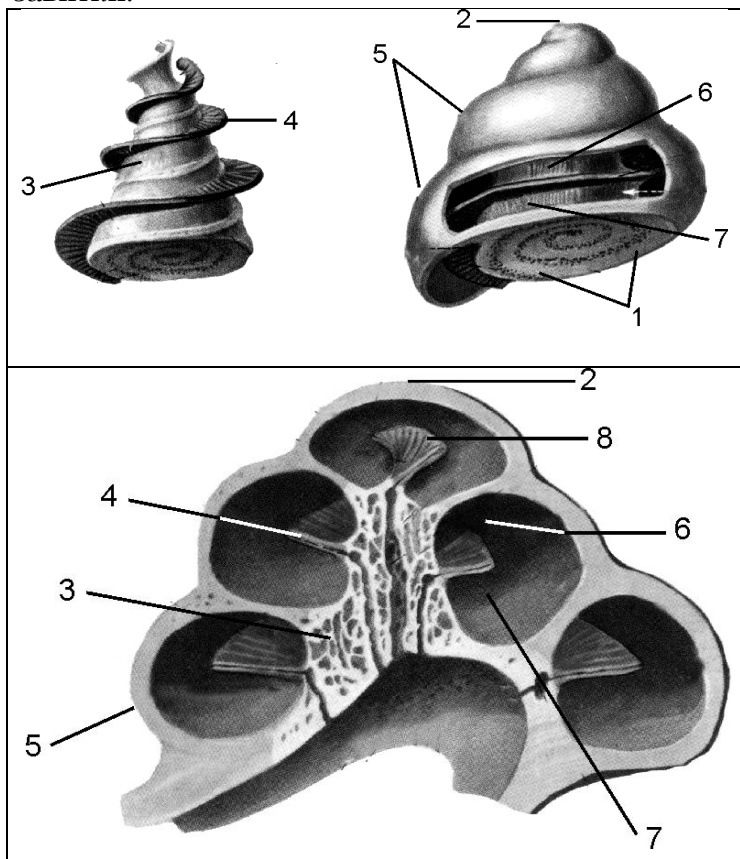


Рис. 42. Будова кісткової завитки:

1 – основа завитки; 2 – купол завитки; 3 – стрижень завитки; 4 – кісткова спіральна пластинка; 5 – спіральний канал завитки; 6 – сходи переддвер'я; 7 – барабанні сходи; 8 – гачок спіральної пластинки.

Спіральний канал завитки має довжину 28-30 мм і сліпо закінчується у ділянці верхівки піраміди.

Діаметр просвіту каналу в початковому відділі широкий – 6 мм, біля купола завитки звужується до 2 мм. Кісткова спіральна пластинка, перебуваючи в центрі кісткового каналу, ділить порожнину спірального каналу на дві частини: верхню, так звані *сходи переддвер'я*, і нижню, так звані *барабанні сходи*.

Сходи переддвер'я починаються овальним вікном, піднімаються по верхній поверхні спіральної пластинки до купола завитки, де в ділянці *гачка спіральної пластинки* переходять у барабанні сходи. Барабанні сходи йдуть по нижній поверхні спіральної пластинки до основи завитки, де сполучаються із круглим вікном, зтягнутим так званою вторинною барабанною перетинкою. Таким чином, барабанні сходи й сходи переддвер'я сполучаються на куполі завитки.

Усередині стрижня містяться щілини (канали), у яких розташовуються нервові біполярні клітини (I нейрони слухового аналізатора) [2, 5].

Перетинчастий лабіринт, *labyrinthus membranaceus*, має ті ж частини, що й кістковий. Перетинчаста завитка є місцем розподілу периферичних апаратів завиткового нерва. Вона належить до органа слуху й утворює *спіральний орган*, *organum spirale*. Перетинчаста завитка розташовується усередині спірального каналу кісткової завитки й також утворює 2,5 оберти. Являє собою канал трикутної форми. В

перетинчастому каналі завитки виділяють 3 стінки:

1) верхня – *переддверна, або вестибулярна, перетинка*, дивиться в порожнину сходів переддвер'я;

2) нижня – *спіральна перетинка, або базилярна пластинка*, дивиться в порожнину барабанних сходів, вона є начебто продовженням кісткової спіральної пластинки;

3) зовнішня – прилягає до кісткової завитки (кісткового каналу).

Спіральний (кортіїв) орган, *organum spirale*.

На базилярній пластинці розташовується *спіральний, або кортіїв, орган* (рис. 43) [18]. Це периферична частина слухового аналізатора. Він включає два типи рецепторних клітин: один ряд внутрішніх і три-чотири ряди зовнішніх волоскових клітин.

Кожна рецепторна клітина увінчана пучком стереоцилій. Стереоцилії прикріплюються до нижньої поверхні покривної перетинки. Волосні клітини розташовуються на опорних клітинах, які підрозділяються на клітини-стовпи, клітини Хензена, зовнішні підтримувальні (Клаудіса) і зовнішні фалангові (Дейтерса).

У спіральному органі 24000 таких клітин, які тягнуться рядами уздовж завитків завитки по всій її довжині. Кожна нейроепітеліальна клітина одним кінцем фіксована на базилярній пластинці, другий її полюс перебуває в порожнині перетинчастого каналу. На кінці полюса нейроепітеліальної клітини містяться волоски, від 30 до 120 у кожній клітині, які обмиваються

ендолімфою. Волоски контактують із рухливою *покривною перетинкою*, *membrana tectoria*, розташованою над волосними клітинами; один її край вільний, інший – прикріплений до базилярної пластинки [2, 5, 13].

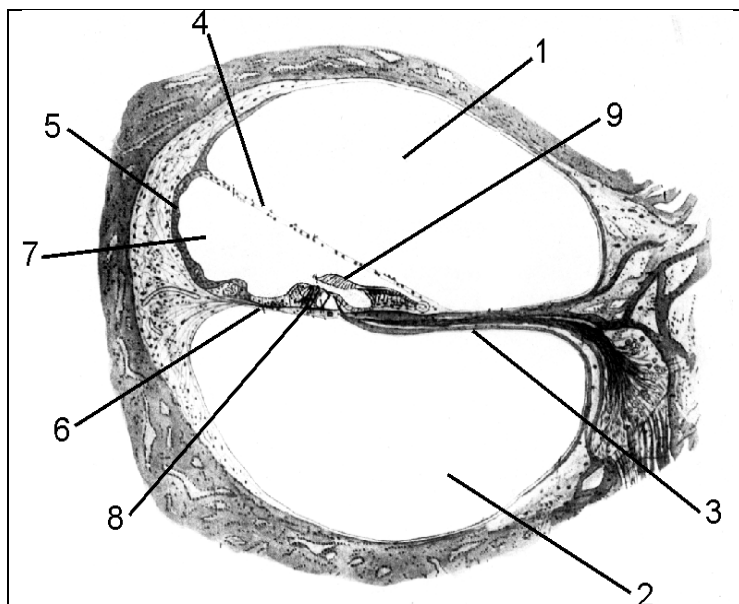


Рис. 43. Спіральний орган:

1 – сходи переддвер'я; 2 – барабанні сходи; 3 – спіральна пластинка; 4 – преддверна мембрана; 5 – зовнішня стінка перетинчастого каналу; 6 – базилярна пластинка; 7 – перетинчастий лабіринт; 8 – волосні клітини; 9 – покривна мембрана.

Базилярна пластинка, *lamina basilaris*, не однакова за шириною: у людини поблизу вікна переддвер'я її ширина становить 0,04 мм, а потім,

поступово розширюючись у напрямку до купола завитки, вона досягає наприкінці 0,5 мм. Отже, базиллярна пластинка розширюється там, де завитка звужується.

До кожної клітини підходить дендрит біполярної клітини й утворює синапс. Аксон біполярної клітини утворює слуховий нерв.

Звукові хвилі, потрапляючи в зовнішнє вухо, ударяють по барабанній перетинці. Це коливання приводить у рух слухові кісточки. З основи стремінця коливання передається на перилімфу сходів переддвер'я, а на верхівці завитки – на перилімфу барабаних сходів. Хвиля коливань доходить до круглого отвору, закритого вторинною барабанною перетинкою, ударяється й відкочує назад. Це викликає коливання базиллярної пластинки. Волосні клітини стикаються з покривною перетинкою, відбувається механічне подразнення, що викликає збудження, яке по дендритах передається до тіла I нейрона.

Слуховий аналізатор:

Периферична частина – спіральний орган.

I нейрон – біполярна клітина спірального вузла, розташованого усередині стрижня.

II нейрон – клітини дорсального й вентрального ядер покривки мосту.

III нейрон – клітини нижніх горбків чотиригорбикової пластинки й медіального колінчастого тіла.

IV нейрон – клітини кори центральної частини верхньої скроневої звивини (ядро слухового аналізатора) [2, 5, 6].

ОРГАН РІВНОВАГИ

Орган рівноваги розташовується у переддвер'ї й півколових каналах [3, 19].

Перетинчасте переддвер'я, *labyrinthus vestibularis*, складається із двох мішечків: перший – маленький, *сферичний мішечок*, або *сакулюс*, *sacculus*, з'єднаний з перетинчастим каналом завитки; другий – *еліптична маточка*, або *утрикулюс*, *utricleus* – з'єднаний із сферичним мішечком і півколовими каналами. В утрикулюс відкриваються п'ять отворів півколових каналів. Між собою мішечки сполучаються за допомогою маточково-мішечкової протоки.

У мішечках знаходиться так званий *отолітовий апарат*. У кожному мішечку є скупчення клітин сенсорного епітелію – *плями*, або *макули*, *maculae* (рис. 44). Основу сенсорного епітелію становлять механорецепторні волосні клітини. Вони мають циліндричну форму, звужену на одному кінці. Звужена частина несе два типи волосків: перші – тонкі й численні (по 50-80 склеєних нерухомих волосків на кожній рецепторній клітині) називаються *стереоцилії*; другі мають один довгий рухливий волосок, який складається із 9 пар мікротрубочок, і називаються *кіноцилії*. Кіноцилії занурені в желеподібну волокнисту масу – *отолітову мембрану* – яка покриває макули. Вона містить велику кількість мікроскопічних кристалів карбонату кальцію – *отоконії*. Дистальні кінці стереоцилій вільно підпирають отолітову мембрану. При прямому положенні голови сенсорний епітелій сакулюсу розміщується вертикально, а утрикулюсу –

горизонтально. При зміні положення голови отоконії тиснуть на волоски і викликають подразнення рецепторів гравітації. Таким чином, отолітовий апарат сприймає подразнення, які пов'язані зі зміною положення тіла стосовно центру земного тяжіння [2, 5].

Півколові канали, ductus semicirculares, розташовані у трьох майже перпендикулярних одна до одної площинах, мають по дві ніжки: одна ніжка розширюється біля свого початку й називається *ампулярною*, друга ніжка *проста*. За місцем розташування розрізняють: передній, задній і латеральний канали. При нахиланні голови уперед рухається ендолімфа переднього каналу, при повороті вправо або вліво – заднього каналу, при обертанні головою – латерального каналу.

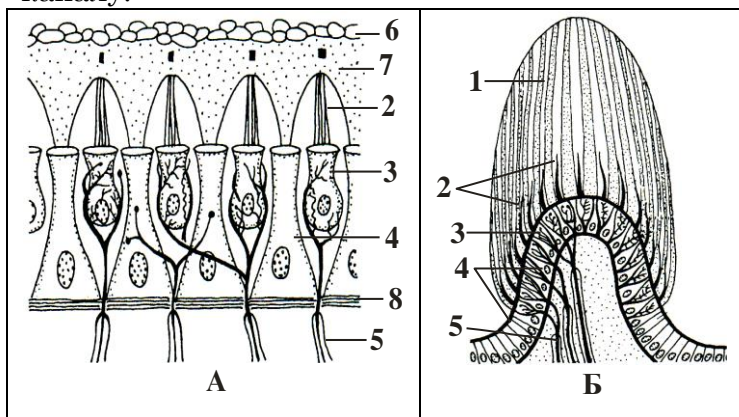


Рис. 44. Макула і криста органа рівноваги:

А – макула; Б – криста; 1 – купула; 2 – волоски; 3 – волосні клітини; 4 – опорні клітини; 5 – нервові волокна; 6 – отоконії; 7 – отолітова мембрана; 8 – базальна мембрана.

Латеральний й задній півколові канали з'єднуються загальною простою нішкою.

В ампулах перетинчастих каналів містяться скупчення рецепторних клітин – *ампульні гребені, або кристи, crista ampullaris* (рис. 44). Кристи покриває рухлива желеподібна маса, яка не містить кристалів – *купула*. Рецепторні клітини кристи мають довгі волоски, які занурені в цю желеподібну масу. Обертальні рухи викликають плин ендолімфи, що зміщує купулу, а разом з нею і волоски рецепторних клітин.

До рецепторних клітин вестибулярного апарата підходять відростки біполярних нейронів вестибулярного вузла. Аксони біполярних клітин утворюють нерв рівноваги. Периферична частина вестибулярного аналізатора представлена макулами й кристами [3, 19].

Вестибулярний аналізатор:

I нейрон – біполярні клітини вестибулярного вузла;

II нейрон – клітини вестибулярних ядер мосту. Від вестибулярних ядер іде два відгалуження: вестибулеспинальний шлях і вестибулелемозочковий шлях;

III нейрон – клітини центрального ядра таламуса;

IV нейрон – задня частина задньої центральної звивини й нижня частина тім'яної частки. Локалізація кіркової вестибулярної зони у людини остаточно не з'ясована.

Вестибулярний апарат відіграє велику роль у регуляції рухів очей, має тісний зв'язок із мозочком та вегетативною нервовою системою.

ОРГАН СМАКУ, ORGANUM GUSTUS

Орган смаку поєднує периферичні апарати смакового аналізатора, що розташовуються в порожнині рота [2, 5].

Рецептори, що сприймають смакові подразнення, представлені смаковими бруньками (рис.45).

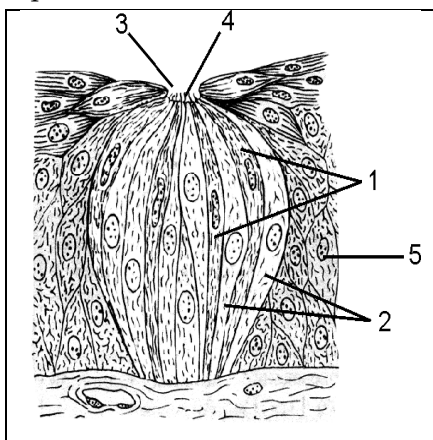


Рис. 45. Смакова брунька:

1 – смакові (рецепторні клітини); 2 – підтримувальні (опорні) клітини; 3 – смакова пора; 4 – мікрворсинки; 5 – клітини епітелію.

Смакова брунька, gemma gustatoria, має овальну форму і своєю широкою основою доходить до сполучнотканинної основи слизової оболонки, а верхівкою досягає вільної поверхні епітелію, де

відкривається невеликою

смаковою порою, porus gustatorius.

Пора веде в невелике

поглиблення, утворене периферичною поверхнею смакових клітин.

Загальна кількість смакових бруньок – 2000. Смакова брунька складається із двох родів епітеліальних клітин: смакових, які займають центральний відділ бруньки, і підтримувальних, які розташовуються на периферії. Смакові клітини

живуть недовго, вони поновлюються кожні 8-10 днів. Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що на поверхні клітин є 40-50 мікрроворсинок.

Смакові бруньки розташовані в таких місцях:

1) у слизовій оболонці язика: у складі жолобуватих, листоподібних і грибоподібних сосочків;

2) у слизовій оболонці передньої поверхні м'якого піднебіння; у слизовій оболонці надгортанника; у слизовій оболонці задньої стінки глотки.

Смакових бруньок немає на нижній поверхні язика і на середині верхньої поверхні.

Людина розрізняє чотири основні смакові якості: солодке, кисле, гірке й солоне. Рецептори, чутливі до певного смакового відчуття, розташовуються у певному місці на язичку. Верхівка язика особливо чутлива до солодких речовин, середні частини країв язика – до кислих. Гіркі речовини сильніше діють на рецептори кореня язика. Краї язика чутливі до солоних і кислих речовин. Смакові подразнення виникають при дії рідини, що містить розчинені речовини, на рецептори смакових клітин.

Периферійний відділ представлений рецепторними клітинами смакових бруньок.

Смаковий аналізатор:

І нейрон – у вузлах проміжного, язикоглоткового й блукаючого нервів. Лежить під яремним отвором;

II нейрон – у чутливих ядрах довгастого мозку й мосту;

III нейрон – у центральному ядрі таламуса;

IV нейрон – у гачку гіпокампальної звивини [2, 3, 6].

ОРГАН НЮХУ, ORGANUM OLFACTUS

Орган нюху служить для орієнтації і сигналізації про наявність біологічно важливих хімічних сигналів у зовнішньому середовищі. Він являє собою периферичний апарат нюхового аналізатора. Орган нюху розташовується в слизовій оболонці порожнини носа, де займає ділянку верхнього носового ходу й задньоверхній відділ перегородки, що одержав назву *нюхової частини слизової оболонки носа*. Займає площу від 5 до 10 см².

Цей відділ слизової оболонки порожнини носа відрізняється від інших її ділянок своєю товщиною й жовтувато-коричневим забарвленням, містить *нюхові залози*, *glandulae olfactoriae*.

Епітелій слизової оболонки нюхової частини називається нюховим. Він є безпосередньо рецепторним апаратом нюхового аналізатора й представлений трьома видами клітин: нюховими, опорними й базальними.

Нюхові клітини, *cellulae olfactoriae*, являють собою біполярні нейрони діаметром 5-10 мкм, які оточують циліндричні опорні клітини (рис. 46). Кількість нюхових клітин у людини близько 30 млн. Нюхові клітини мають веретеноподібне тіло, від якого відходить центральний відросток –

довгий аксон та периферичний відросток – короткий дендрит [2, 5, 9].

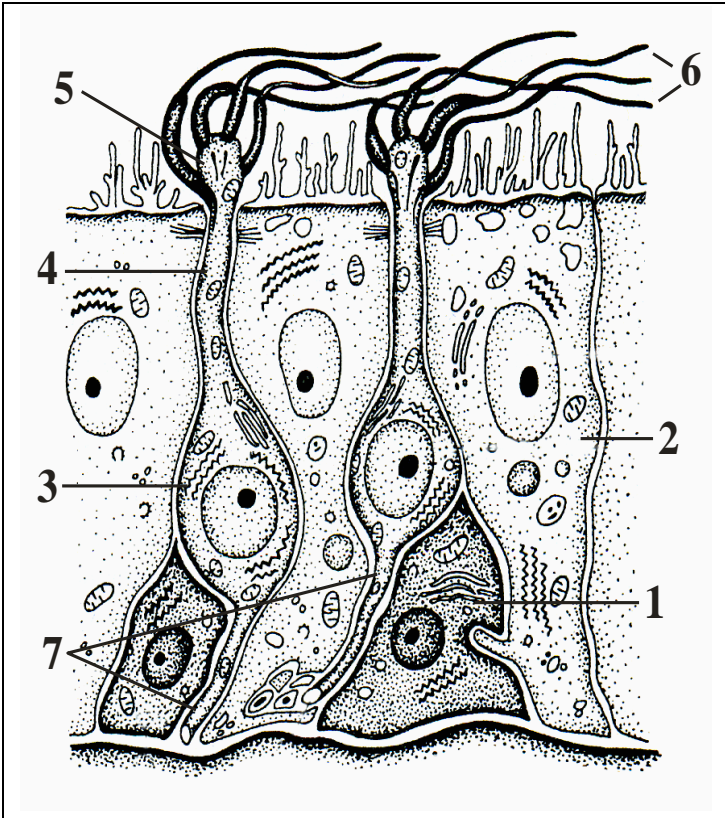


Рис. 46. Нюхова клітина:

1 – базальна клітина; 2 – опорна клітина; 3 – тіло нюхової клітини; 4 – периферичний відросток; 5 – нюхова булава; 6 – нюхові джгутики; 7 – центральний відросток.

Дендрит закінчується на поверхні слизової оболонки розширенням – *нюховою булавою*, яка

містить нюхові пухирці. Від булави над поверхнею нюхової частини підіймаються до 10-12 загострених рухливих війок – *нюхових джгутиків*. Нюхові джгутики мають діаметр 0,1 мкм та висоту 1-2 мкм, завдяки чому збільшується площа нюхової зони в 2-3 рази. Опорні клітини виробляють слиз, в який занурюються нюхові джгутики.

За допомогою нюхових джгутиків сприймаються запахи: при вдиху молекули пахучих речовин осідають на нюховому епітелії, розчиняються слизом і викликають подразнення нюхових джгутиків.

Центральний відросток нюхової клітини продовжується в нервеве волокно [2, 5].

Нюховий аналізатор:

I нейрон – нюхові клітини є первинними рецепторами. Їх аксони об'єднуються у 20-40 нюхових ниток, які через дірчасті отвори решітчастої кістки заходять у порожнину черепа і йдуть до нюхової цибулини;

II нейрон – нюхові цибулини є первинними нюховими центрами. На їх нейронах відбувається переключення шляхів. Аксони других нейронів проходять у складі нюхового тракту й передають збудження на III нейрони, розташовані в пронизаній речовині й нюховому трикутнику. Аксони III нейронів утворюють три смужки, які доходять до гачка гіпокампальної звивини, де розташовуються IV нейрони, або ядро нюхового аналізатора. Перша смужка – латеральна – проходить через бічну борозну до гачка. Друга смужка – медіальна – йде зверху мозолистого тіла

по крайовій частці в гачок. Третя смужка – проміжна – проходить по склепінню в гачок.

Частина волокон від нюхового трикутника доходить до сосочкових тіл, від яких починаються два шляхи: перший іде до зорового горба, а другий – до червоного ядра.

ШКІРА, CUTIS

Шкіра складається із двох основних шарів – поверхневого, який називається епідермісом, або надшкір'ям, і глибокого – дермісу, або власне шкіри. Перший з них розвивається з ектодерми, а другий – із мезодерми.

Надшкір'я, epidermis, на ранніх стадіях філогенетичного розвитку й у ранньому ембріогенезі складається з одного шару циліндричних клітин. У дорослої людини воно багат шарове, причому клітини найглибшого шару зберігають циліндричну форму, а всі інші клітини перетворюються в плоскі. Клітини глибокого шару надшкір'я містять пігмент (меланін), від кількості якого залежить колір шкіри й роль якого полягає головним чином у захисті організму від проникнення ультрафіолетового й радіоактивного випромінювання. Поверхневі плоскі клітини надшкір'я постійно роговіють і поступово злущуються, замінюючись молодшими клітинами.

Власне шкіра, corium, у людини має три шари: сосочковий, сітчастий і підшкірну основу (рис. 47) [18].

Сосочковий шар, stratum papillare, безпосередньо прилягає до шару циліндричних клітин надшкір'я й складається із численних по-

різному спрямованих валиків (на поперечному розрізі сосочків), рельєф яких у вигляді *гребенів шкіри* особливо добре видний на шкірі долонь і підшов. У товщі цих валиків залягають нервові закінчення й капілярні сітки кровоносних судин.

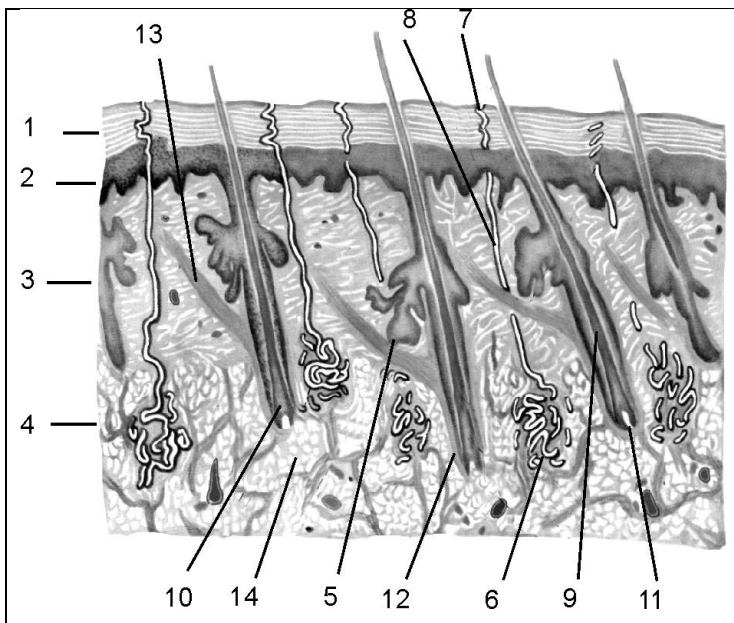


Рис.47. Шкіра (схематично):

1 – роговий шар; 2 – сосочковий шар; 3 – сітчастий шар; 4 – підшкірножировий шар; 5 – сальна залоза; 6 – потова залоза; 7 – шкірна пора; 8 – вивідна протока; 9 – корінь волосини; 10 – волосяна цибулина; 11 – сосочок волосини; 12 – фолікул; 13 – м'яз-випрямляч волосини; 14 – жирові часточки.

Сітчастий шар, *stratum reticulare*, складається з найбільш щільної, але не оформленої сполучної тканини з домішкою

гладких м'язових волокон, пов'язаних із цибулинами волосся (м'язи-випрямлячі волосся), і включає численні потові й сальні залози, а також цибулини волосся.

Підшкірна основа, *tela subcutanea*, представлена мережею щільних сполучних пучків, між якими залягають жирові відкладення. Останні служать живильним матеріалом і охороняють тіло від переохолодження. Нерідко відкладення жиру бувають надмірними [18].

У власне шкірі й надшкір'ї є численні нервові закінчення. Шкіра містить багато судин, за винятком надшкір'я. У людини шкіра не має вираженого волосяного покриву. Як прояв рекапітуляції шкіра людського зародка суцільно покрита ніжним пушком, або первинним волосяним покривом. До моменту народження цей покрив звичайно зникає й замінюється вторинним волосяним покривом: волосся голови, брів, вії, а також тонкі світлі волоски на спині й бічних поверхнях кінцівок. Нарешті, до початку статевого дозрівання з'являється третинний волосяний покрив: пахвові волосся, лобкові волосся, волосся ніздрів та інше, а в чоловіків – борода й вуса.

Кожна волосина, *pilus*, має форму прямолінійної або звитої нитки, у якій розрізняють надшкірну частину, включаючи надшкір'я, або *стрижень*, і внутрішньошкірну частину, або *корінь*, закладений у товщі власне шкіри. Корінь закінчується *цибулиною волосини*, у дно якої утискується сполучнотканинний сосочок. Цибулина волосини оточена *мішечком (фолікулом) волосини*, який зсередини вистелений епітелієм і в

просвіт якого відкриваються сальні залози. Ріст волосини відбувається в межах цибулини завдяки зроговінню прилеглих епітеліальних клітин.

До придатків шкіри у людини, як і у всіх приматів, належить *ніготь*, *unguis*, який розвивається з надшкір'я й гомологічний кігтю й копиту. Нігті являють собою більш-менш тонкі, злегка опуклі роговілі пластинки на тилу дистальної фаланги кожного пальця кистей і стоп. У такій пластинці розрізняють: *тіло*, або вільну частину, і *корінь* – найбільш тонку частину нігтя, прикриту складкою шкіри. Весь же ніготь залягає в епітеліальному ложі, щільно зрощеному з горбистістю дистальної фаланги.

Шкіра людини містить велику кількість потових і сальних залоз, що розташовуються в її сітчастому шарі. Потові залози належать до мезокринних простих трубчастих залоз. Вони розташовуються майже на всьому протязі шкіри тіла людини. Особливо багато їх на підшві, долоні й у пахвовій ямці.

Сальні залози, що належать до альвеолярних голокринових залоз, звичайно розташовуються в місцях волосяного покриву, своїми устями відкриваються у волосяні мішечки. Вони також є на головці чоловічого статевого члена (клітора), на внутрішній поверхні крайньої плоти. Немає їх у шкірі долоні й підшви. Виділюваний цими залозами жир змазує шкіру, охороняючи її від зовнішніх впливів.

Шкіра в людини найбільш груба на спині, потилиці, зовнішніх поверхнях кінцівок, тонка й

ніжна шкіра обличчя (переважно в жінок), живота й внутрішньої поверхні кінцівок.

ШКІРНА РЕЦЕПЦІЯ

У шкірі розміщується цілий ряд своєрідних рецепторних утворень, що реагують на три види чутливості: больову, температурну й механічну.

Найпростішим типом сенсорного рецептора є *вільні нервові закінчення*. Вільні нервові закінчення трапляються у власне шкірі й надшкір'ї, часто утворюючи щільні сітки й сплетення [2, 5].

Розгалуження нервових волокон на своїх кінцевих відділах завжди прикриті глією. *Глія* присутня у вигляді або тонкої мембрани, або ядроплазменої маси, тому нервові закінчення ділять на:

- *вільні прості нервові закінчення*, відділені від навколишніх тканин тонким шаром цитоплазми,

- *невільні інкапсульовані*, гліальний компонент яких складається із численних ядер, занурених у протоплазматичну масу.

У волосистій шкірі основним типом рецепторів є вільні нервові закінчення, які являють собою дифузні розгалуження нервових волокон, що переплітаються з іншими нервовими волокнами. Ще одним видом закінчень є *волосяні мішечки*, які складаються із щільних корзинкового типу розгалужень і тонких нервових волокон між клітинами навколо волосяного фолікула. Рецептори волосяного мішечка пов'язані з м'якотними нервовими волокнами. Кожна

волосина іннервується декількома волокнами. У свою чергу, те саме волокно може іннервувати велику кількість волосся. Вільні нервові закінчення також виявлені в сосочковому шарі шкіри людини без волосяного покриву – дермі пальців рук і ніг, долонях, підошвах, губах, язичку, статевих органах і т.д.

Вільні нервові закінчення служать для досить різноманітної полімодальної рецепції. Вони належать до рецепторів, що повільно адаптуються, і продовжують відповідати весь час, доки діє подразник [2, 5].

Серед інкапсульованих механорецепторів шкіри розрізняють:

- *диски Меркеля* (трапляються в нижніх шарах волосистої шкіри), вони можуть групуватися на піднятих ділянках шкіри в тільця Пінкуса-Ігго – це рецептори тиску;

- *тільця Руфіні* закладені в товщі власне шкіри – це також рецептори тиску;

- *тільця Мейснера* містяться у шкірі пальців, долонь і підошовної поверхні. Ці тільця мають конусоподібну форму, складну внутрішню будову й покриті капсулою. Є рецепторами дотику;

- *пластинчасті тільця Пачіні (Фатер-Пачіні)* розміщуються в більш глибоких шарах шкіри, у дермі й підшкірній основі біля основ сухожиль – це рецептори зміщення.

Тонкість розрізнення деталей тактильних стимулів залежить від щільності розташування рецепторів у шкірі. Так, на губах, язичці, кінчиках пальців щільність розташування рецепторів

найбільша й відповідно розрізнення тактильних особливостей найкраще.

Більшості спеціалізованих рецепторів властива краща чутливість до певних видів подразнень, тоді як вільні нервові закінчення є полімодальними рецепторами. Останні відповідають на ноцицептивні й температурні стимули, а також на механічне подразнення.

Ноцицептивна (больова) чутливість служить для розпізнавання потенційно небезпечних стимулів. Больові рецептори мають найщільніше (у порівнянні з тактильними й терморекцепторами) розташування в шкірі. Однак розподілені вони нерівномірно, утворюючи скупчення – «больові точки». Ноцицептори є вільними закінченнями. Вони чутливі до механічних, термічних і хімічних стимулів, тобто є полімодальними [2, 5].

В організмі людини біль виникає при дії найрізноманітніших подразників. *Причиною виникнення болю* вважають порушення метаболізму клітини й зміну рН середовища. Ці процеси можуть виникати або при токсичному впливі на дихальні ферменти, або при прямих механічних і термічних впливах, або при ушкодженні клітинних мембран і капілярів, які підходять до клітин.

Із повсякденного досвіду відомо, що в людини при короткому болючому впливі спочатку виникає відчуття дотику – тиску, потім з'являється чуття первинного гострого болю, після якого – відчуття вторинного «пекучого» болю. Імовірно, це пов'язано з тим, що больові імпульси проводяться по волокнах з різною швидкістю й участю в їх

сприйнятті двох систем: *лемніскової* і *спинно-таламічної*. Перший вид болю відчувається в момент дії подразника, для другого виду характерне тривале відчуття болю навіть якийсь час після припинення дії подразника. Іншою важливою характеристикою болючих відчуттів є відсутність ефекту адаптації.

Температурна чутливість. Температурні рецептори поєднують рецептори шкіри й внутрішніх органів, а також центральні термочутливі нейрони, що містяться у всьому тілі людини. Тепло й холод сприймаються в шкірі різними *терморекцепторами*, які відповідно називають *тепловими* й *холодовими*. Теплові рецептори є вільними, холодкові – інкапсульованими. Щільність холодкових рецепторів у шкірі більша, ніж теплових [2, 5].

У людини температура шкіри характеризується значною сталістю (невелике її підвищення служить ознакою захворювання). Довкілля завжди має деяку температуру, тому діяльність терморекцепторів характеризується відліком температури щодо нормальної температури тіла: усе, що виявляється нижче цієї температури, здається холодним, усе, що вище, – теплим і гарячим. Таким чином, терморекцептори виявляють теплове випромінювання тільки побічно, за його впливом на температуру шкіри.

Температурна рецепція в людини розподіляється між різними волокнами: охолодження відчувається головним чином через аксони з тонким шаром мієліну, а нагрівання – через немієлінізовані аксони. При дуже високих

температурах значна кількість терморецепторів сигналізує також гострий біль.

Механорецепторна чутливість. Всі інші рецептори в шкірі пов'язані зі спеціальними кінцевими органами і є закінченнями мієлінових волокон середньої величини. Ці типові механорецептори, як правило, інкапсульовані. Більша частина з них розташована в шкірі поверхнево, біля з'єднання власне шкіри з надшкір'ям, тому їх називають *поверхневими кінцевими органами*. Ці рецептори спеціалізовані на чутливості до різних властивостей тактильних подразників.

За ступенем адаптації до механічних подразників поверхневі кінцеві органи підрозділяють на:

- *статичні*, або такі, що *повільно адаптуються* (наприклад, диски й клітини Меркеля, які реагують на статичні зміни дотику й тиску),

- *динамічні*, або такі, що *швидко адаптуються* (наприклад, тільця Мейснера, волосяні фолікули, здатні реагувати на легкий дотик і здійснювати просторове і тимчасове тактильне розрізнення).

Рецепторами, що швидко адаптуються, є *тільця Пачіні*, які можна розглядати як *узагальнену модель механочутливого органа*.

Тільця Пачіні являють собою найбільші (їх розмір може досягати 0,4-0,7 мм у довжину) і найбільш диференційовані рецепторні утворення в тканинах. Вони локалізуються в нижніх шарах і підшкірній жировій клітковині, а дрібніші тільця

найчастіше трапляються у внутрішніх органах, у місцях м'язово-сухожильних з'єднань і в тканинах суглобів.

Під мікроскопом тільце Пачіні нагадує цибулину (рис. 48). Воно складається з багатошарової зовнішньої капсули, внутрішньої колби й укладеної в неї частини аферентного нервового волокна, позбавленого мієліну. Простір між пластинами заповнений рідиною. Зовнішня капсула тільця Пачіні утворена 30-40 концентрично організованими пластинами, відстані між якими зменшуються в міру наближення до внутрішньої колби. На поверхні тільця декілька тісно зв'язаних одна з одною пластин утворюють єдину зовнішню оболонку всієї капсули рецептора.

Внутрішня колба так само складається із пластин, які тісно прилягають одна до одної і які розділені вузькою щілиною на дві рівні симетричні частини. У центрі пластинчасті структури впритул прилягають до нервового волокна [12].

Тільця Пачіні іннервуються товстими м'якотними волокнами діаметром від 3 до 13 мкм. До кожного тільця підходить одне аферентне

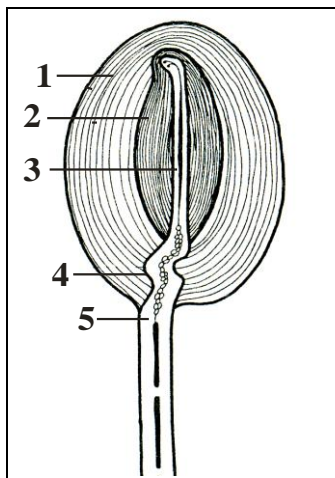


Рис. 48. Тільце Пачіні:

- 1 – зовнішня капсула;
2 – внутрішня колба;
3 – нервово волокно; 4,
5 – перехвати Ранв'є.

волокно, яке в місці входження у внутрішню колбу втрачає мієлін, звужується, а потім знову збільшується в розмірі й закінчується стовщенням. По ходу терміналу є пальцеподібні вирости довжиною 0,3-3,0 мкм. Усередині зовнішньої капсули на вигнутому відрізку мієлінове нервово волокно має перший перехват Ранв'є, тоді як другий перехват Ранв'є розташовується вже поза нею.

Таким чином, тільки Пачіні спеціалізоване для сигналізації про швидкі зміни дотику – тиску. Максимальна чутливість цього органа на вібраційний стимул лежить у межах 200-300 Гц.

Інформація від рецепторів шкіри передається в головний мозок двома основними шляхами: спіноталамічним і лемнісковим [14].

Спіноталамічний шлях вважають філогенетично найбільш давнім. Він складається з немієлінових волокон, які закінчуються на нейронах різних ядер сірої речовини спинного мозку. Основна частина волокон цієї групи йде від клітин задніх рогів, перетинає середню лінію й утворює шлях у передньобоківій частині білої речовини спинного мозку. Ці волокна йдуть по всьому спинному мозку й стовбурі головного мозку й кінчаються в таламусі. Вони проводять головним чином больові й температурні сигнали, але так само і деяку частину тактильних сигналів. Ця полімодальна інформація передається по спіноталамічному шляху з порівняно невеликою швидкістю – приблизно 30 м/с.

Лемнісковий шлях (лемніскова система) філогенетично більш новий. Він складається з

швидкопровідних аферентних волокон, які вступають у задні роги спинного мозку й, не перехрещуючись, сходять у складі стовпів до тонкого й клиноподібного ядер довгастого мозку. Волокна, що починаються від цих ядер, повністю перехрещуються на рівні олив, утворюючи медіальну петлю (лемніск), і, піднімаючись далі, закінчуються у вентробазальному комплексі таламуса. Лемніскова система проводить точну й складну інформацію про дотик/тиск зі швидкістю до 80 м/с.

Висхідні шляхи кінчаються в таламусі й утворюють там синапси з релейними клітинами, які посиляють волокна в кору великих півкуль. Таким чином, таламус служить воротами в кору й виконує цю функцію для всіх шляхів, які сходять від спинного мозку й стовбура мозку.

Лемніскова система має певну вибірковість і специфічність стосовно різних видів чутливості. Для всіх частин системи (задніх стовпів спинного мозку, тонкого й клиноподібного ядер, ядер таламусу і коркових ділянок) виявлена топографічна організація проєкції шкіри.

У вентробазальному комплексі таламуса людини, спостерігається строге *соматотопічне представництво* поверхні тіла. Кожна ділянка шкіри тіла займає певну зону, площа якої залежить від функціонального розвитку цієї частини тіла; зона представництва голови й кінцівок звичайно виявляється найбільшою в порівнянні з іншою шкірною поверхнею. Зони представництва окремих ділянок шкіри можуть перекриватися. Оскільки таламічні проєкції на

відміну від коркових організовані в трьох вимірах: чутливість ростральних ділянок тіла (голова, обличчя) міститься в задньомедіальній частині ядра, а чутливість середніх і каудальних ділянок тіла (грудні кінцівки, тулуб, тазові кінцівки) представлена в середньолатеральній частині.

Методом порівняння точок подразнення на поверхні шкіри із точками кори, що дають відповідь, удалося виявити проєкції різних ділянок тіла на *першу соматосенсорну зону кори* «точка в точку». Таке розташування називають *соматотопією*, або *топографічним представництвом*; воно створює добре відоме зображення «гомункулуса» з особливо великими ділянками для губ, обличчя й кистей рук, що характеризує високу чутливість і тонке розрізнення для цих частин тіла. Показано також, що розміри представництва периферичних частин тіла зв'язані не з величиною поверхні тіла, а залежать від видимої специфічності, біологічної значимості інформації, що сприймається тією або іншою ділянкою шкіри.

Аксони нейронів задньої групи ядер таламуса проєктуються головним чином у *другу соматосенсорну зону* кори. Встановлено, що ця ділянка одержує імпульси від кінцівок «свого» і протилежного боку.

Друга соматосенсорна ділянка близько прилягає до слухової зони, і тут нерідко спостерігається перекриття соматичних полів слуховими проєкціями. Ця ділянка містить точне й детальне представництво поверхні тіла, як і перша соматична зона, з тим розходженням, що проєкції

обох половин тіла в другій соматичній зоні повністю перекриваються. Вважають також, що друга соматосенсорна зона може здійснювати контроль над аферентною передачею сигналів у таламічних ядрах.

ПРОПРІОЦЕПЦІЯ Й ІНТЕРОЦЕПЦІЯ

Крім зовнішніх (екстероцептивних) сенсорних систем, таких як зір, слух і т.д, в організмі виділяють «внутрішні аналізатори», так звані пропріо- та інтероцептивні системи. Ці системи забезпечують надходження інформації від рухового апарата й внутрішніх органів у вищі відділи нервової системи [2, 5].

Пропріоцептивна система сприймає позу й рухи нашого тіла. Пропріорецептори розташовані в суглобах, сухожиллях і м'язах. Найбільш специфічними рецепторами пропріоцептивної системи є:

- *м'язові веретена* – сприймають ступінь розтягнення м'язових волокон;
- *сухожилльні органи Гольджи* – сприймають інформацію про ступінь натягу сухожиль;
- *суглобні механорецептори* – сприймають інформацію про положення суглоба й рух у ньому.

М'язові веретена мають складну іннервацію. У своїй центральній частині вони одержують спіральне закінчення великого сенсорного нервового волокна, яке називається первинним закінченням. Недалеко від центральної частини знаходяться менші спіральні закінчення, називані вторинними закінченнями.

Первинні закінчення служать для передачі інформації про зміни при розтягненні м'яза й швидкості його подовження. Вторинні закінчення реагують на постійний натяг і спеціалізовані для передачі інформації про положення м'яза. Таким чином, м'язові веретена забезпечують ЦНС відомостями про стан м'язів, їх фактичну довжину й швидкість їх зміни.

Сухожилльні органи Гольджи розміщуються в зоні з'єднання м'язових волокон із сухожиллям. Вони являють собою структуру витягнутої веретеноподібної або циліндричної форми, довжина якої може досягати 1 мм. Сухожилльні органи слабо реагують на розтягнення м'яза, але збуджуються при його скороченні. Це дозволяє розглядати сухожилльні органи як джерело інформації про силу, що розвивається м'язом.

Рецептор є робочим органом, периферичною частиною чутливого нейрона.

Пропріоцептивний аналізатор.

Інформація від псевдоуніполярних нейронів спинномозкових вузлів аксонами надходить у спинний мозок, де частково перемикається на мотонейрони, а частково направляється в складі тонкого й клиноподібного пучків задніх канатиків спинного мозку в довгастих мозок до однойменних ядер. Тут відбувається перемикування на нейрони другого порядку й утворення медіальної петлі. Волокна медіальної петлі закінчуються в задньовентральних ядрах таламуса. Звідси беруть початок шляхи, утворені нейронами третього порядку. Вони надходять у кору великих півкуль,

до нейронів четвертого порядку, у відповідні рецептивні поля.

Слід зазначити, що тільки частина пропріоцептивної інформації є усвідомлюваною, більша ж її частина не усвідомлюється.

Інтерорецептивна система характеризує стан внутрішнього середовища організму і його вегетативних органів. Інформація від різноманітних інтерорецепторів використовується для несвідомих процесів регуляції, які керують кровообігом, травленням, диханням і т.д [12].

Інтерорецептори вісцеральної системи представлені *хемо-, баро-, осмо-, термо-* та іншими типами рецепторів, що передають інформацію через нерви автономної нервової системи (волокна блукаючого, черевного й тазового нервів) і висхідні шляхи спинного мозку. Блукаючий нерв передає інформацію від рецепторів внутрішніх органів грудної й черевної порожнин. Черевний нерв – від шлунка, кишечника, брижі. Тазовий нерв – від органів малого таза.

Механорецептори розділяють на два типи: такі, що *повільно й швидко адаптуються*. На стаціонарний безперервний вплив типу розтягнення й здавлювання і ті, й інші відповідають залпом розрядів, частота яких перебуває в прямій залежності від швидкості наростання стимулу і його амплітуди.

Барорецептори – це типові механорецептори, тому що їх збудження пов'язане не з тиском, а з розтягненням судинної або кишкової стінки.

Хеморецептори залежно від типу реакції розділяють на *кислото-* і *лужночутливі*. І ті, й інші реагують переважно на високі концентрації речовин.

Рецептори сполучної тканини, судин і внутрішніх органів досить різноманітні. Інтерорецептори за будовою ділять на вільні й невольні.

До числа вільних закінчень відносять найпростіше влаштовані куцоподібні рецептори. Їх кінцеві структури мають вигляд петельок, кілечок, пластинок. Невільні закінчення мають форму клубочків, рецепторне закінчення яких укладено в капсулу.

Інтерорецептори розміщуються в стінках практично всіх вісцеральних органів, таких як, судини, серце, легені, нирки, сечовий міхур, печінка й ін.

Більшість *артеріальних рецепторів* є рецепторами, що повільно адаптуються. Їх активність перебуває в прямій залежності від рівня постійного тиску.

Судинні інтерорецептори стимулюються й пригнічуються певними хімічними речовинами.

Серед *рецепторів передсердь* установлена наявність двох видів, що відрізняються один від одного характером генерації розрядів і відповідями на зміну гемодинаміки. У стінках шлуночків також існує щонайменше два види рецепторів: *вентрикулярні* й *епікардіальні*.

Рецептори легенів за локалізацією розподіляються на рецептори розтягнення, пов'язані із гладком'язовими елементами стінок

дихальних шляхів, рецептори слизової оболонки й бронхів і рецептори, розташовані поблизу капілярів альвеол (юкстакапілярні).

Перші наділені, як правило, суто механорецепторними властивостями. Рецептори, що лежать більш поверхово, поряд із цим збуджуються й хімічними стимулами. Це так звані *іритантні рецептори*. Їх активність змінюється у зв'язку з об'ємом легенів, реагуючи на вдих і видих, а також асфіксію, дію CO₂ і подразних парів. Юкстакапілярні рецептори є рецепторами, що швидко адаптуються [12].

Рецептори нирки й сечового міхура також підрозділяються на рецептори, що швидко й повільно адаптуються. Перші сприймають коливання тиску в сечовому міхурі. На наповнення органа і його спорожнювання реагують другі. Особливий тип рецепторів описаний у сечівнику (уретрі). Вони здатні збуджуватися винятково течією рідини. Ці рецептори локалізуються в основному поблизу сфінктера сечівника.

У *печінці* є різні популяції специфічних рецепторів: волюмо-, осмо-, натрій- і калійчутливі. Вони мають різне функціональне значення: беруть участь у системній регуляції об'єму крові через орган, служать інформаційною ланкою волюморегулюючого рефлексу.

Більшість чутливих закінчень *стравоходу* належить до рецепторів, що швидко адаптуються. Вони активуються в момент перистальтичного скорочення після ковтання. У *шлунку* цей вид рецепторів розташовується в кардіальній частині, на дні та в пілоричній частині. У шлунковій стінці

встановлені рецептори, які розміщуються залежно від просторової орієнтації – лежать вони паралельно чи уперек ходу м'язових волокон. Ці рецептори можуть працювати або як детектори довжини, або як детектори напруги.

У *тонкій кишці* також є велике число ділянок механорецепторів, що швидко адаптуються, типу тілець Пачіні. У кишці виявлений ще один різновид механорецепторів. Вони збуджуються тільки течією рідини в просвіті кишки.

У найбільших *симпатичних гангліях* також містяться рецепторні закінчення, здатні збуджуватися в результаті безпосередньої дії подразника й побічно – шляхом зміни рівня метаболізму.

Чутливі закінчення за своїми анатомічними і функціональними особливостями улаштовані так, що вибірково реагують лише на один певний вид подразника.

Інтероцептивний аналізатор

Нервові волокна, по яких вісцеральна сенсорна інформація передається в центри інтеграції, підрозділяються на три групи [12].

При вступі в спинний мозок частина аферентних волокон первинно зв'язується із сегментарними вставними нейронами, які, у свою чергу, синаптично контактують з еферентними клітинами того ж або прилеглих сегментів. Так утворюється *дуга автономного рефлексу спинального рівня*.

Друга частина аферентних волокон розподіляється в такий спосіб: товсті мієлінові

волокна займають більш медіальне положення, немієлінові – латеральне. Висхідні гілки частково закінчуються в сірій речовині вищерозташованих сегментів, частково досягають задньої частини довгастого мозку, де й закінчуються в ядрах задніх стовпів. Тут розташовані другі нейрони аферентного шляху, аксони яких формують бульботаламічний шлях. Спадні гілки спускаються на 6-7 см і утворюють синаптичні контакти з асоціативними клітинами нижчерозташованих сегментів.

Таким чином, спинний мозок є первинною структурою обробки сенсорної інтероцептивної інформації. Далі інформація йде по спіноталамічному тракті до вентробазального ядра таламуса. З таламуса інтероцептивна інформація надходить у кору [12].

АВТОНОМНА НЕРВОВА СИСТЕМА

Під *автономною нервовою системою*, *systema nervosum autonomicum*, розуміють ті структури центральної та еферентної периферичної системи, які регулюють всі фізіологічні процеси внутрішньої діяльності організму. Їхня діяльність спрямована на забезпечення необхідного функціонального стану для адекватної реакції фізіологічних систем організму на вплив зовнішнього середовища.

Згідно із міжнародною анатомічною номенклатурою тепер термін *автономна* замінив

усі терміни, які існували раніше – *вегетативна, вісцеральна* та ін. [4, 11].

Автономна нервова система регулює внутрішні системи гомеостазу, виконує адаптаційно-трофічну функцію стосовно всіх органів і тканин. Рецептори автономної нервової системи сприймають зміни в хімічному складі крові або коливання тиску в судинній системі й у порожніх внутрішніх органах. Потім ця інформація передається в центральні ланки автономної нервової системи в головному мозку. Вищі центри автономної нервової системи розташовані в гіпоталамусі, у смугастому тілі й у мозочку. Звідти по рухових шляхах ідуть команди до внутрішніх органів, що безпосередньо регулюють стан внутрішнього середовища.

Периферична частина автономної нервової системи має найбільш виражені особливості. Від тіла нейрона, розташованого в центральній нервовій системі, починається аксон, що не доходить до виконавчого органа, а переривається в так званих гангліях автономної нервової системи. Тут розташовується другий нейрон автономної нервової системи. Аксон другого нейрона доходить до виконавчого органа й кінчається на клітинах його тканини.

Волокна першого нейрона називаються *прегангліонарними (передвузловими)*, волокна другого – *постгангліонарними (завузловими)*. Прегангліонарні волокна мають невеликий діаметр, 1-3,5 мкм, і покриті тонкою мієліновою оболонкою, постгангліонарні нервові волокна дуже

тонкі, не більше 2 мкм, і не покриті мієліновою оболонкою.

Автономна нервова система ділиться на симпатичну, парасимпатичну та метасимпатичну. Виділяють три ознаки розподілу автономної системи:

- 1) морфологічну;
- 2) фізіологічну;
- 3) фармакологічну.

За фізіологічною ознакою відносини симпатичного й парасимпатичного відділів автономної нервової системи розглядаються як конкурентні й антагоністичні (див. табл.).

Таблиця

Вплив симпатичних і парасимпатичних нервів на органи

Орган	Вплив парасимпатичних нервів	Вплив симпатичних нервів
Серце	Уповільнення ритму й зменшення сили скорочень	Частішання ритму й збільшення сили скорочень
Судини: - шкіри - внутрішніх органів - язика й слинних залоз - статевих органів	— — Розширення Розширення	Звуження Звуження Звуження Звуження
Око	Звуження зіниці (скорочення кільцевої мускулатури райдужної оболонки); викликає акомодацию	Розширення зіниці (скорочення радіальної мускулатури райдужної оболонки)
Бронхи	Звуження	Розширення
Слинні залози	Стимулює виділення рясного, багатого ферментами секрету	Стимулює виділення густої слини

Залози шлунка	Секреція	Гальмування
Підшлункова залоза: - зовнішньосекреторна тканина - острівці Лангерганса	Секреція Секреція	— —
Мозковий шар надниркової залози	—	Стимулює секрецію адреналіну, у меншому ступені норадреналіну
Гладкі м'язи: - шкіри - шлунка кишечнику - незаймані матки - вагітної матки - сечового міхура - сфінктера сечового міхура	— Посилення скорочень, підвищення тонусу — — Скорочення Розслаблення	Скорочення Гальмування скорочень, зниження тонусу Розслаблення Скорочення Розслаблення Скорочення

Морфологічна ознака характеризується розміщенням другого рухового нейрона, що перебуває за межами ЦНС. Для симпатичної рефлекторної дуги цей нейрон міститься в паравертебральних (навколохребетних) вузлах, для парасимпатичної – усередині органів (рис. 49).

Центри симпатичної нервової системи більш компактні. Вони розташовуються в бічних рогах спинного мозку в грудо-поперековому відділі. Центри парасимпатичної нервової системи більш роз'єднані. Вони локалізуються в середньому мозку (ядро Якубовича), мосту (верхнє слиновидільне ядро), у довгастому мозку (нижнє слиновидільне й дорсальне ядра блукаючого нерва), а також у крижовому відділі спинного мозку [4, 11].

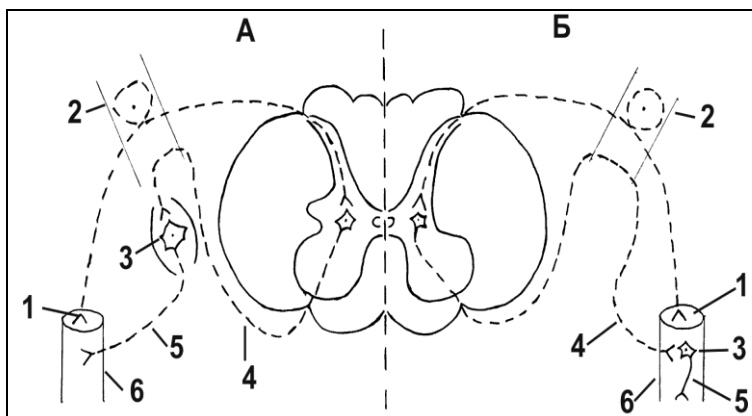


Рис. 49. Рефлекторні дуги автономної нервової системи:
 А – симпатична нервова система; Б – парасимпатична нервова система; 1 – рецептор; 2 – міжхребцевий отвір; 3 – тіло другого рухового нейрона; 4 – прегангліонарне волокно; 5 – постгангліонарне волокно; 6 – ефектор.

Симпатичні вузли розташовуються ближче до центральної нервової системи (екстрамурально), ніж парасимпатичні, що містяться у стінці органів (інтрамурально). У зв'язку із цим прегангліонарний нейрон симпатичної системи має коротший, а парасимпатичної – довший аксон, ніж постгангліонарний. Однак на периферії симпатичні й парасимпатичні нейрони нерідко сусідять один з одним в інтрамуральних гангліях і симпатичних вузлах.

Гістологічно й гістохімічно симпатичні та парасимпатичні нейрони позбавлені чітких відмінностей. При їх диференціюванні варто враховувати комплекс ознак: довжину й форму дендритів, розподіл органоїдів і пігментів, ферментний склад. Так, у симпатичних нейронах

при старінні відкладається багато пігменту, у парасимпатичних превалює зниження активності ферментів.

Парасимпатичний відділ має меншу зону іннервації, ніж симпатичний. Феномен мультиплікації уможливорює за певних умов генералізований вплив симпатичного відділу на систему органів у цілому. Нерви парасимпатичного відділу роблять строго локалізований вплив на структуру конкретного органа [4, 11].

Згідно із фармакологічною ознакою, у синапсах симпатичної й парасимпатичної систем виділяють різні за хімічним складом речовини – медіатори. Специфічна фармакологічна ознака симпатичної частини автономної нервової системи – адренолінотропність, тому що вона збуджується при впливі адреналіном і норадреналіном. Парасимпатична частина збуджується від впливу ацетилхоліном. Специфічним блокатором проведення збудження в симпатичних синапсах є ерготоксин, у парасимпатичних – атропін.

Симпатична нервова система

Симпатична частина автономної нервової системи, *pars sympathica*, має центральний і периферичний відділи. *Центральна частина* симпатичної системи розміщується в спинному мозку, у латеральних проміжних ядрах 12 грудних і 3 верхніх поперекових сегментах. Центральний відділ представлений *бічною проміжною субстанцією*, яка утворює бічний стовп сірої речовини спинного мозку протягом між VIII шийним і II-III поперековими сегментами.

Відростки клітин у вигляді прегангліонарних волокон, покритих мієліновими оболонками, залишають спинний мозок у складі переднього рухового корінця й зубчастих зв'язок оболонок спинного мозку, утворюючи *білу сполучну гілку*, що спрямовується до вузлів симпатичного стовбура [4, 11].

Периферичний відділ симпатичної частини нервової системи утворений:

1) численними вузлами, розміщеними у вигляді парного симпатичного стовбура;

2) превертебральними (передхребетними) вузлами, які містяться в автономних сплетеннях черевної порожнини;

3) автономними нервами.

До нервів належать:

а) міжвузлові симпатичні гілки, які з'єднують вузли симпатичного стовбура один з одним;

б) сірі сполучні гілки, які складаються з постгангліонарних волокон, позбавлених мієлінової оболонки. Вони спрямовуються від симпатичних вузлів до спинномозкових нервів і в їхньому складі досягають шкіри, судин м'язів і залоз тіла;

в) симпатичні волокна, які йдуть до внутрішніх органів і беруть участь в утворенні екстраорганих і інтраорганих автономних сплеть.

Периферична нервова система – це пара і превертебральні вузли й сплетення, які оточують кровоносні судини.

Паравертебральні вузли розташовані з боків хребетного стовпа, з'єднані міжвузловими гілками й утворюють правий і лівий суміжні симпатичні стовбури. **Симпатичний стовбур**, *truncus sympathicus*, – парний, утворений вузлами, з'єднаними між собою симпатичними волокнами. Він розміщується на бічній поверхні хребта на всьому його протязі. Кожний вузол (ганглій) симпатичного стовбура являє собою скупчення автономних нейронів, за допомогою яких відбувається перемикання більшої частини прегангліонарних волокон, які виходять зі спинного мозку й утворюють білі сполучні гілки. Прегангліонарні волокна контактують із автономними клітинами у відповідному вузлі або спрямовуються в складі міжвузлових гілок у вище або нижче розташовані вузли симпатичного стовбура. Білі сполучні гілки розміщуються в грудних і верхньому поперековому відділах. У шийних, крижових і нижніх поперекових вузлах таких сполучних гілок немає [4, 11].

Вузли симпатичного стовбура також зв'язані особливими волокнами зі спинномозковими нервами – сірі сполучні гілки, які складаються в основному з постгангліонарних симпатичних волокон. Постгангліонарні волокна позбавлені мієлінової оболонки, тому вони мають сіре забарвлення. Сірі сполучні гілки відходять від кожного вузла симпатичного стовбура до кожного спинномозкового нерва, у складі якого вони йдуть на периферію, досягаючи органів, які вони іннервують, – поперечносмугастих м'язів, гладких м'язів і залоз.

У симпатичному стовбурі розрізняють шийний, грудний, поперековий, крижовий і куприковий відділи [4, 11].

Шийний відділ має 2-3 шийних вузли. Верхній перебуває на рівні II шийного хребця, нижній шийний вузол – на рівні VI шийного хребця, середній шийний вузол перебуває між ними. Прегангліонарні волокна проходять через вузли й міжвузлові гілки. Постгангліонарні волокна оточують сонні артерії і їхні гілки іннервують органи голови й шиї і м'яз-розширювач зіниці. Вони виходять із вузлів. Від кожного вузла відходять серцеві нерви.

Грудний відділ складається з 10-12 вузлів. Перший грудний вузол, з'єднуючись із нижнім шийним вузлом, утворює *зірчастий вузол*. Гілки 4 верхніх грудних вузлів іннервують органи грудної порожнини, включаючи й серце. Гілки 5-9 вузлів утворюють *великий черевний нерв*. Гілки 10-12 вузлів утворюють *малий черевний нерв*. Черевні нерви проходять через діафрагму в черевну порожнину, приєднуються до черевного сплетення й іннервують органи черевної порожнини.

Поперековий відділ має 3-5 вузлів. Гілки цих вузлів приєднуються до аортального сплетення й іннервують органи черевної порожнини.

Крижовий відділ має 2-4 вузли, гілки яких приєднуються до підчеревного сплетення й іннервують органи малого таза.

Превертебральні вузли – розміщуються поблизу великих кровоносних судин, що відходять від аорти.

У черевній порожнині превертебральні вузли утворюють ряд сплетьонь: черевне (яке традиційно називають сонячним), аортальне, нижнє брижове, в ділянці малого таза – підчеревне.

Найбільше – *черевне сплетення*, воно утворене двома півмісяцевими вузлами, верхнім брижовим вузлом і їх гілками. Міститься навколо черевного стовбура й верхньої брижової артерії. Тому іннервує все те, що кровопостачається гілками черевного стовбура й верхньої брижової артерії (шлунок, печінка, селезінка, 12-пала кишка, підшлункова залоза, порожня, клубова, висхідна і частина поперечної ободової кишки).

Черевне сплетення внизу переходить в *аортальне*, котре розташовується на передній поверхні аорти, її гілки супроводжують парні вісцеральні артерії (гілки черевної аорти); іннервує – нирки, надниркові залози, сім'яні залози. Від аортального сплетення, в ділянці нижньої брижової артерії, відділяється нижнє брижове сплетення. Його гілки іннервують все те, що кровопостачає нижня брижова артерія: частина поперечної, низхідна і сигмоподібна ободова й пряма кишки.

Аортальне сплетення на рівні I крижового хребця переходить у *підчеревне*, розміщене на передній поверхні крижової кістки. Супроводжує гілки внутрішньої клубової артерії. Ділиться на 2 гілки, які оточують по обидва боки органи малого таза й іннервують їх [4, 11].

Парасимпатична нервова система

Парасимпатична частина автономної нервової системи, *pars parasymphusa*, також ділиться на центральну і периферичну частини.

Центральна частина парасимпатичної системи розміщується в стовбурі головного мозку в парасимпатичних ядрах III, VII, IX, X пар черепних нервів і в бічних стовпах крижового відділу спинного мозку в парасимпатичних ядрах 2, 3, 4 крижових сегментів. Периферична частина представлена парасимпатичними волокнами в складі черепних і тазових нервів і нутрощевих сплетень, а також екстрамуральними (позаорганими) вузлами [4, 11].

Ядра стовбура головного мозку такі:

- *додаткове ядро окорухового нерва* розташовується на вентральній поверхні водопроводу мозку в середньому мозку. Прегангліонарні волокна з мозку виходять у складі окорухового нерва й в очній ямці залишають його, спрямовуючись у війковий вузол. *Війковий вузол* перебуває в задній частині очної ямки на зовнішній поверхні зорового нерва. Через вузол проходять симпатичні чутливі нерви. Після перемикання парасимпатичних волокон у цьому вузлі (II нейрон) постгангліонарні волокна залишають вузол разом із симпатичними, утворюючи короткі війкові нерви. Ці нерви входять у задній полюс очного яблука для іннервації м'яза звужувача зіниці, війкового м'яза, який викликає акомодацию ока (парасимпатичний нерв) і м'яза розширивача зіниці (симпатичний нерв);

- *верхнє слиновидільне ядро*, його волокна залишають ядро мосту разом з руховою частиною лицевого нерва однією порцією, відділившись у лицевому каналі скроневої кістки біля отвору каналу великого кам'янистого нерва, після чого нерв одержує таку ж назву. Потім проходить через сполучну тканину рваного отвору черепа й з'єднується із глибоким кам'янистим нервом (симпатичним), утворюючи крилоподібний нерв, який проходить через однойменний канал у крилопіднебінну ямку. Його прегангліонарні парасимпатичні волокна перемикаються в *крилопіднебінному* вузлі. Постгангліонарні волокна в складі гілок верхньощелепного нерва досягають слизових оболонок носової порожнини, комірок решітчастої кістки, повітроносних пазух, щік, губ, ротової порожнини й носової частини глотки, а також слюзової залози, до якої проходять по виличному нерві, потім через анастомоз ідуть у слюзовий нерв. Друга порція парасимпатичних волокон у складі язикового нерва доходить до підщелепної слинної залози, попередньо перемикаючись у *піднижньощелепному* і *під'язиковому* вузлах. Постгангліонарні волокна (аксони II нейрона) забезпечують секреторною іннервацією під'язикову, підщелепну слинні залози й слизові залози язика:

- *нижнє слиновидільне ядро* є ядром IX пари черепних нервів, що перебуває в довгастому мозку. Його парасимпатичні прегангліонарні волокна залишають нерв у ділянці нижнього вузла язикоглоткового нерва, який лежить у кам'янистій ямці на нижній поверхні піраміди скроневої

кістки, і проникають у барабанний канал під тією ж назвою. Барабанний нерв виходить на передню поверхню піраміди скроневої кістки через отвір каналу, проходить на зовнішню основу черепа, де біля овалного отвору перемикається в *привушному вузлі*. У вузлі прегангліонарні волокна перемикаються на постгангліонарні волокна, які досягають привушної слинної залози, забезпечуючи її секреторною іннервацією;

- *дорсальне ядро блукаючого нерва* розміщується в дорсальній частині довгастого мозку. Є найважливішим джерелом парасимпатичної іннервації внутрішніх органів. Перемикання прегангліонарних волокон відбувається в численних, але досить дрібних інтрамуральних парасимпатичних вузлах, у верхньому й нижньому вузлах блукаючого нерва, протягом усього стовбура цього нерва, в автономних сплетеннях внутрішніх органів (крім органів таза). Важлива роль належить чутливій гілці блукаючого нерва – депресорному нерву (нерву, який знижує кров'яний тиск). Він сигналізує про функціональний стан серця. Нейрони аферентних шляхів блукаючого нерва містяться в яремному вузлі;

- *спинне проміжне ядро* лежить у бічних стовпах спинного мозку. Його прегангліонарні волокна через передні корінці виходять у черевні гілки спинномозкових нервів і утворюють тазові нутрощеві нерви, які вступають у нижнє підчеревне сплетення. Їх перемикання на постгангліонарні волокна відбувається в

інтрамуральних вузлах інтраорганичних сплетень тазових органів.

Периферична частина представлена парасимпатичними волокнами в складі черепних і тазових нервів та інтраорганичних сплетень, а також екстрамуральними вузлами.

Прегангліонарні волокна беруть початок від *крижових парасимпатичних ядер*, розташованих на рівні II-IV крижових сегментів спинного мозку, виходять із них у складі передніх корінців крижових спинномозкових нервів, потім відгалужуються від них у вигляді *тазових нутрощевих нервів*. Ці нерви утворюють *статеві сплетення* й сплетення тазових органів. Прегангліонарні парасимпатичні волокна перемикаються в парасимпатичних гангліях цих сплетень, після чого вже постгангліонарні парасимпатичні волокна іннервують внутрішні статеві органи, сечовий міхур, сечівник, а також мускулатуру й залози кінцевої частини товстої кишки після її лівого вигину, включаючи пряму кишку.

Метасимпатична нервова система

Метасимпатична нервова система, *pars metasympathusa*, іннервує тільки внутрішні органи, наділені власною моторною активністю; до сфери її іннервації належать гладка мускулатура, кишковий і секреторний епітелій, локальна кровотеча, місцеві ендокринні елементи, імунні структури [4, 11].

Багато внутрішніх органів після перерізання симпатичних і парасимпатичних шляхів або навіть після видалення з організму

продовжують здійснювати властиві їм функції без особливих видимих змін. Зберігає координовану перистальтичну й всмоктувальну функції кишка, скорочується серце. Сегменти матки, сечоводу, жовчного міхура продовжують скорочуватися із частотою й амплітудою, характерними для кожного органа. Органи ж зі зруйнованими або з виключеними метасимпатичними шляхами втрачають властиву їм здатність до координованої ритмічної моторної й іншої функцій.

Ця функціональна автономія пояснюється наявністю в стінках цих органів гангліозної системи, яка має власний автоматизм і необхідні для автономної рефлекторної й інтегративної діяльності ланки – чутливу, вставну, рухову й медіатори.

Отже, більшість порожніх вісцеральних органів поряд з існуванням екстраорганної симпатичної й парасимпатичної нервової системи має власний базовий механізм нервової регуляції. Керування роботою в цьому випадку забезпечується рефлекторними дугами, що замикаються в межах стінки самих органів.

Наявність загальних рис у структурній і функціональній організації, дані онто- і філогенезу, результати спостережень за кінцевими ефектами, що виникають при стимуляції нервових волокон, результати прямої реєстрації нейрональної активності стали основою для виділення в складі автономної нервової системи, крім симпатичної й парасимпатичної, ще й третьої частини – метасимпатичної [4, 11].

Раніше до третього відділу автономної нервової системи, який називався ентеральним, відносили лише рефлекторні дуги, що замикаються в підслизовому і міжм'язовому сплетеннях кишки. Поняття метасимпатичної нервової системи значно ширше, воно охоплює весь комплекс порожніх вісцеральних органів, у тому числі й травний тракт. Місцем локалізації метасимпатичної нервової системи є інтрамуральні ганглії, які залягають у товщі стінок цих органів [4, 11].

Метасимпатична нервова система має власну медіаторну ланку. До медіаторів метасимпатичної нервової системи належать серотонін, аденозінтрифосфат (АТФ) та ін. У 1937 р. із ентерохромафінних клітин кишки була виділена речовина, яка здатна викликати скорочення гладкої мускулатури ізольованих органів, та названа ентерамін. Назву серотонін отримав очищений препарат.

АТФ міститься в пресинаптичних терміналях еферентних нейронів метасимпатичної нервової системи. Основною дією АТФ на гладеньку мускулатуру є релаксація.

Метасимпатична нервова система одержує синаптичні входи від симпатичної й парасимпатичної систем і не має прямих синаптичних контактів з еферентною частиною соматичної рефлекторної дуги. Поряд із загальним вісцеральним аферентним шляхом вона має власну сенсорну ланку.

Вона не перебуває в антагоністичних відносинах з іншими частинами нервової системи.

Являючи істинно базову іннервацію, метасимпатична нервова система має набагато більшу, ніж симпатична й парасимпатична нервова система, незалежність від ЦНС.

ПЕРИФЕРИЧНА НЕРВОВА СИСТЕМА

У людини є 31 пара спинномозкових нервів, які відповідають сегментам спинного мозку (8 шийних, 12 грудних, 5 поперекових, 5 крижових пар і одна пара куприкова) [6, 12, 13].

Спинномозковий нерв утворений дендритами чутливих клітин спинномозкових вузлів, аксонами рухових клітин передніх рогів спинного мозку й аксонами автономних клітин. Після свого утворення спинномозковий нерв ділиться на 4 гілки: сполучну, задню, передню й оболонну, або поворотну (рис. 50).

Сполучна гілка з'єднує спинномозковий нерв із симпатичним стовбуром. Задні гілки сплетень не утворюють і іннервують м'язи та шкіру спини й потилиці. Передні гілки іннервують апарат руху й шкіру верхніх і нижніх кінцівок, а також бічної, передньої поверхні тулуба. Передні гілки утворюють 4 сплетення: шийне, поперекове, плечове, крижове. Оболонна, або поворотна, гілка іннервує оболонки спинного мозку.

ШИЙНЕ СПЛЕТЕННЯ

Шийне сплетення, *plexus cervicalis*, утворене передніми гілками 4 верхніх шийних спинномозкових нервів. Воно розміщується під

грудинно-ключично-соскоподібним м'язом і ділиться на шкірні й м'язові гілки. Шкірні гілки (великий вушний нерв, малий потиличний нерв, шийний поперечний нерв, надключичні нерви) виходять у ділянці заднього краю грудинно-ключично-соскоподібного м'яза.

М'язові гілки спрямовуються до драбинчастих м'язів, підпід'язикових м'язів й глибоких передхребтових м'язів, а також дають гілочку до грудинно-ключично-соскоподібного м'яза. Довга м'язова гілка – діафрагмовий нерв іннервує діафрагму.

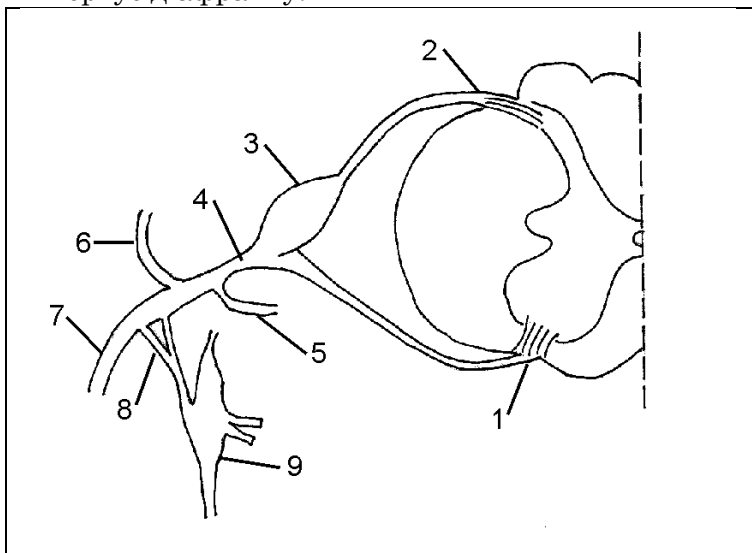


Рис. 50. Спинномозковий нерв (схематично):

1 – передні корінці; 2 – задні корінці; 3 – спинномозковий вузол; 4 – стовбур спинномозкового нерва; 5 – оболонна (поворотна) гілка; 6 – задня гілка; 7 – передня гілка; 8 – сполучні гілки; 9 – вузол симпатичного стовбура

ПЛЕЧОВЕ СПЛЕТЕННЯ

Плечове сплетення, *plexus brachialis*, утворене передніми гілками 4-х нижніх шийних спинномозкових нервів і частково гілкою 1-го грудного спинномозкового нерва. Гілки, що утворюють сплетення, виходять із проміжку між переднім і середнім драбинчастими м'язами й розташовуються в паховій порожнині. Гілки сплетення діляться на підключичну й надключичну частини. Надключична частина складається з коротких гілок, що іннервують м'язи плечового пояса й деякі м'язи грудей і спини (надостьовий, підостьовий, великий і малий круглий, передній зубчастий, великий і малий грудний, найширший м'яз спини).

Підключична частина плечового сплетення в паховій ямці утворює 3 пучки, які оточують пахову артерію з латерального, медіального й заднього боків. Кожний пучок віддає довгі нерви верхньої кінцівки. Латеральний пучок віддає м'язово-шкірний нерв і латеральний корінець серединного нерва, медіальний пучок віддає ліктьовий нерв, медіальний корінець серединного нерва та 2 шкірні нерви (медіальний шкірний нерв плеча й медіальний шкірний нерв передпліччя). Задній пучок віддає променевиї і паховий нерви [6, 12, 13].

М'язово-шкірний нерв, *n. musculocutaneus*, проходить на плече, пробиваючи дзьобо-плечовий м'яз. На плечі він розміщується між плечовим і двоголовим м'язами й віддає гілочки для іннервації цих м'язів. Потім м'язово-шкірний нерв виходить з-під латерального краю двоголового

м'яза на передпліччя, де іннервує шкіру латеральної поверхні передпліччя.

Серединний нерв, n. medianus, на плечі супроводжує плечову артерію й не віддає гілок. На передпліччя нерв проходить між поверхневими й глибокими шарами м'язів, іннервує пронатори й згиначі (променевий згинач зап'ястка, поверхневий і глибокий згиначі пальців, довгий згинач великого пальця). Потім серединний нерв переходить на кисть, де іннервує м'язи підвищення великого пальця та шкіру долонної поверхні кисті 1-го, 2-го, 3-го й 4-го пальців.

Ліктювий нерв, n. ulnaris, на плечі розміщується медіально від плечової артерії. В ділянці ліктювого суглоба обгинає медіальний надвиросток плечової кістки позаду. Тут нерв лежить під шкірою й тому досить часто ущемляється при ударі або опорі на який-небудь твердий предмет. На передпліччя ліктювий нерв іде поруч із ліктювою артерією й іннервує ліктювий згинач зап'ястка й медіальну частину глибокого м'яза-згинача пальців. Потім нерв переходить на кисть, де іннервує м'язи підвищення мізинця й середню групу м'язів. Крім того, він іннервує шкіру на долонній поверхні кисті 5-го й половини 4-го пальців, а також на тильній поверхні кисті в межах 4-го, 5-го й половини 3-го пальців.

Променевий нерв, n. radialis, із пахвової ямки спрямовується вниз на задню поверхню плеча, іннервує триголовий м'яз плеча. Потім виходить на передпліччя з латерального боку й ділиться на поверхневу й глибоку гілки. Глибока

гілка іннервує супінатори й розгиначі (променеві розгиначі, ліктьовий м'яз-розгинач зап'ястка, розгиначі пальців). Поверхнева гілка супроводжує променеву артерію, переходить на тильну поверхню кисті, де іннервує шкіру в межах 1-го, 2-го й половини 3-го пальців. Крім того, променевий нерв іннервує шкіру задньої поверхні плеча й передпліччя [6, 12, 13].

Передні гілки грудних спинномозкових нервів сплетень не утворюють. Називаються міжреберними, тому що йдуть у міжреберні проміжки між міжреберними м'язами й іннервують м'язи грудей, живота, діафрагму, шкіру передньої й бічної поверхонь тулуба.

ПОПЕРЕКОВЕ СПЛЕТЕННЯ

Поперекове сплетення, *plexus lumbalis*, утворене передніми гілками трьох поперекових спинномозкових нервів і частково передньою гілкою 12-го грудного й 4-го поперекового спинномозкових нервів. Розміщується сплетення під великим поперековим м'язом. Гілки сплетення діляться на короткі й довгі. Короткі гілки іннервують клубово-поперековий м'яз, м'язи таза й живота (зовнішній косий м'яз живота, внутрішній косий м'яз живота, поперечний м'яз живота). Довгі гілки переходять на стегно, де іннервують м'язи й шкіру стегна, а також шкіру гомілки з медіального боку.

Довгі гілки:

- *латеральний шкірний нерв стегна*, *n. cutaneus femoris lateralis*, іннервує шкіру латеральної поверхні стегна;

- *стегновий нерв*, n. femoralis, із порожнини великого таза переходить на стегно під паховою зв'язкою разом з клубово-поперековим м'язом, віддає шкірні і м'язові гілки. Шкірні гілки іннервують головки чотириголового м'яза, кравецький м'яз. Крім того, від стегового нерва відділяється довга гілка – медіальний шкірний нерв нижньої кінцівки – що супроводжує стегову артерію; потім у нижній частині кравецького м'яза виходить на шкіру, спускається по медіальній поверхні гомілки до стопи та іннервує шкіру медіальної поверхні гомілки;

- *затульний нерв*, n. obturatorius, виходить на стегно з порожнини малого таза через затульний канал. На стегні ділиться на гілки, які іннервують м'язи медіальної поверхні стегна, а також шкіру на медіальній поверхні стегна.

КРИЖОВЕ СПЛЕТЕННЯ

Крижове сплетення, plexus sacralis, утворене передніми гілками п'ятого поперекового, трьох крижових спинномозкових нервів і частиною передньої гілки 4-го поперекового спинномозкового нерва. Сплетення розміщене в порожнині малого таза і виходить на задню поверхню через отвір вище й нижче грушоподібного м'яза. Короткі гілки сплетення іннервують м'язи й шкіру сідничної ділянки. Довгі гілки:

- *задній шкірний нерв стегна*, n. cutaneus femoris posterior, іннервує шкіру задньої поверхні стегна;

- *сідничний нерв*, n. ischiadicus, проходить на стегно між м'язами задньої групи

(півсухожилковим, півперетинчастим двоголовим), іннервує їх і в підколінній ямці ділиться на великі гілки – великогомілковий нерв і загальний малоогомілковий нерв;

- *великогомілковий нерв*, n. tibialis, супроводжує задню великогомілкову артерію, проходить між поверхневими і глибокими м'язами задньої групи гомілки та іннервує їх (литковий, камбалоподібний, задній великогомілковий, довгий м'яз-згинач великого пальця, довгий м'яз-згинач пальців), а також шкіру на задній поверхні гомілки. За медіальною щиколоткою великогомілковий нерв переходить на стопу, де ділиться на латеральні та медіальні підошовні нерви. Останні іннервують м'язи і шкіру підошовної поверхні стопи;

- *загальний малоогомілковий нерв*, n. fibularis communis, проходить на гомілку між малоогомілковою кісткою та довгим малоогомілковим м'язом, віддає шкірні гілки до латеральної поверхні гомілки і ділиться на дві гілки;

- *поверхневий малоогомілковий нерв*, n. fibularis superficialis, проходить між малоогомілковими м'язами, іннервує їх, потім переходить на стопу, де віддає гілки для іннервації шкіри тильної поверхні стопи, за винятком першого міжпальцевого проміжку;

- *глибокий малоогомілковий нерв*, n. fibularis profundus, іде разом з передньою великогомілковою артерією, іннервує передню групу м'язів гомілки (передній великогомілковий, довгий м'яз-розгинач пальців, довгий м'яз-

розгинач великого пальця), тильні м'язи стопи та шкіру першого міжпальцевого проміжку [6, 12].

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО КОНТРОЛЮ

1. Розподіл нервової системи на відділи. 2. Які функції виконують клітини макроглії? 3. Які функції виконують клітини мікроглії? 4. Будова соми нейрона. 5. Класифікація нейронів. 6. Особливості будови мієлінової оболонки. 7. Основні відмінності в будові хімічного й електричного синапсів. 8. Назвіть основні частини рефлекторної дуги. 9. Характеристика оболонок спинного мозку. 10. Сегментарний розподіл спинного мозку. 11. Провідні шляхи спинного мозку. 12. Розподіл головного мозку на відділи. 13. Зовнішня будова довгастого мозку. 14. Основні нервові центри ретикулярної формації довгастого мозку. 15. Особливості будови основи мосту. 16. Зовнішня будова мозочка. 17. Особливості будови черв'яка мозочка. 18. Основні ядра мозочка. 19. Будова білої речовини мозочка. 20. Особливості будови ромбоподібної ямки. 21. Особливості будови середнього мозку. 22. Будова таламічної ділянки проміжного мозку. 23. Основні ядра гіпоталамуса. 24. Будова гіпофіза. 25. Функціональний розподіл гіпоталамуса на відділи. 26. Основні звивини й борозни лобової частки. 27. Основні звивини й борозни тім'яної частки. 28. Основні звивини й борозни потиличної частки. 29. Основні звивини й борозни скроневої частки. 30. Будова острівця. 31. Які структури

належать до нюхового мозку. 32. Характеристика базальних ядер. 33. Особливості будови кори великих півкуль. 34. Характеристика волокон білої речовини великих півкуль. 35. Загальний план будови очного яблука. 36. Основні структури ядра очного яблука. 37. Будова фіброзної оболонки очного яблука. 38. Будова судинної оболонки очного яблука. 39. Будова сітківки. 40. Особливості будови повік. 41. Особливості будови слезового апарата. 42. Будова зовнішнього вуха. 43. Будова барабанної порожнини. 44. Будова слухових кісточок. 45. Будова кісткової завитки. 46. Будова перетинчастого лабіринту. 47. Будова спірального органа. 48. Особливості будови органа рівноваги. 49. Структура вестибулярного аналізатора. 50. Особливості будови органа смаку. 51. Структура смакового аналізатора. 52. Особливості будови органа нюху. 53. Структура нюхового аналізатора. 54. Особливості будови сосочкового шару шкіри. 55. Особливості будови сітчастого шару шкіри. 56. Особливості будови підшкірної основи. 57. Основні відмінні риси симпатичної й парасимпатичної систем. 58. Характеристика центральної частини симпатичної нервової системи. 59. Характеристика відділів симпатичного стовбура. 60. Характеристика парасимпатичних ядер стовбура мозку. 61. Чим утворений спинномозковий нерв? 62. Що іннервують гілки спинномозкових нервів? 63. Чим утворене шийне сплетення, його гілки й ділянки іннервації? 64. Що іннервують надключичні гілки плечового сплетення? 65. Ділянки іннервації м'язового, середнього, променевого й ліктьового нервів. 66. Чим утворені плечове, поперекове й крижове сплетення? 67. Що іннервують короткі гілки поперекового й крижового сплетень? 68. Ділянка іннервації стегнового нерва? 69. Сідничний нерв, його гілки й ділянки іннервації?

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Блинов С. М.* Очерки о нейроглии / Блинов С. М. – Ташкент: Медицина, 1983. – 131 с.
2. *Вартанян И. А.* Физиология сенсорных систем: Руководство / Вартанян И. А. – СПб.: Наука, 1999. – 324 с.
3. *Воронова Н. В.* Анатомия центральной нервной системы: Учебное пособие для студентов вузов / Воронова Н. В., Климова Н. М., Менджерицкий А. М. – М.: Аспект Пресс, 2006. – 128 с.
4. *Глазачев О. С.* Автономная нервная система. Принцип строения. Функция. Методы исследования / Глазачев О. С. – М.: Медицина, 1995. – 469 с.
5. *Ильинский О. Б.* Физиология сенсорных систем / Ильинский О. Б. – Л.: Наука, 1975. – 559 с.
6. *Курепина М. М.* Анатомия человека / М. М. Курепина, Г. Г. Воккен – М.: Просвещение, 1971. – 351 с.
7. *Куффлер С.* От нейрона к мозгу / С. Куффлер, Дж. Николс – М.: Мир, 1979. – 439 с.
8. Международная анатомическая номенклатура / [авт.-уклад. Михайлова С. С.]. – М.: Медицина, 1980. – 240 с.
9. Міжнародна анатомічна номенклатура / [авт.-уклад. Бобрика І. І., Ковешнікова В. Г.]. – Київ: Здоров'я, 2001. – 328с.
10. *Немчек С.* Введение в нейробиологию / Немчек С. – Прага: Авиценум, 1978. – 413 с.
11. *Ноздрачов А. Д.* Физиология вегетативной нервной системы / Ноздрачов А. Д. – Л.: Наука, 1981. – 750 с.

12. *Ноздрачов А. Д.* Периферическая нервная система / А. Д. Ноздрачов , Е. И. Чумасов. – СПб: Медицина, 1999. – 281 с.
13. *Очкуренко О. М.* Анатомія людини / О. М. Очкуренко , О. В. Федотов. – К.: Вища школа, 1992. – 333 с.
14. *Первушин В. Ю.* Проводящие пути центральной нервной системы / Первушин В. Ю. – Ставрополь, 1984. – 56 с.
15. *Ройтбак А. И.* Глия и ее роль в нервной деятельности / Ройтбак А. И. – СПб.: Наука, 1993. – 351 с.
16. *Саркисов С. А.* Очерки по структуре и функции мозга / Саркисов С. А. – М.: Медицина, 1964. – 299 с.
17. *Свиридов А. И.* Анатомия человека / Свиридов А. И. – Киев: Вища школа, 1976. – 376 с.
18. *Синельников Р. Д.* Атлас анатомии человека. Т.3. / Синельников Р. Д. – М.: Медицина, 1983. – 399 с.
19. *Хомутов А. Е.* Анатомия центральной нервной системы / А. Е. Хомутов , С. Н. Кульба. – Ростов/нД: Феникс, 2005. – 352 с.

РОЗДІЛ 2.**•ОНТОГЕНЕЗ
ЦЕНТРАЛЬНОЇ
•НЕРВОВОЇ
СИСТЕМИ**

Онтогенез – це історія змін морфологічних і функціональних властивостей організму від стадії заплідненої яйцеклітини до смерті.

Онтогенез, або індивідуальний розвиток організму, ділиться на два періоди: пренатальний (внутрішньоутробний) і постнатальний (після народження). Перший триває від моменту зачаття й формування зиготи до народження; другий – від моменту народження й до смерті; у ньому виділяють такі етапи: дитинство, дорослий стан і старіння. Таким чином, нервова система проходить тривалий шлях розвитку, будучи найскладнішою системою, створеною еволюцією [5, 6, 9].

У розвитку ЦНС відбитий загальний біологічний закон – філогенетично старіші частини мозку розвиваються раніше, ніж молоді.

Таким чином, філогенетично молодші відділи головного мозку в немовлят розвинені слабкіше і з віком відносно збільшуються, а старіші, навпаки, з віком зменшуються.

ПРЕНАТАЛЬНИЙ ПЕРІОД ОНТОГЕНЕЗУ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

В онтогенезі нервова система повторює етапи філогенезу. Пренатальний період онтогенезу підрозділяється на три періоди: початковий, зародковий і плодовий [1, 4].

Початковий (передімплантаційний) період у людини охоплює перший тиждень розвитку (з моменту запліднення до імплантації в слизову оболонку матки).

Зародковий (передплодовий, ембріональний) період – від початку другого тижня до кінця восьмого тижня (з моменту імплантації до завершення закладання органів).

Плодовий (фетальний) період починається з дев'ятого тижня й триває до народження. У цей час відбувається посилений ріст організму.

Пренатальний період онтогенезу починається з моменту злиття чоловічих і жіночих статевих клітин та утворення зиготи. Зигота послідовно ділиться, утворюючи кулясту бластулу. На стадії бластули йде подальше дроблення й утворення первинної порожнини – бластоцель.

Потім починається процес гастрюляції, у результаті якого відбувається переміщення клітин різними способами в бластоцель, з утворенням двошарового зародка. Зовнішній шар клітин називається ектодермою, внутрішній – ентодермою. Усередині утворюється порожнина первинної кишки – гастроцель, це стадія гастрюли. На стадії нейрули утворюються нервова трубка,

хорда, соміти й інші ембріональні зачатки. Зачаток нервової системи починає розвиватися ще наприкінці стадії гастрুলи.

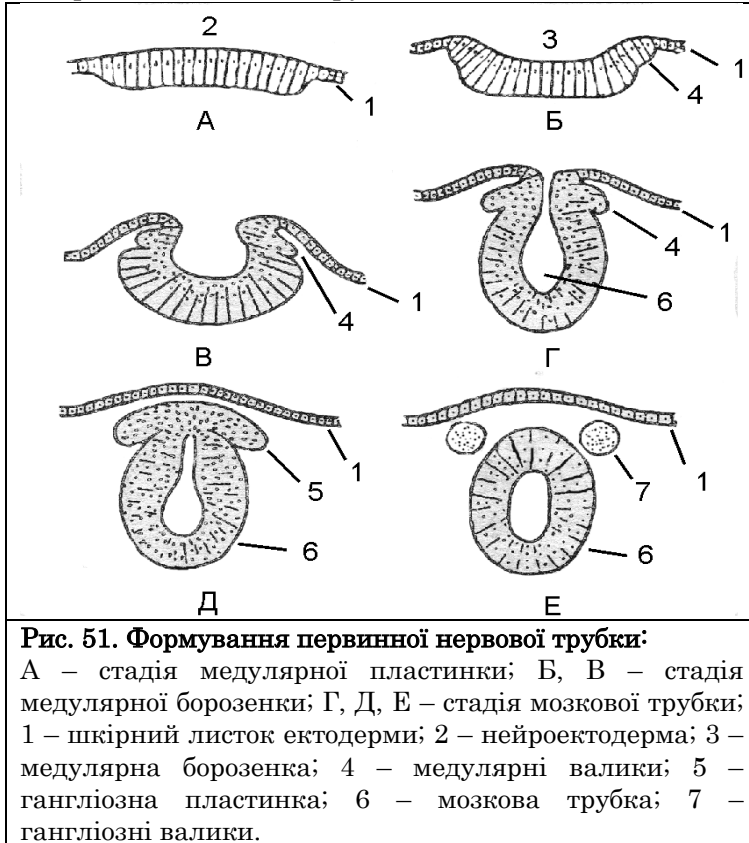


Рис. 51. Формування первинної нервової трубки:

А – стадія медулярної пластинки; Б, В – стадія медулярної борозенки; Г, Д, Е – стадія мозкової трубки; 1 – шкірний листок ектодерми; 2 – нейроектодерма; 3 – медулярна борозенка; 4 – медулярні валики; 5 – гангліозна пластинка; 6 – мозкова трубка; 7 – гангліозні валики.

Клітинний матеріал ектодерми, який знаходиться на дорсальній поверхні зародка, товщає, утворюючи медулярну пластинку. Ця пластинка обмежується з боків медулярними валиками. Дроблення клітин медулярної пластинки (медулобластів) і медулярних валиків

приводить до згинання пластинки в жолоб, а потім до змикання країв жолоба й утворення медулярної трубки. При з'єднанні медулярних валиків утворюється гангліозна пластина, яка потім ділиться на гангліозні валики (рис. 51).

Спочатку із клітин ектодермального зародкового листка утворюється мозкова, або медулярна, пластинка, краї якої в результаті нерівномірного розмноження її клітин зближуються, потім замикаються – утворюється медулярна трубка. Надалі із задньої її частини, що відстає в рості, утворюється спинний мозок, із передньої, що розвивається більш інтенсивно, – головний мозок. Канал медулярної трубки перетворюється в центральний канал спинного мозку й шлуночки головного мозку [1, 4].

Внаслідок розвитку передньої частини медулярної трубки утворюються мозкові пухирі: спочатку з'являються два пухирі, потім задній пухир ділиться ще на два. Три пухирі, що утворилися, дають початок передньому (prosencephalon), середньому (mesencephalon) і ромбоподібному (rhombencephalon) мозку. Згодом з переднього пухиря розвиваються два пухирі, що дають початок кінцевому мозку (telencephalon) і проміжному (diencephalon). А задній пухир (rhombencephalon) ділиться на два пухирі, з яких утворюється задній мозок (metencephalon) і довгастий, або додатковий, мозок (medulla oblongata, myelencephalon) (рис. 52).

Таким чином, у результаті розподілу медулярної трубки й утворення п'яти мозкових пухирів з наступним їхнім розвитком формуються

такі відділи нервової системи: передній мозок, що складається з кінцевого й проміжного мозку, і стовбур мозку, що включає в себе ромбоподібний і середній мозок.

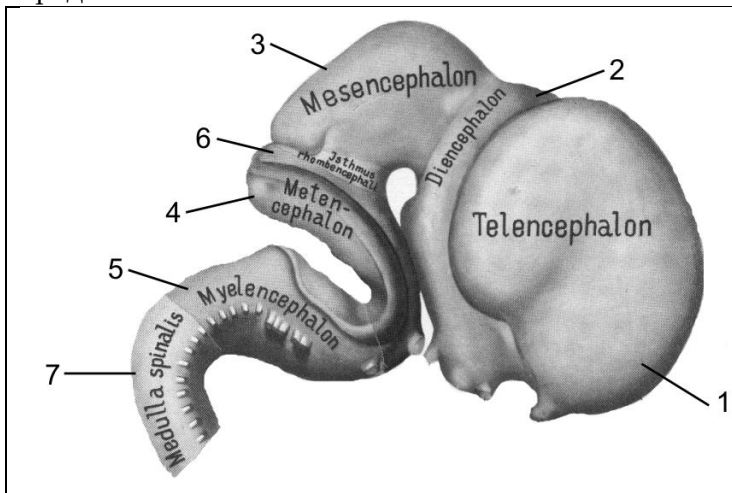


Рис. 52. Головний мозок ембріона:

1 – кінцевий мозок; 2 – проміжний мозок; 3 – середній мозок; 4 – задній мозок; 5 – довгастий мозок; 6 – перешийок ромбоподібного мозку; 7 – спинний мозок.

Кінцевий, або великий, мозок представлений двома півкулями (кора великого мозку, біла речовина, нюховий мозок, базальні ядра). До проміжного мозку відносять епіталамус, передній і задній таламус, метаталамус, гіпоталамус. Ромбоподібний мозок складається з довгастого мозку й заднього, який включає в себе міст і мозочок; середній мозок – із ніжок мозку, покринки й покрівлі середнього мозку. З недиференційованої частини медулярної трубки розвивається спинний мозок (*medulla spinalis*).

Порожнина кінцевого мозку утворює бічні шлуночки, проміжного мозку – третій шлуночок, середнього мозку – водопровід середнього мозку (сильвіїв водопровід), ромбоподібного мозку – четвертий шлуночок і спинного мозку – центральний канал.

Надалі йде швидкий розвиток кінцевого мозку, що починає ділитися поздовжньою щілиною великого мозку на дві півкулі. Потім на поверхні кожної з них з'являються борозни, які визначають майбутні частки й звивини. На 4-му місяці розвитку плода людини з'являється поперечна щілина великого мозку, на 6-му – центральна борозна й інші головні борозни, у наступні місяці – другорядні й після народження – найдрібніші борозни [1, 4].

У процесі розвитку нервової системи важливу роль відіграє мієлінізація нервових волокон. Сліди мієліну виявляються в нервових волокнах задніх і передніх корінців уже на 4-му місяці внутрішньоутробного життя плода. До кінця 4-го місяця мієлін виявляється в нервових волокнах, що становлять висхідні, або аферентні (чутливі), системи бічних канатиків, тоді як у волокнах спадних, або еферентних (рухових), систем мієлін виявляється на 6-му місяці. Приблизно в цей же час настає мієлінізація нервових волокон задніх канатиків. Мієлінізація нервових волокон кірково-спинномозкових (пірамідних) шляхів починається на останньому місяці внутрішньоутробного життя й триває протягом року після народження. Це свідчить про те, що процес мієлінізації нервових волокон

поширюється спочатку на філогенетично більш давні, а потім – на молодші структури. Від послідовності мієлінізації певних нервових структур залежить черговість формування їх функцій. Цим пояснюється пізніше дозрівання пірамідної системи й поступовий початок прояву її функції в перші два роки життя дитини. У цей час бурхливо розвиваються нервові елементи кори великого мозку, де відбувається не тільки мієлінізація нервових волокон, але й функціональна диференціація клітинних елементів і їхнє поступове дозрівання, що триває протягом першого десятиліття.

ПОСТНАТАЛЬНИЙ ПЕРІОД ОНТОГЕНЕЗУ НЕРОВОЇ СИСТЕМИ

Маса головного мозку немовляти відносно велика: 340–400 г (у хлопчиків на 15–20 г більше), що становить $\frac{1}{8}$ – $\frac{1}{9}$ маси тіла, тоді як у дорослої людини маса мозку становить $\frac{1}{40}$ маси її тіла. За масою головний мозок – найбільш розвинений орган, але це не характеризує його функціональних можливостей.

Збільшення маси мозку відбувається інтенсивно до 7-річного віку. Мозок досягає максимальної маси до 20–30-річного віку. Маса мозку від періоду народження до дорослого стану збільшується приблизно в 4 рази, тоді як маса тіла – в 20 разів [5].

У перші 1–2 роки життя головний мозок росте швидше за спинний, надалі спинний мозок росте швидше за головний.

ОНТОГЕНЕЗ СПИННОГО МОЗКУ

Морфологічний розвиток спинного мозку.

Спинний мозок розвивається з нервової трубки раніше, ніж інші відділи нервової системи. Коли в ембріона головний мозок перебуває в стадії мозкових пухирів, спинний мозок досягає вже значних розмірів. На ранніх стадіях розвитку плода спинний мозок заповнює всю порожнину хребетного каналу. Потім хребетний стовп обганяє в рості спинний мозок, і останній не заповнює весь канал. Таким чином, до моменту народження він закінчується на рівні 3 поперекового хребця.

Спинномозкові вузли на ранніх стадіях ембріонального розвитку розміщуються досить глибоко в каналі хребта. Потім, переміщаючись, вони виходять із хребетного каналу через міжхребцеві отвори. У зв'язку з невідповідністю довжини спинного мозку й хребта змінюється напрямок передніх і задніх корінців – з горизонтального в спадне [5, 7].

Клітинна структура спинного мозку в плода в 6–7 місяців має велику кількість нерозвинених клітин, різних за формою й розташуванням: ядро розташовується не в центрі клітини, а зміщене до периферії, внаслідок чого воно оточене цитоплазмою нерівномірно. У задніх рогах спинного мозку в усі періоди розвитку плода розміщуються нервові клітини, дрібніші й різноманітніші за формою, ніж у передніх рогах.

Фібрилярна структура в нервових клітинах передніх рогів виявляється пізніше, ніж в інших відділах.

До часу народження всі нервові й гліальні клітини спинного мозку ще дрібні, але добре розвинені й за структурою не відрізняються від клітин у дітей дошкільного віку. Збільшення розмірів нервових клітин спостерігається в дітей у шкільному віці.

Ще в ембріональному періоді розвитку змінюється форма спинного мозку – з'являються шийне й поперекове стовщення, формування яких у плода пов'язане з розвитком кінцівок. Шийне стовщення розвивається швидше поперекового, що пов'язує із більш раннім розвитком верхніх кінцівок. У немовляти ці стовщення добре виражені й найбільшого розвитку досягають протягом першого року життя.

На поперечному зрізі спинного мозку маленьких дітей відзначається перевага передніх рогів над задніми [5, 7].

До моменту народження найбільш розвиненим виявляється спинний мозок. Його маса в немовляти дорівнює 3–4 г (0,1% маси тіла), до 6 місяців вона подвоюється, в 11 місяців – збільшується в 3 рази. До 3 років стає в 4 рази більшою, ніж у немовляти, а до 6 років – у 5 разів. До 20 років маса мозку вже у 8 разів більша, ніж у немовляти, і стає такою, як у дорослого. У середньому вважають, що до періоду закінчення росту маса спинного мозку дорівнює 30 г (0,4% маси тіла дорослого).

Спинний мозок у немовляти відносно довший, ніж у дорослого. Його довжина дорівнює 14–16 см, що становить 30% довжини тіла. У дорослого довжина спинного мозку дорівнює 43–45 см і становить 25-26% довжини тіла.

Спинний мозок немовляти закінчується на рівні нижнього краю 2-го або 3-го поперекового хребця. До кінця першого року життя він займає таке ж положення, як і в дорослих, – перебуває на рівні 1–2-го поперекового хребця. При цьому ріст окремих сегментів спинного мозку йде нерівномірно, найсильніше він виражений у грудному відділі, слабкіше в крижовому й поперековому відділах.

Вважають, що найповільніше спинний мозок росте в товщину.

До 12 років його товщина подвоюється й надалі майже не змінюється. Діаметр каналу спинного мозку в немовлят відносно більший, ніж у дітей старшого віку й у дорослих.

Спинномозкової рідини в немовляти мало, і звичайно перебуває вона під невеликим тиском. Спинно-мозкова рідина має жовтуватий або жовтувато-зелений колір, що залежить від присутності барвника жовчі, адсорбованого колоїдами білка [5, 7].

Розвиток рефлекторної функції спинного мозку. Ріст спинного мозку в довжину й товщину, розвиток клітинних структур забезпечують формування його провідних шляхів і рефлекторної функції.

Становлення рефлекторної функції центральної нервової системи починається вже в

період внутрішньоутробного розвитку. Б. М. Клосовським було показано, що на розвиток рефлекторної функції впливають подразнення, яким піддається плід. Так, рух плода й скорочення серця в період його вільного плавання в навколоплідній рідині сприймаються рецепторами вестибулярного апарата й передаються до відповідних центрів, що сприяє мієлінізації волокон і розвитку відповідних структур центральної нервової системи.

Під час руху плода подразнюються рецептори м'язів, сухожиль і суглобів, що впливає на дозрівання провідних систем. Подразнення шкіри об стінки навколоплідних оболонок сприяє розвитку шкірних рецепторів і мієлінізації задніх корінців. Це приводить до того, що до часу народження дитини її спинний мозок виявляється найбільш розвиненим у морфологічному й функціональному сенсі.

Формування рефлекторних функцій перебуває в повній відповідності з морфологічним розвитком нервової системи. Показано, що спочатку дозрівають рефлекторні дуги спинномозкових рефлексів, внаслідок чого в плода перші рухові реакції пов'язані з діяльністю спинного мозку.

Дослідниками установлені певні стадії розвитку рефлекторної діяльності плода: стадія локальних відповідей окремих частин тіла, стадія узагальнених (генералізованих) відповідних реакцій, що переходить у стадію спеціалізованих рефлекторних актів.

Стадія окремих локальних рухів властива 2-3-місячному плоду, у якого виникають самостійно окремі обмежені рухи й прості рефлекторні реакції у відповідь на механічне й електричне подразнення поверхні тіла, наприклад: відкривання рота, рух рук та ін.

Стадія генералізованих відповідей з'являється в 3–4-місячного плода. Його рефлекторні реакції стають дифузійними, асиметричними, не координованими; наприклад, у відповідь на подразнення голова нахилиється й піднімається, повертається з боку в бік, руки згинаються, розгинаються, відводяться в боки.

Стадія спеціалізованих рефлекторних актів спостерігається в 4-5-місячного плода й старше. Поступово зникає дифузність відповідних реакцій і з'являється тенденція до їхнього обмеження в ділянці подразника. Розвиваються спеціалізовані відповідні реакції.

Добре вивчений розвиток багатьох безумовних рефлексів у плода й дитини перших років життя [5, 7].

Хватальний рефлекс. Формування структур, що беруть участь у його здійсненні, відбувається в плода в 9–11-тижневому віці: розвиваються рецептори шкіри, чутливі волокна руки, встановлюється зв'язок мотонейронів з м'язами. У шийних сегментах спинного мозку відбувається інтенсивне дозрівання рухових центрів. В 10-тижневого зародка хватальний рефлекс проявляється у вигляді ізольованого згинання пальців. До 11-го тижня ця реакція супроводжується згинанням зап'ястка й

передпліччя. В 13–15-тижневого плода при подразненні долоні виникає рухове згинання пальців, що розглядається як перший прояв хватального рефлексу. До 22-тижневого віку цей рефлекс проявляється у вигляді локального згинання руки, що подразнюється. Пізніше він стає складною рефлекторною реакцією, що супроводжується зміною стану м'язів іншої руки й тулуба. У цей період згинання пальців настільки сильне, що при спробі забрати предмет, який подразнює долоню, плід утримує його й рука витягається. У немовляти хватальний рефлекс добре розвинений. Внаслідок переваги тонусу м'язів-згиначів пальці немовляти стиснуті в кулачки. Якщо доторкатися пальцем до середніх фаланг стиснутих у кулачки пальців дитини, кулачки розкриваються й пальці розгинаються. Потім дитина схоплює подразнюючий палець, при цьому подразнюються долоні, внаслідок чого схоплювання підсилюється.

Рефлекс Бабинського. При штриховому подразненні підшви відбувається тильне згинання великого пальця ноги й підшовне згинання інших пальців. В 2-місячного плода при подразненні підшви спостерігають згинання й через 2–3 хвилини розгинання пальців, часто й всієї стопи. У новонароджених дітей цей рефлекс добре виражений протягом півроку, а потім зникає. Наявність рефлексу Бабинського в більш старшому віці й у дорослих вважають показником незрілості або порушення функцій пірамідних шляхів і смугастих тіл [5, 7].

Підошовний рефлекс формується після народження. У немовляти реакції на штрихове подразнення підошви непостійні й мінливі. Спочатку виникають різноманітні рухи у відповідь на подразнення підошви, потім з'являється тильне згинання стопи, а пізніше – підошовне згинання, що до 3 років залишається єдиною реакцією на подразнення підошви.

Сухожильні рефлекси – колінний, ахілів – завжди є в дітей першого року життя. Формування їх морфологічної основи відзначено в плодів 5–6 місячного віку, у яких виявлені рецептори м'язів і сухожиль [5, 7].

Колінний рефлекс у дітей раннього грудного віку супроводжується скороченням привідних м'язів іншої ноги, внаслідок чого нога повертається усередину. Цю реакцію називають перехресним рефлексом привідних м'язів. Вважають, що колінний рефлекс зникає після 7-місячного віку, тому що загальмовується вищерозміщеними центрами, які розвиваються. Потім він з'являється й зберігається в дорослих.

Ахілів рефлекс важко виявляється і, як правило, може бути викликаний на першому місяці життя в деяких грудних дітей, а після 7–8 місяців – у більшості обстежених дітей.

Про певну готовність центральної нервової системи немовляти до виконання рефлексорних рухових реакцій, що здійснюються за участю спинного мозку, говорить той факт, що в немовлят можна викликати рефлекс ходіння, плавального руху, повзання й ін. Так, у багатьох немовлят при дотику ногами до кришки стола спостерігаються

повністю координовані рефлекси ходіння, при яких положення однієї ноги залежить від іншої. Дитина в руках експериментатора просувається справжніми кроками вперед. Немовля нерідко робить перехресні кроки. У віці від 9–14 днів правильні крокуючі рухи спостерігаються в 35 дітей із 100.

Цей рефлекторний руховий ритм має місце в грудних дітей раннього віку й не пов'язаний із часом початку ходьби. Він зникає в більшості дітей в 4-5 місяців, а справжня ходьба починається в 9–10 місяців.

Підтримуючи дитину в горизонтальному положенні, її можна змусити «ходити» уверх і вниз по стіні й у горизонтальній площині. Немовля може робити «сходження» по сходах, «спускатися» з них (спуск здійснюється менш координовано). Здійснення «акту ходьби» у будь-якій площині свідчить про відсутність участі в цій реакції вестибулярного апарата. Всі ці рефлекси гальмуються з наступним дозріванням головного мозку.

Шкірно-сегментарні рефлекси проявляються в плода й добре виражені в новонароджених і грудних дітей. В 10-тижневого зародка найчутливішою зоною є долонна поверхня руки, при подразненні якої виникають різні прояви хватального рефлексу.

У новонароджених і грудних дітей у відповідь на болюче подразнення шкіри можна спостерігати шкірно-оборонні рефлекси, що точно відповідають місцю дії подразника. При подразненні шкіри обличчя виникає поворот

голови у бік подразника або її рух в обидва боки. Якщо подразнюється шкіра обличчя затискачем, то останній може бути схоплений рукою. При подразненні носа немовляти голкою його пальці через 2–4 секунди торкнуться руки експериментатора. Шкірно-сегментарні рефлекси можна викликати дією й температурних подразників.

Шкірні рефлекси почухування викликаються больовими, тактильними, температурними й іншими подразниками. Почухування нігтями й кінчиками пальців добре виражено тільки до півтора року життя дитини.

Відзначено, що в дітей тонкість розрізнення простору шкіри, яка подразнюється, краща, ніж у дорослих. Це пов'язується із ростом шкірної поверхні без відповідного збільшення числа нервових волокон [5, 7].

ОНТОГЕНЕЗ ДОВГАСТОГО МОЗКУ Й МОСТУ

Морфологічний розвиток довгастого мозку й мосту. Довгастий мозок до моменту народження цілком розвинений і дозрів у функціональному сенсі. Його маса разом з мостом у немовляти дорівнює 8 г, що становить 2% маси головного мозку (у дорослого ця величина близько 1,6%). Він займає більш горизонтальне, ніж у дорослих, положення й відрізняється ступенем мієлінізації ядер і шляхів, розмірами клітин і їхнім розташуванням.

У міру розвитку плода розміри нервових клітин довгастого мозку збільшуються, а розміри

ядер з ростом клітин відносно зменшуються. Кількість клітин на одиницю площі зменшується, і відбувається їхня диференціація. Нервові клітини немовляти мають довгі відростки, у їхній цитоплазмі міститься тигроїдна речовина. Пігментація клітин посилено проявляється з 3–4-річного віку й збільшується аж до періоду статевого дозрівання [6, 7].

Ядра довгастого мозку формуються рано. З їхнім розвитком пов'язане становлення в онтогенезі регуляторних механізмів дихання, серцево-судинної, травної систем та ін. Ядра блукаючого нерва виявляються з 2-го місяця внутрішньоутробного розвитку. До цього часу в немовляти добре виражена ретикулярна формація, структура її близька до будови дорослого.

До півтора року життя дитини збільшується кількість клітин центру блукаючого нерва й добре диференційовані клітини довгастого мозку. Значно збільшується довжина відростків нейронів. До 7 років життя ядра блукаючого нерва сформовані так само, як і в дорослого.

Міст у немовляти розміщується вище в порівнянні з його положенням у дорослого, а до 5 років міститься на тому ж рівні, як і в дорослого. Розвиток мосту пов'язаний з формуванням ніжок мозочка й установленням зв'язків мозочка з іншими відділами центральної нервової системи. Внутрішня будова мосту в дитини не має відмінних рис у порівнянні з будовою його в дорослої людини. Ядра розміщених у ньому нервів до періоду народження сформовані.

Функціональний розвиток довгастого мозку й мосту. З розвитком структур довгастого мозку й мосту пов'язане становлення регульованих ними функцій, особливо дихання, серцево-судинної системи, травної й ін.

Дихальні рухи в людського плода з'являються на 5-6-му місяці внутрішньоутробного розвитку й супроводжуються рухами м'язів кінцівок.

В 16–20-тижневих плодів мають місце одиничні спонтанні вдихи з підведенням грудної клітки й рук. У віці 21–22 тижнів з'являються невеликі періоди безперервних дихальних рухів, які чергуються із глибокими судомними вдихами. Поступовий час рівномірного регулярного дихання збільшується до 2–3 годин. У плода 28–33 тижнів дихання стає більш рівномірним, лише іноді змінюється одиничними, більш глибокими вдихами й паузами [6, 7].

Вивчення розвитку дихального центру показало, що до 16–17 тижнів формується центр вдиху довгастого мозку, що є структурною основою здійснення перших одиничних вдихів. До цього періоду дозрівають ядра ретикулярної формації довгастого мозку й шляхи від довгастого мозку до дихальних мотонейронів спинного. До 21–22 тижнів розвитку людського плода формуються структури центру видиху довгастого мозку, а потім дихального центру мосту, що забезпечує ритмічну зміну вдиху й видиху.

У плода й немовляти можна відзначити рефлекторні впливи на дихання. Під час сну в перші дні життя дитини можна спостерігати

зупинку дихання у відповідь на звукове подразнення. Зупинка змінюється декількома поверхневими дихальними рухами, і потім дихання відновлюється. У немовляти добре розвинені захисні дихальні рефлекси – чихання, кашель, рефлекс Кречмера, що виражається в зупинці дихання при різкому запаху.

Вплив автономної нервової системи на серце формується досить пізно, причому симпатична регуляція включається раніше, ніж парасимпатична. До моменту народження закінчується формування блукаючого і симпатичного нервів, а дозрівання серцево-судинних центрів триває після народження.

До моменту народження найбільш зрілими є харчові безумовні рефлекси: смоктальний, ковтальний та ін. Дотик до губ може викликати смоктальні рухи без збудження смакових рецепторів.

Початок прояву *смоктального рефлексу* відзначено в плоді у віці 16,5 тижня. При подразненні його губ спостерігається закривання й відкривання рота. До 21–22-го тижня розвитку плода смоктальний рефлекс повністю сформований і виникає при подразненні всієї поверхні обличчя й кисті рук [6, 7].

В основі формування смоктального рефлексу лежить розвиток структур довгастого мозку й мосту. Відзначено раннє дозрівання ядер і шляхів трійчастого, відвідного, лицевого й інших нервів, з якими пов'язано здійснення смоктальних рухів, поворот голови, пошук подразника й ін. Раніше інших закладається ядро лицевого нерва

(в 4-тижневого ембріона). У віці 14 тижнів у ньому ясно виділені окремі групи клітин, з'являються волокна, що зв'язують ядро лицевого нерва з ядром трійчастого. Волокна лицевого нерва вже підходять до м'язів ділянки рота. В 16 тижнів кількість волокон і зв'язків цих центрів збільшується, починається мієлінізація периферичних волокон лицевого нерва [6, 7].

З розвитком довгастого мозку й мосту зв'язані деякі пізньотонічні й вестибулярні рефлекси. Встановлено, що рефлекторні дуги цих рефлексів формуються задовго до народження. Так, в 7-тижневого зародка вже диференціюються клітини вестибулярного апарата, а на 12-му тижні до них підходять нервові волокна. На 20-му тижні розвитку плода мієлінізуються волокна, що несуть збудження від вестибулярних ядер до мотонейронів спинного мозку. У цей же час формуються зв'язки між клітинами вестибулярних ядер і клітинами ядер окорухового нерва.

Серед рефлексів положення тіла в немовляти добре виражений у перший місяць життя тонічний шийний рефлекс на кінцівці, який полягає в тому, що при повороті голови однойменна рука й нога протилежного боку згинаються, а на тому боці, у який повернена голова, кінцівки розгинаються. Цей рефлекс поступово зникає до кінця першого року життя.

ОНТОГЕНЕЗ МОЗОЧКА

Морфологічний розвиток мозочка. Мозочок розвивається з 4-го мозкового пухиря. В ембріональному періоді розвитку спочатку

формується черв'як, як найдавніша частина мозочка, а потім – його півкулі. У новонародженого черв'як мозочка виявляється більш розвиненим, ніж півкулі. На 4-5-му місяці внутрішньоутробного розвитку розростаються поверхневі відділи мозочка, утворюються борозни й звивини [7, 9].

Маса мозочка в немовляти становить 20,5–23 г, в 3 місяці вона подвоюється, а в 6-місячній дитини дорівнює 62–65 г.

Найбільш інтенсивно мозочок росте в перший рік життя, особливо з 5-го по 11-й місяць, коли дитина вчиться сидіти й ходити. В однорічній дитини маса мозочка збільшується в 4 рази й у середньому становить 84-95 г. Після цього настає період повільного росту мозочка, до 3 років розміри мозочка наближаються до його розмірів у дорослої людини. До 6 років його маса досягає нижньої межі маси мозочка дорослого. В 15-річній дитини маса мозочка – 149 г. Інтенсивний розвиток мозочка відбувається й у період статевого дозрівання.

Сіра й біла речовини мозочка розвиваються неоднаково. У дитини ріст сірої речовини здійснюється відносно повільніше, ніж білої. Так, у період від народження до 7 років кількість сірої речовини збільшується приблизно в 2 рази, а білої – майже в 5 разів. Мієлінізація волокон мозочка здійснюється приблизно до 6 місяців життя, останніми мієлінізуються волокна кори мозочка.

З ядер мозочка раніше інших формується зубчасте ядро. Починаючи від періоду внутрішньоутробного розвитку й до першого року життя дітей ядерні утворення виражені краще,

ніж нервові волокна. У дітей шкільного віку, так само, як і в дорослих, біла речовина переважає над ядерними утвореннями.

Клітинна будова кори мозочка в немовляти значно відрізняється від дорослого. Її клітини у всіх шарах відрізняються за формою, розмірми і кількістю відростків. У немовляти ще не повністю сформовані клітини Пуркінє, у них не розвинена тигроїдна речовина, ядро майже повністю займає клітину, ядрце має неправильну форму, дендрити клітин слабозвинуті. Формування цих клітин іде бурхливо після народження й закінчується до 3–5 тижнів життя. Клітини внутрішнього зернистого шару розвиваються раніше клітин Пуркінє. Клітинні шари кори мозочка в немовляти значно тонші, ніж у дорослого. До кінця 2-го року життя їхні розміри досягають нижньої межі величини в дорослого. Повне формування клітинних структур мозочка здійснюється до 7–8 років [7, 9].

У період новонародженості й перших днів життя руйнування клітин мозочка істотно не позначається на функціях, які ним регулюються. Завершення розвитку ніжок мозочка, встановлення їхніх зв'язків з іншими відділами центральної нервової системи здійснюється в період від 1 до 7 років життя дитини.

Становлення *рефлекторної функції* мозочка пов'язане з формуванням довгастого, середнього й проміжного мозку.

ОНТОГЕНЕЗ СЕРЕДНЬОГО МОЗКУ

Морфологічний розвиток середнього мозку.

Ріст і функціональний розвиток середнього мозку

пов'язані з розвитком інших відділів мозкового стовбура й формуванням його шляхів до мозочка й кори великих півкуль головного мозку [5, 7].

У немовляти маса середнього мозку становить 2,5 г. Його форма й будова майже не відрізняються від середнього мозку дорослого. Ядро окорухового нерва добре розвинене, його волокна мієлінізовані. Добре розвинене червоне ядро, його зв'язки з іншими відділами мозку формуються раніше, ніж пірамідна система. Великоклітинна частина червоного ядра, що забезпечує передачу імпульсів від мозочка до мотонейронів спинного мозку, розвивається раніше, ніж дрібноклітинна, через яку передається збудження від мозочка до підкіркових утворень мозку й до кори великих півкуль. Про це говорить той факт, що в немовляти пірамідні волокна мієлінізовані, а шляхи, що йдуть до кори, ще ні. Вони починають мієлінізуватися з 4-го місяця життя.

Пігментація червоного ядра починається з 2-річного віку й закінчується до 4 років.

У немовляти чорна субстанція являє собою добре виражене утворення, клітини якого диференційовані і їхні відростки мієлінізовані. Мієлінізовані й волокна, що зв'язують чорну субстанцію із червоним ядром. Але значна частина клітин чорної субстанції не має характерного пігменту (меланіну), який з'являється з 6 місяців життя й максимального розвитку досягає до 16 років. Розвиток пігментації перебуває в прямому зв'язку з удосконаленням функцій чорної субстанції.

Функціональний розвиток середнього мозку.

Ряд рефлексів, що здійснюються за участю середнього мозку, формується в період внутрішньоутробного розвитку. Уже на ранніх етапах ембріонального розвитку відзначені тонічні й лабіринтові рефлекси, оборонні й інші рухові реакції у відповідь на різні подразнення.

За 2–3 місяці до народження в плода спостерігаються рухові реакції у відповідь на звукові, температурні, вібраційні й інші подразнення. На різкі звукові подразнення плід відповідає виникненням рухової активності. Але повторення того самого звуку приведе до зменшення й припинення відповідної рухової реакції [5, 7].

У перші дні життя дитини з'являється *рефлекс Моро*, який виражається в тому, що у відповідь на голосний раптовий звук у дитини розгинаються руки в боки під прямим кутом до тулуба, розгинаються пальці й тулуб. Цей рефлекс зникає на 4-му місяці життя дитини. Він зберігається в розумово відсталих дітей, і його вважають пов'язаним з незрілістю мозку.

Рефлекс Моро змінюється на протилежну реакцію. Вона характеризується тим, що при такому ж різкому подразненні в дитини виникає загальна рухова реакція з перевагою згинальних рухів. Вона нерідко супроводжується рухом голови й очей, зміною дихання або затримкою смоктального рефлексу. Ця реакція названа реакцією переляку або здригання й розглядається як перший прояв орієнтовного рефлексу. При повторних подразненнях цей

рефлекс зникає. З віком відповідь на подразнення стає менш узагальненою, з 2-го тижня життя з'являється зосередження на звуці, а на 3-му місяці виникає типова орієнтовна реакція, що виражається в повороті голови у бік подразника. Початкові стадії цієї реакції пов'язані з раннім формуванням рецепторів внутрішнього вуха, провідних шляхів і чотиригорбикової пластинки, її вдосконалення – з розвитком колінчастих тіл і коркового відділу слухового аналізатора.

До часу народження в плода добре розвинені структури, що лежать в основі рефлексів, які виникають у відповідь на зорові подразнення. Первісною формою відповідних реакцій є захисні рефлекси. У новонароджених дітей дотик до вій, повік, кон'юнктиви, рогівки або подув викликає негайно ж змикання повік. Зона цього рефлексу в немовляти ширша – у нього закриваються очі й при дотику до кінчика носа і чола [5, 7].

При освітленні сплячої дитини повіки її змикаються сильніше. Рефлекторне миготіння (відповідь на швидке наближення предмета до очей) з'являється до 1,5-2 місяців життя.

У немовляти добре розвинений *зіничний рефлекс*. Зіничні рефлекси є навіть у недоношених дітей. Розширення зіниць на звукові й шкірні подразники з'являється пізніше – з 10-го тижня життя дитини. В 7–9-місячному віці ця реакція на шкірні подразники спостерігається в 64% обстежених дітей. Зіничний рефлекс на шкірні подразники відзначений в 20% 2-місячних дітей, а в 6-місячних – в 87% випадків. Деякі дослідники

при сильному подразненні шкіри спостерігали цю реакцію у всіх обстежених немовлят.

Протягом першого півріччя життя в більшості дітей проявляється тонічний рефлекс із очей на м'язи шиї. Він виражається в тому, що у вертикальному положенні тіла дитини (не підтримуючи голову) при освітленні очей голова швидким рухом відкидається назад, тіло при цьому впадає в опистотонус (стан, при якому тіло вигинається назад внаслідок підвищення тонусу м'язів-разгиначів). Реакція зберігається доти, доки очі освітлені. Цей рефлекс особливо добре виражений у новонароджених дітей.

Лабіринтовий, або *настановний рефлекс*, внаслідок якого правильне положення в просторі займає спочатку голова, а потім все тіло, у немовлят відсутній. Цей рефлекс пов'язаний з формуванням вестибулярного апарата і червоних ядер. У новонароджених він виявляється в одиничних випадках при похилому положенні тіла вниз головою. Цей рефлекс добре виражений з 2–5 місяців життя дитини [6, 7].

Лабіринтові рефлекси, що виникають при повертанні (відхиленні голови й очних яблук у бік, протилежний повертанню), за даними більшості дослідників, мають місце відразу після народження, вони добре виражені з 7-го дня життя дитини. З перших днів життя спостерігається й ліфтна реакція, яка у дитини виражається в підніманні рук вгору при швидкому опусканні тіла (рух «падіння»).

Рефлекси положення тіла в просторі, які залежать від правильного розподілу тонусу м'язів і

суглобів, статичні, настановні й випрямні рефлекси, формуються після народження, хоча рецептори, при подразненні яких вони виникають, в основному сформовані (зорові, шкірні, пропріорецептори м'язів і суглобів; рецептори внутрішнього вуха та ін.).

Їх формування пов'язане з подальшим розвитком головного мозку й кори великих півкуль. При цьому відбувається зміна найпростіших рефлекторних актів на більш складні. Так, уроджені попередні локомоторні акти зникають в 4–5 місяців життя дитини. Першим зникає рефлекс із очей на шию (в 3 місяці), потім вестибулярна реакція на кінцівки (в 4–5 місяців). Скорочення привідних м'язів протилежної ноги, що супроводжує колінний рефлекс, вгасає до 7 місяців, перехресний згинальний рефлекс ніг – в 7–12 місяців, а ручний і ножний хватальний рефлекс переходить у довільне хапання до кінця першого року життя. До цього часу майже повністю зникає рефлекс Бабинського.

Протягом першого року життя дитина вчиться перевертатися на живіт, повзати на животі й рачки, сидіти, вставати й під кінець року ходити.

Протягом першого року життя великі півкулі роблять все більший вплив на діяльність інших відділів центральної нервової системи. У зв'язку із цим з 4–5 місяців проявляються довільні рухи, які керуються корковими центрами й здійснюються через пірамідні шляхи. Рухи в цей час мало загальмовані й проявляються сильніше, ніж у наступний період. Гальмування, яке

з'являється, пов'язують із розвитком смугастих тіл і кори великих півкуль.

ОНТОГЕНЕЗ ПРОМІЖНОГО МОЗКУ І БАЗАЛЬНИХ ЯДЕР

Морфологічний розвиток проміжного мозку. Окремі формації проміжного мозку мають свої темпи розвитку [6, 7].

Закладання зорового горба здійснюється до 2 місяців внутрішньоутробного розвитку. На 3-му місяці розмежовуються таламус і гіпоталамус. На 4–5-му місяці між ядрами таламуса проявляються світлі прошарки нервових волокон, що розвиваються. У цей час клітини ще слабо диференційовані. В 6 місяців стають добре видимими клітини ретикулярної формації зорового горба (таламуса). Інші ядра зорового горба починають формуватися з 6 місяців внутрішньоутробного життя, до 9 місяців вони добре виражені. З віком відбувається їх подальша диференціація. Посилений ріст зорового горба здійснюється в 4-річному віці, а розмірів дорослого він досягає до 13 років життя.

В ембріональному періоді розвитку закладається підгорбова ділянка, але в перші місяці внутрішньоутробного розвитку ядра гіпоталамуса не диференційовані. Тільки на 4–5-му місяці відбувається нагромадження клітинних елементів майбутніх ядер, на 8-му місяці вони добре виражені.

Ядра гіпоталамуса дозрівають у різний час, в основному до 2–3 років. До моменту народження структури сірого горба ще повністю не

диференційовані, що призводить до недосконалості терморегуляції в немовлят і дітей першого року життя. Диференціація клітинних елементів сірого горба закінчується найпізніше – до 13–17 років.

У процесі росту й розвитку проміжного мозку зменшується кількість клітин на одиницю площі й збільшується розмір окремих клітин і число провідних шляхів.

Відзначають більш швидкі темпи формування гіпоталамуса в порівнянні з корою великих півкуль. Строки й темпи розвитку гіпоталамуса близькі до строків і темпів розвитку ретикулярної формації.

Функціональний розвиток проміжного мозку. Про готовність ядер проміжного мозку до діяльності свідчить наявність рефлексорних реакцій у немовляти на тактильні, смакові, нюхові, температурні й больові подразнення [5, 7].

Сприйняття нюхових подразнень пов'язане з дозріванням нюхового й трійчастого нервів і відповідних ядер підгорбової ділянки. Рефлекси на нюхові й смакові подразнення в перші години після народження мають місце навіть у недоношених дітей. Немовлята розрізняють приємні й неприємні запахи, досить тонко визначають смакові подразнення.

Дія солодких смакових речовин на рецептори порожнини рота викликає в немовлят лизальні й смоктальні рухи, а дія гірких, кислих і солоних речовин – сильну слинотечу, зморщування обличчя, блювотні рухи.

Ці реакції є вродженими рефlekсами, тому що мають місце до першої годівлі немовляти.

Причому кисле сприймається з меншим невдоволенням, ніж солоне, а гірке – як найнеприємніше. Розрізнення смакових речовин здійснюється краще при частковому насиченні, ніж натще або при повному насиченні.

Регуляція температури тіла в немовлят і дітей першого року життя недосконала внаслідок недостатнього розвитку структур проміжного мозку (гіпоталамуса).

Розвиток базальних ядер. Базальні ядра розвиваються інтенсивніше, ніж зорові бугри. Бліде ядро (палідум) мієлінізується раніше смугастого тіла (стріатум) і кори великих півкуль. Встановлено, що мієлінізація в блідому ядрі майже повністю закінчується до 8 місяців розвитку плода. У структурах смугастого тіла мієлінізація починається в плода, а закінчується тільки до 11 місяців життя. Хвостате тіло протягом перших 2 років життя збільшується в 2 рази, що пов'язують із розвитком у дитини автоматичних рухових актів [7, 9].

Рухова активність немовляти значною мірою пов'язана із блідим ядром, імпульси від якого викликають некоординовані рухи голови, тулуба й кінцівок.

У немовляти палідум уже має множинні зв'язки із зоровим бугром, гіпоталамусом й чорною субстанцією. Зв'язок палідуму зі стріатумом розвивається пізніше, частина стріапалідарних волокон виявляється мієлінізованою на першому місяці життя, а інша частина – лише до 5 місяців і пізніше.

Вважають, що такі акти, як плач, у моторному сенсі здійснюються за рахунок одного палідуму. З розвитком смугастого тіла пов'язана поява мімічних рухів, а потім уміння сидіти й стояти. Так як стріатум впливає на палідум, то створюється поступовий поділ рухів. Для того, щоб сидіти, дитина повинна уміти вертикально тримати голову й спину. Це з'являється в неї з 2 місяців, а піднімати голову лежачи на спині дитина починає з 2–3 місяців. Сидіти вона починає з 6–8 місяців [5, 7].

У перші місяці життя в дитини є негативна реакція опори; при спробі поставити її на ніжки вона піднімає їх і підтягує до живота. Потім ця реакція стає позитивною: при дотику до опори ніжки розгинаються. В 9 місяців дитина може стояти за допомогою підтримки, в 10 місяців вона стоїть вільно, з 4–5-місячного віку досить швидко розвиваються різні довільні рухи, але вони ще тривалий час супроводжуються різноманітними додатковими рухами.

Появу довільних (таких, як схоплювання) і виразних рухів (посмішка, сміх) пов'язують із розвитком стріарної системи й рухових центрів кори великих півкуль. Голосно сміятися дитина починає з 8 місяців.

У міру росту й розвитку всіх відділів головного мозку й кори великих півкуль рухи дитини стають менш узагальненими й більш координованими. Тільки до кінця дошкільного періоду встановлюється певна рівновага кіркових і підкіркових рухових механізмів.

ОНТОГЕНЕЗ КОРИ ВЕЛИКИХ ПІВКУЛЬ ГОЛОВНОГО МОЗКУ

До моменту народження кінцевий мозок є найменш розвиненим відділом головного мозку. Внаслідок цього всі життєві процеси в маленьких дітей регулюються головним чином підкірковими центрами [7, 8].

Морфологічний розвиток кори великих півкуль. До 4-го місяця розвитку плода поверхня великих півкуль гладка й на ній відзначається лише вдавлення майбутньої бічної борозни, яка остаточно формується тільки до часу народження. Зовнішній кірковий шар росте швидше внутрішнього, що приводить до утворення складок і борозен. До 5 місяців внутрішньоутробного розвитку утворюються основні борозни: спочатку з'являється бічна борозна, після неї формується центральна, а потім мозолиста, тім'яно-потилична й шпорна. За даними деяких досліджень, потилична й шпорна борозни розрізняються вже в 3-місячного плода. Вторинні борозни з'являються після 6 місяців. До моменту народження первинні й вторинні борозни добре виражені, і кора великих півкуль має такий же тип будови, як і в дорослого. Але розвиток форми й величини борозен і звивин, формування дрібних нових (третинних) борозен і звивин триває й після народження. До 5-тижневого віку малюнок кори можна вважати завершеним, але повного розвитку борозни досягають до 6 місяців.

У дітей з віком міняється співвідношення між поверхнею мозку і його масою (маса мозку росте швидше, ніж поверхня), між схованою (що

перебуває усередині борозен і звивин) і вільною (що перебуває зверху) поверхнею кори великих півкуль. Поверхня її в дорослої людини становить 2200–2600 см², з них 1/3 вільної й 2/3 схованої. У немовляти вільна поверхня лобової частки відносно невелика, вона збільшується з віком. Навпаки, поверхня скроневої й потиличної часток порівняно велика, з віком вона відносно зменшується (розвиток іде за рахунок збільшення схованої поверхні).

До моменту народження кора великих півкуль має таку ж кількість нервових клітин (14–46 млрд.), як і в дорослого. Але нервові клітини немовляти незрілі за будовою, мають просту веретеноподібну форму й дуже невелику кількість відростків.

Сіра речовина кори великих півкуль погано диференційована від білої. Кора великих півкуль відносно значно тонша, ніж у дорослого; кіркові шари слабко диференційовані, а кіркові центри недостатньо сформовані [7, 8].

Після народження кора великих півкуль розвивається швидко. Співвідношення сірої й білої речовин до 4 місяців наближається до співвідношення дорослого.

Після народження йде подальша мієлінізація нервових волокон у різних відділах головного мозку, але в лобових і скроневи частках цей процес перебуває в початковій стадії. До 9 місяців мієлінізація в більшості волокон кори великих півкуль досягає гарного розвитку, за винятком коротких асоціативних волокон у лобовій

частці. Стають більш виразними перші три шари кори.

До року загальна структура мозку наближається до зрілого стану.

Мієлінізація волокон, розміщення шарів кори, диференціювання нервових клітин в основному завершується до 3 років.

У молодшому шкільному віці та у період статевого дозрівання триваючий розвиток головного мозку характеризується збільшенням кількості асоціативних волокон і утворенням нових нервових зв'язків. У цей період маса мозку збільшується незначно [7, 8].

У розвитку кори великих півкуль зберігається загальний принцип: спочатку формуються філогенетично більш старі структури, а потім більш молоді. На 5-му місяцевому місяці, раніше за інші, з'являються ядра, які регулюють рухову активність (4-е й 6-е поле передцентральної ділянки), але надалі 4-е поле розвивається трохи раніше, ніж 6-е. На 6-му місяцевому місяці з'являється ядро шкірного аналізатора – 1, 2 і 3-е поля зацентральної ділянки. Зоровий аналізатор (17, 18 і 19-е поля потиличної ділянки) виділяється в 6 місяцевих місяців, причому 17-е поле дозріває раніше 18-го й 19-го. Пізніше інших розвиваються філогенетично нові ділянки: лобова (на 7-му місяцевому місяці), нижньотім'яна (у цей же час), потім скронево-тім'яна йтім'яно-потилична.

Філогенетично більш молоді відділи кори великих півкуль у немовлят розвинені слабкіше й з віком відносно збільшуються, а більш старі, навпаки, з віком відносно зменшуються.

Функціональні особливості розвитку кори великих півкуль. У немовляти великі півкулі головного мозку не мають регулюючого впливу на відділи центральної нервової системи, які лежать нижче.

Кора великих півкуль і пірамідні шляхи не регулюють рухів, тому в новонароджених вони носять узагальнений характер і не мають цілеспрямованості, за винятком рухів, пов'язаних із прийомом їжі.

Підвищення м'язового тонусу в перші дні після народження пов'язують із недостатньою зрілістю кори великих півкуль. Вважають, що на ранніх етапах періоду новонародженості функції дитини регулюються в основному проміжним мозком. Рефлекторні дуги безумовних рефлексів проходять через зорові бугри й палідум.

У новонароджених тварин подразнення моторної зони кори у віці до 10 днів не викликає відповідної рухової реакції, а екстирпація (видалення) окремих ділянок рухової зони не приводить надалі до порушення рухів, тоді як у дорослого така операція призводить до паралічу.

Поведінка немовляти в навколишньому середовищі регулюється шкірними, смаковими, статичними й статокінетичними безумовними рефlekсами [7, 8].

У новонароджених дітей відзначається підвищена збудливість і легка стомлюваність кори великих півкуль головного мозку. При дії безумовних подразників спостерігається широка генералізація нервових процесів. З 2-го місяця життя збудливість стає такою ж, як і в дорослого.

До 20-го дня життя дитини зростають сила й концентрація нервових процесів при здійсненні безумовних харчових рефлексів. Це пов'язано зі звуженням рефлексогенних зон, зменшенням латентного періоду рефлексів і розвитком гальмування. При розвитку безумовних оборонних реакцій генералізація зменщується.

Електрична активність мозку реєструється вже в 5-місячного плода, але вона відрізняється відсутністю регулярного ритму. Ця особливість має місце й в 6-місячного плода. У його ЕЕГ переважають коливання із частотою 5 за секунду, які поєднуються з більш повільними – 1–3 за секунду. Ця активність носить переривчастий характер, інтервали мають різну, часто більшу тривалість. В 6-місячного плода не відзначається відмінностей в електричній активності різних відділів кори великих півкуль – вона носить однотипний характер [7, 8].

Електрична активність мозку, яка реєструється в 8-місячного плода, постійна. Його ЕЕГ подібна до характеру електричної активності немовляти й характеризується нерегулярними коливаннями різної (переважно невеликої) амплітуди. Спостерігаються розходження в ЕЕГ під час сну й неспанья; під час сну амплітуда хвиль значно збільшується. Зміни ЕЕГ під час сну пов'язують із діяльністю неспецифічних ядер таламуса.

Одним із показників функціональної готовності кори великих півкуль є її реакції на зовнішні впливи. Ряд дослідників вважає, що кора великих півкуль до 3 місяців життя дитини не бере

участі у реакціях на зовнішні подразнення. У немовлят встановлена наявність реакції залучення кори великих півкуль у відповідь на звукові, світлові й тактильні подразнення. Реакція залучення в немовляти інша, ніж у дорослої людини: якщо в дорослого у відповідь на зовнішній стимул виникає десинхронізація й частішання ритму, то в немовлят – зменшення частоти і амплітуди всіх хвиль.

Функціональний розвиток кори великих півкуль пов'язаний з віковими особливостями формування умовних зв'язків [7, 8].

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО КОНТРОЛЮ

1. Дайте визначення поняття онтогенезу. 2. Характеристика пренатального періоду онтогенезу нервової системи. 3. Особливості мієлінізації нервових волокон в онтогенезі. 4. Характеристика постнатального періоду онтогенезу нервової системи. 5. Морфологічний розвиток спинного мозку. 6. Особливості розвитку рефлекторної функції спинного мозку. 7. Особливості розвитку хватального рефлексу в дітей. 8. Особливості розвитку рефлексу Бабинського. 9. Формування сухожильних рефлексів у дітей. 10. Морфологічний розвиток довгастого мозку. 11. Функціональний розвиток довгастого мозку. 12. Особливості формування смоктального рефлексу. 13. Особливості розвитку дихального центру. 14. Морфологічний розвиток мосту. 15. Функціональний розвиток мосту. 16. Морфологічний розвиток мозочка. 17. Як формується кора мозочка. 18.

Функціональний розвиток мозочка. 19. Морфологічний розвиток середнього мозку. 20. Функціональний розвиток середнього мозку. 21. Дайте характеристику рефлексу Моро. 22. Особливості розвитку лабіринтових рефлексів. 23. Морфологічний розвиток проміжного мозку. 24. Функціональний розвиток проміжного мозку. 25. Онтогенез базальних ядер. 26. Онтогенез кори великих півкуль. 27. Особливості процесу мієлінізації нервових волокон кори. 28. Функціональний розвиток кори великих півкуль. 29. Особливості електричної активності мозку в плода.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Богданов О. В.* Функціональний ембриогенез мозга / Богданов О. В. – Л. : Медицина, 1978. – 183 с.
2. *Валькер Ф. И.* Морфологические особенности развивающегося организма / Валькер Ф. И. – Л. : Медгиз, 1959. – 206 с.
3. *Волохов А. А.* Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения / Волохов А. А. – М. : АН СССР, 1951. – 312 с.
4. *Воронова Н. В.* Анатомия центральной нервной системы: Учебное пособие для студентов вузов / Воронова Н. В., Климова Н. М., Менджерицкий А. М. – М. : Аспект Пресс, 2006. – 128 с.

5. *Гальперин С. И.* Физиология человека и животных: Учебное пособие / Гальперин С. И. – М. : Высш.школа, 1977. – 653 с.
6. *Ермолов Ю. А.* Возрастная физиология: уч-к для пед. ин-тов / Ермолов Ю. А. – М. : Высш.шк., 1985. – 384 с.
7. *Леонтьева Н. Н.* Анатомия и физиология детского организма / Леонтьева Н. Н., Маринова К. В., Каплун Э. Г. – М. : Просвещение, 1975. – 302 с.
8. *Максимова Е. В.* Онтогенез коры больших полушарий / Максимова Е. В. – М. : Наука, 1990. – 183 с.
9. *Хришкова А. Г.* Возрастная физиология и школьная гигиена: Учебное пособие для вузов / Хришкова А. Г. – М. : Просвещение, 1990. – 318 с.

РОЗДІЛ 3.**• ЕВОЛЮЦІЯ
• НЕРВОВОЇ
СИСТЕМИ**

Зміст еволюційного вчення полягає в тому, що види, які існують на даному тимчасовому відрізку, походять від тих, що існували раніше, причому цей філогенез іде від простих форм життя до більш складних і спеціалізованих. Еволюцію як історичний процес, що триває мільйони років, неможливо як ціле ні простежити, ні відтворити експериментально. Тому її реальність доводиться, а хід реконструюється на підставі наявних даних і свідчень [7].

Залежно від планів будови тварин розрізняють різні типи ЦНС, серед яких найвищого розвитку досягають, з одного боку, черв'ячий нервовий ланцюжок кільчастих черв'яків і членистоногих, а з іншого боку – трубчаста нервова система хордових. В анатомічній будові цих систем спостерігаються принципові розходження. У безхребетних перикаріоні розташовані в зовнішній частині ганглія й не беруть участі в передачі збудження, яке протікає в центральному нейропілі, де містяться

розгалуження дендритів. *Нейропіль* – це давня форма будови нервової системи, у якій нейрофібрили з відростка одного нейрона переходять у відросток іншого нейрона. Його фізіологічна особливість полягає в тому, що він проводить збудження у всіх напрямках. Нейропіль трапляється й у нервовій системі хребетних. Наприклад, нервові сплетення кишечнику побудовані за типом синцитію, також будову, подібну нейропілю, має ретикулярна формація.

У вищих безхребетних є змішаний тип будови нервової системи – нейронно-нейропільний. У хребетних переважає нейронний тип будови – це вищий етап розвитку нервової системи. У хребетних тіла нейронів об'єднані в сіру речовину, яка оточена мієлінізованими волокнами їхніх відростків – білою речовиною [10].

ЗАГАЛЬНИЙ ФІЛОГЕНЕЗ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

У процесі філогенезу розвиток нервової системи проходить ряд основних етапів [2]:

1-й етап – *сіткоподібна* нервова система (рис. 53).

На цьому етапі (кишквопорожнинні) нервова система, наприклад гідри, складається з нервових клітин, численні відростки яких з'єднуються один з одним у різних напрямках, утворюючи сітку, що дифузно пронизує все тіло тварини. При подразненні будь-якої ділянки тіла збудження розливається по всій нервовій сітці, і тварина реагує рухом усього тіла. Відбиттям цього

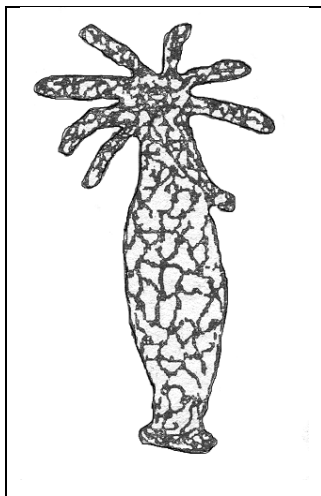


Рис. 53. Сіткоподібна нервова система.

етапу в людини є сіткоподібна будова інтрамуральної нервової системи.

2-й етап – *вузлова* нервова система (рис. 54). На цьому етапі (вищі черв'яки) нервові клітини зближаються в окремі скупчення або групи, причому зі скупчень клітинних тіл виходять нервові вузли – центри, а зі скупчень відростків – нервові стовбури – нерви. При цьому в кожній клітині

число відростків зменшується, і вони одержують певний напрямок. Відповідно до сегментарної будови тіла тварини, наприклад у кільчастого черв'яка, у кожному сегменті є сегментарні нервові вузли й нервові стовбури.

Останні з'єднують вузли у двох напрямках: поперечні стовбури зв'язують вузли даного сегмента, а поздовжні – вузли різних сегментів. Завдяки цьому нервові імпульси, що виникають у якій-небудь точці тіла, не розливаються по всьому тілу, а поширюються по поперечних стовбурах даного сегмента. Поздовжні стовбури зв'язують нервові сегменти в одне ціле.

На головному кінці тварини, який при русі вперед стикається з різними предметами навколишнього середовища, розвиваються органи

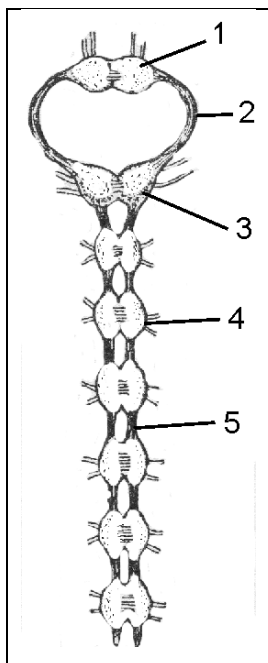


Рис. 54. Вузлова нервова система:

1 – надглотковий ганглії; 2 – навкологлоткова конектива; 3 – підглотковий ганглії; 4 – черевний ганглії; 5 – черевна конектива.

чуття, у зв'язку із чим головні вузли розвиваються сильніше від інших, будучи прообразом майбутнього головного мозку. Відбиттям цього етапу є збереження в людини примітивних рис (розкиданість на периферії вузлів і мікрогангліїв) у будові автономної нервової системи.

3-й етап – *трубчаста* нервова система.

На думку відомого невролога Е. К. Серпа, на первісному щаблі розвитку тварин особливо велику роль відігравав апарат руху, від досконалості якого залежить основна умова існування тварини – годівля [7].

У нижчих багатоклітинних розвився перистальтичний спосіб пересування, що пов'язано із гладкою мускулатурою і її місцевим нервовим апаратом. На більш високому щаблі перистальтичний спосіб змінюється скелетною

моторикою, тобто пересуванням за допомогою твердих важелів – поверх м'язів (членистоногі) і усередині м'язів (хребетні). Наслідком цього стало утворення поперечносмугастої мускулатури й

центральної нервової системи (ЦНС), що координує переміщення окремих важелів моторного скелета.

Така ЦНС у хордових (ланцетник) виникла у вигляді метамерно побудованої нервової трубки із сегментарними нервами, які відходять від неї до всіх сегментів тіла, включаючи й апарат руху – *тулубовий мозок*. У хребетних і людини тулубовий мозок стає спинним. Таким чином, поява тулубового мозку пов'язана з удосконаленням у першу чергу моторного озброєння тварини. Поряд із цим уже в ланцетника є рецептори (нюховий, світловий). Подальший розвиток нервової системи й виникнення головного мозку обумовлені переважно вдосконаленням рецепторного озброєння. Оскільки більшість органів чуття виникає на тому кінці тіла тварини, який звернений у бік руху, то для сприйняття зовнішніх подразнень, які надходять через них, розвивається передній кінець тулубового мозку й утворюється головний мозок, що збігається з відокремленням переднього кінця тіла у вигляді голови – *цефалізація* [3, 5].

На першому етапі розвитку головний мозок складається із трьох відділів: заднього, середнього і переднього, причому із цих відділів у першу чергу (у нижчих риб) розвивається задній, або ромбоподібний, мозок. Розвиток заднього мозку відбувається під впливом рецепторів акустики й статички, що мають провідне значення для орієнтації у водному середовищі.

У подальшій еволюції задній мозок диференціюється на довгастих мозок, що є

перехідним відділом від спинного мозку до головного, і власне задній мозок, з якого розвиваються мозочок і міст.

У процесі пристосування організму до навколишнього середовища шляхом зміни обміну речовин у задньому мозку як найбільш розвиненому на даному етапі відділу ЦНС, виникають центри керування життєво важливими процесами, пов'язаними, зокрема, із зябровим апаратом (дихання, кровообіг і т.д.). Ці життєво важливі центри залишаються в довгастому мозку людини, чим пояснюється смертельний результат при його ушкодженні. На наступному етапі, ще в риб, під впливом зорового рецептора особливо розвивається середній мозок. У зв'язку з остаточним переходом тварин з водного середовища в повітряне посилено розвивається нюховий рецептор, що сприймає хімічні речовини, які містяться в повітрі і сигналізують своїм запахом про здобич, небезпеку й інші життєво важливі явища довкілля. Під впливом нюхового рецептора розвивається передній мозок, що спочатку має характер чисто нюхового. Надалі передній мозок розростається й диференціюється на проміжний і кінцевий.

У кінцевому мозку як вищому відділі ЦНС з'являються центри всіх видів чутливості. Однак нижчерозташовані центри не зникають, а зберігаються, підкоряючись центрам, які містяться вище. Отже, з кожним поверхом еволюції виникають нові центри, що підкоряють собі старі. Відбувається начебто пересування функціональних центрів до головного кінця й

одночасне підпорядкування філогенетично старих зачатків новим. У результаті центри слуху, які вперше виникли в задньому мозку, є також у середньому й передньому, центри зору, що виникли в середньому мозку, є й у передньому, а центри нюху – тільки в передньому.

Під впливом нюхового рецептора розвивається невелика частина переднього мозку, яка називається нюховим мозком, котрий покритий корою сірої речовини – давньою корою.

Удосконалення рецепторів приводить до прогресивного розвитку переднього мозку, який поступово стає органом, що управляє всією поведінкою тварини. Розрізняють дві форми поведінки тварини: інстинктивну, засновану на видових реакціях (безумовні рефлекси), та індивідуальну, засновану на досвіді індивіда (умовні рефлекси). Відповідно до цих двох форм поведінки в кінцевому мозку розвиваються дві групи центрів сірої речовини: підкіркові вузли, що мають будову ядер (ядерні центри), і кора сірої речовини, що має будову суцільного екрана. При цьому спочатку розвивається «підкірка», а потім кора. Кора виникла при переході тварин від водного до наземного способу життя й виявляється чітко в амфібій і рептилій. Подальша еволюція нервової системи характеризується тим, що кора головного мозку все більше й більше підкоряє собі функції нижчих центрів, відбувається поступова кортиколізація функцій [3, 5, 7].

Необхідною формацією для здійснення вищої нервової діяльності є нова кора, яка міститься на поверхні півкуль і яка набуває в

процесі філогенезу шестишарову будову. Завдяки посиленому розвитку нової кори кінцевий мозок у вищих хребетних перевершує всі інші відділи головного мозку, покриваючи їх як плащем. Новий мозок, що розвивається, відтісняє в глибину старий нюховий мозок, що немовби згортається у вигляді амонітового рога, який залишається, як і раніше, нюховим центром. У результаті плащ (новий мозок) різко переважає над іншими відділами мозку [3, 5, 7].

З ембріологічної точки зору головний мозок підрозділяється на стародавній і більш нові відділи:

- архенцефалон, або протенцефалон, у складі переднього й проміжного мозку,
- девтеренцефалон (девтенцефалон), що включає інші відділи.

Архенцефалон являє собою відділ, пов'язаний з органами чуття найбільш стародавнього, нервово-епітеліального типу, властивого ще безхребетним. Кінцевий, або великий, мозок має зв'язки з органами нюху, і дистантного, і контактного; проміжний – з органами зору; як світлочутливими (непарними – пінеальне і тім'яне око), так і образними (парними). До архенцефалону, заднього його відділу – проміжного мозку, варто віднести також передній відділ покрівлі середнього мозку – зорові частки іхтіопсид і верхні горбки чотиригорбикової пластинки ссавців, оскільки тут розташовані зорові центри поряд із центрами в зорових горбах проміжного мозку.

Кінцевий мозок характеризується розвитком двох структур:

- базальних гангліїв у вигляді смугастих тіл – важливого асоціативного центру міцних стабільних нервових зв'язків типу інстинктів;

- кори головного мозку – великого центру лабільних асоціацій умовно-рефлекторного характеру.

І. П. Павлов розцінював обидва відділи архенцефалону як чутливу й асоціативну ділянку мозку, позбавлені власних рухових центрів.

Обидва центри зорових сприйнятів – зорові горби проміжного мозку й зорові частки середнього мозку – принципово відмінні. Перші вступають у переважний і прогресивний зв'язок з потужним асоціативним апаратом кори великого мозку, і вона стає в ссавців головним чином зоровою корою, що необмежено розвивається й ускладнюється і відтісняє стародавню нюхову кору плазунів. Другі (зорові частки) вступають у більш тісний зв'язок із загальним і основним локомоторним апаратом тулуба, саме – із серединним поздовжнім спинномозковим пучком, що прогресивно розвивається в плазунів і птахів. Обидві ці групи, особливо птахи, відзначаються високою швидкістю реакції на зорові подразнення без участі великого асоціативного апарата півкуль, тут недорозвиненого [3, 5, 7].

Середній мозок має двоїстий характер. Завдяки наявності в ньому зорових часток він належить до архенцефалону. Однак більшою мірою розвинені й превалюють у ньому структури типу *двтеренцефалону*. По-перше, вся основа

середнього мозку палеоенцефалічного характеру є іншою, ніж відділи, що лежать спереду, тому що тут з'являються рухові центри: ядра III і IV пар черепно-мозкових нервів і червоне ядро із серединним поздовжнім пучком – найважливішим стародавнім локомоторним шляхом. Разом з тим із середнього мозку починається розмежування нервової трубки, що продовжується через довгастий і весь спинний мозок на дорсальний чутливий відділ і вентральний – руховий. По-друге, і покрівля середнього мозку у своєму задньому відділі, який прилягає до довгастого мозку, стає «девтеренцефалічною», тому що в ній розвиваються слухові ядра – нижні горбки чотиригорбикової пластинки ссавців, які перебувають у безпосередньому зв'язку з ядрами слухового нерва довгастого мозку [3, 5, 7].

Ромбоподібний мозок являє собою основний відділ девтеренцефалону. Відносно мало змінена в процесі еволюції хребетних його частина – довгастий мозок – є типовим тулубовим мозком первинно-хордового, ще дохребетного організму. Він має обидва відділи, чутливий й руховий, розділені суміжною борозною. Від чутливого й найближчого до нього вісцерально-рухового беруть початок (або кінчаються в ньому) могутньо розвинені дорсальні нерви, що називаються в голові вісцеральними. Крім вісцеральних (рецепторних і ефекторних), вони містять також соматорецепторні компоненти (слуху, рівноваги й ін.). Від рухового відділу трубки, всієї вентральної частини беруть початок менш розвинені соматоефекторні нерви (III і XII пари).

Сильно мінлива частина ромбенцефалону – мозочок, або малий мозок, який розвивається з переднього поперечного валика довгастого мозку, являє собою найважливіший асоціативний центр м'язового чуття й рівноваги, розвивається тим значніше, чим сильніша й більш різноманітна робота локомоторного апарата.

ФІЛОГЕНЕЗ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ У БЕЗХРЕБЕТНИХ

Говорячи про еволюцію нервової системи безхребетних, було б спрощенням уявляти її як лінійний процес. Факти, отримані в нейроонтогенетичних дослідженнях безхребетних, дозволяють припустити множинне (полігенетичне) походження нервової тканини безхребетних. Отже, еволюція нервової системи безхребетних могла йти широким фронтом від декількох джерел із початковим різноманіттям [5, 10].

Найпростіші, будучи одноклітинними організмами, не мають справжньої нервової системи. Хоча вони мають, безсумнівно, сенсорні здатності. З найпростіших нервові органіоди, імовірно, є тільки в найбільш складно організованих, що енергійно пересуваються й швидко реагують, як інфузорії, у вигляді ниток або волоконця. У губок нервові елементи з вірогідністю не знайдені, і реакції в їхньому тілі перебігають украй повільно (від 0,5 до 1 см за хвилину).

У нижчих **кишковопорожнинних**, таких як *поліпи*, нервова система має вигляд дифузійної мережі, краще розвиненої в ектодермі й слабкіше в

ентодермі, що переходить одна в іншу по краю рота. Таким чином, уже тут можна говорити про «соматичні» і «вісцеральні» нервові сплетення й елементи, отже, про функціональні компоненти цієї вкрай примітивної нервової системи. *Дифузна нервова сітка* являє собою скупчення мультиполярних і біполярних нейронів, відростки яких можуть перехрещуватися, прилягати один до одного, і позбавлені функціональної диференціації на аксони й дендрити (рис. 55).

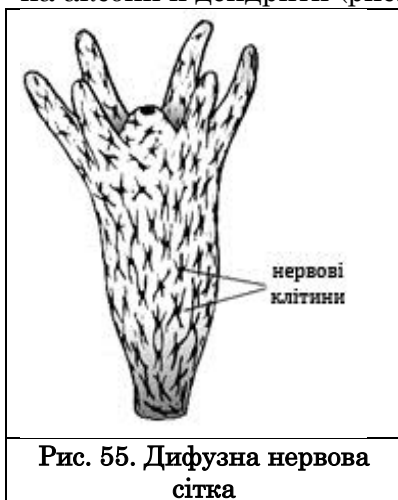


Рис. 55. Дифузна нервова сітка

Дифузна нервова сітка не розділена на центральний і периферичний відділи. Концентрація нервових елементів спостерігається у вигляді навколоротового кільця, іноді – на щупальцях, завжди – на підшві. У медуз поряд з дифузним

сплетенням спостерігаються кільцеві тяжі, у гідромедуз – ексумбрелярний чутливий та субумбрелярний руховий і навіть у сцифомедуз – пухкі ганглії біля основи крайових чутливих тілець (роналіїв). Передача подразнення досягає швидкості 4-15 см за 1 с. Нервова система *реброшлавів* має вигляд субепітеліального сплетення, що утворює згущення навколо рота та

відповідно меридіональним рядам гребних пластинок [5, 10].

Плоскі черв'яки є білатерально симетричними тваринами із чітко вираженою поздовжньою віссю тіла. Рух вільноіснуючих форм здійснюється переважно у бік головного кінця, де концентруються рецептори, що сигналізують про наближення джерела подразнення. До числа таких рецепторів турбеларій належать пігментні вічка, нюхові ямки, статоцист, чутливі клітини покривів, наявність яких сприяє концентрації нервової тканини на передньому кінці тіла. Цей процес приводить до формування головного ганглія, що, за влучним висловом Ч. Шерінгтона, можна розглядати, як гангліозну надбудову над системами рецепції на відстані (рис. 56).

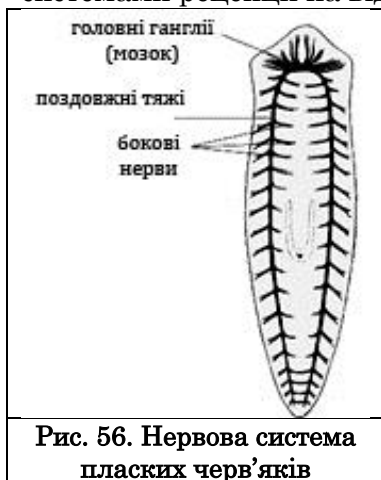


Рис. 56. Нервова система плоских черв'яків

У *війчастих черв'яків* нервова система представлена головним (церебральним) вузлом і двома сплетеннями: поверхневим (дифузним підепітеліальним) і глибоким, який формується в радіально розташовані (щодо головного ганглія) поздовжні тяжі – до 11

пар, з'єднані поперечними комісурами в прямокутно решітчастого виду «ортогон». *Ортогональна нервова система* плоских черв'яків

являє собою впорядковану структуру, що складається з асоціативних і рухових клітин, які формують разом декілька пар поздовжніх тяжів, або стовбурів, з'єднаних великою кількістю поперечних і кільцевих комісуральних стовбурів. Концентрація нервових елементів супроводжується їхнім зануренням у глиб тіла. Еволюція йде в напрямку заглиблення під епітелій і головний вузол («ендон») і переважного розвитку в плазуючих форм вентральної пари нервових тяжів [5, 10].

Нервова система *трематод* у зв'язку з їхнім паразитизмом спрощується, і тільки поява вузликів у присосках трохи її ускладнює й спеціалізує. У стрічкових черв'яків число поздовжніх стовбурів досягає 10-12, з них особливо значні два бічні тяжі; крім мозкового вузла й вузлів присосок є статеві ганглії й нерви.

У *немертин* головний мозок утворений парою дорсальних і парою вентральних гангліїв, зв'язаних комісурами, і містить (у дорсальних гангліях) дрібноклітинні скупчення – аналоги асоціативних «стебельчастих тіл». Із чотирьох поздовжніх тяжів: дорсального, вентрального й двох бічних переважно розвинені бічні; для них характерний відхід у глиб тіла: або тільки під епітелій покривів (палеонемертини й гетеронемертини), або в товщу м'язів тіла (мезонемертини), або навіть усередину від м'язового шару (метанемертини). Тут уперше вентральні ганглії головного мозку утворюють два нерви, спрямовані до переднього відділу кишечника – еквівалент *стоматогастричної*

нервової системи вище організованих груп (кільчаки, молюски, членистоногі).

Для нервової системи **крутих черв'яків** характерна кількісна сталість клітин: для аскариди завдовжки 40 см – близько 200 клітин. В навкологлотковому кільці аскариди міститься 162 клітини, з яких 90 рухових, 50 чутливих і 22 асоціативних. Від нервового навкологлоткового кільця йдуть уперед 3 пари нервів (відповідно до трьох м'язових і епітеліальних секторів стравоходу й трьох губ) і назад 4 пари (відповідно до чотирьох секторів тіла). Формуються вісцеральні («симпатичні») нерви в ділянці глотки аналогічно стомато-гастричним нервам немертин, кільчаків і ін. [5, 10].

Кільчасті черв'яки мають добре розвинутий головний мозок простоміального походження, який складається із трьох пар вузлів:

- передній, що іннервує пальпи, смакові ямки;
- середній, часто розділений на два відділи відповідно до латеральних антен і очей;
- задній – відповідає першій парі черевних гангліїв та іннервує непарну антену й потиличний нюховий орган; цей відділ дає також стоматогастричні нерви – вісцеральні нерви травної системи.

У головному мозку кільчаків диференціюються стебельчасті, або грибоподібні, тіла – вищі асоціативні центри, що займають до 30 % (в афродіти) загального обсягу мозку. У більшості кільчастих черв'яків черевні стовбури гангліонізовані таким чином, що в кожному

сегменті тіла формується по одній парі гангліїв, з'єднаних конективами з іншою парою, розташованою в сусідньому сегменті (рис. 57).

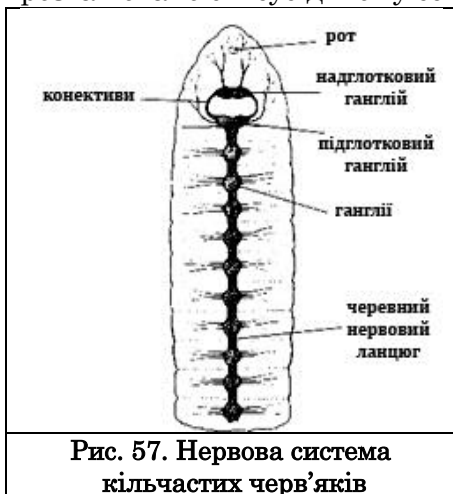


Рис. 57. Нервова система кільчастих черв'яків

Ганглії одного сегмента в примітивних анелід з'єднані між собою поперечними комісурами, і це приводить до утворення *сходової нервової системи*. У більш розвинених кільчастих черв'яків

спостерігається тенденція до зближення черевних стовбурів аж до повного злиття гангліїв правого й лівого боків і переходу від *сходової до ланцюгової нервової системи*. Тулубовий мозок представлений сегментарними парними вузлами, з'єднаними поздовжніми конективами й поперечними комісурами, та має вигляд або нервових сходів, або, при зближенні вузлів кожного сегмента, – нервового ланцюжка; від кожної сегментарної ділянки відходять 5-7 пар нервів. Найкраще розвинені передні вузли нервових сходів або ланцюжка, менш – задні, найменш – середні: звичайний градієнт чутливості двобічно симетричних тварин. Поверхнєве нерве сплетення відсутнє. У *п'явок* із трьох пар нервів, що йдуть від кожного ганглія, передня й задня

пари – переважно рухові, а середня – чутлива. Більшість кільчаків мають гігантські нейрони: 8 пара гігантських клітин розташована посеgmentно, починаючи з 2-го (клітини 2-4-го сегментів досягають 150 мкм, наступні дрібніші, 30-35 мкм). На основі вивчення будови нервової системи трохофори висловлена думка, що двобічна нервова система кільчаків розвивається з радіального типу будови [5, 10].

Нервова система **членистоногих** за загальним характером будови належить до того ж типу, що й нервова система кільчаків. На відміну від останньої головний мозок тут значно складніший, прогресуючи у зв'язку з тенденціями до переходу від гомономної до гетерономної будови тулубового відділу черевного нервового ланцюжка, у свою чергу обумовленої функціональним, а потім і морфологічним «метаморфозом» периферії. Правда, у первиннотрахейних нервова система представлена ще тяжами, а не вузлами, але, починаючи з ракоподібних, вона має вигляд сходів, які перетворюються і у філогенезі, і в онтогенезі в ланцюжок, та виявляє важливу властивість вузлів концентрації, особливо вираженої в черепашкових рачків, веслоногих, крабів, із хеліцерових – у мечохвостів, сінокісців, кліщів, із комах – у деяких жуків, мух і клопів рис. 58.

Прогресивні зміни головного мозку членистоногих проявляються насамперед у відносному й абсолютному збільшенні розмірів.

Головний мозок комах розділений на три частини:

1) протоцеребрум – найбільша за розмірами, найбільш стародавня і найскладніша частина;

2) дейтоцеребрум – нервовий центр сегментарного значення, який приєднався пізніше;

3) тритоцеребрум – сегментарний центр, який теж пізніше ввійшов до складу головного мозку.

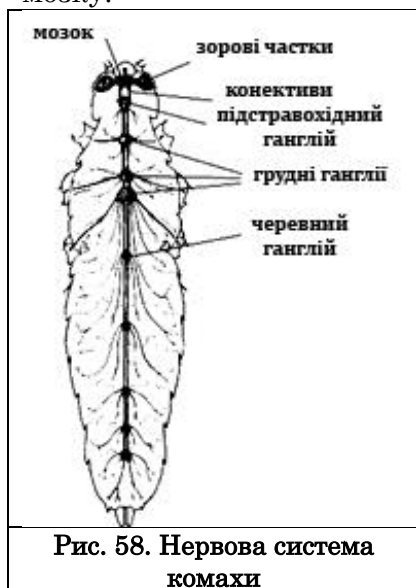


Рис. 58. Нервова система
комахи

Як особливість головного мозку можна відзначити його склад – переважно (для протоцеребруму – винятково) із чутливих і асоціативних клітин; малі розміри асоціативних нейронів, а також велику кількість хроматину в їх ядрах [5, 10].

До протоцеребруму належать величезні зорові частки парних очей і нерви дорсальних, дрібних простих очей; до нього ж належать асоціативні центри – стебельчасті або грибоподібні тіла, розвиток яких тим значніший, чим більш складну й різнобічну діяльність виявляють тварини. *Дейтоцеребрум* містить нюхові й антенальні частки; *тритоцеребрум*, що ввійшов останнім у процес цефалізації до складу

головних вузлів, розвинений відносно слабкіше, але дає початок стоматогастричній (вісцеральній) системі, яка ускладнюється. До вісцеральної системи належать також непарний нерв, найбільш розвинутий у черевних сегментах та іннервуючий дихальця (трахейні стигми), і хвостова, або каудальна, симпатична система, що іннервує задній відділ кишечника, статеві органи й пов'язана з непарним нервом. У ракоподібних виявлена й судинна (власне симпатична) нервова система, принаймні встановлена іннервація серця.

Заслужують на увагу рухові нервові закінчення членистоногих, які належать до двох типів: соматичного, коли нерви кінчаються в особливих здуттях саркоплазми, що містять ядра й носять назву дойєрових горбків, і вісцерального, де нервові закінчення мають вигляд ниток зі схожими на гудзик стовщеннями в місцях дотику до клітин і тканин.

Еволюція нервової системи безхребетних іде не тільки по шляху концентрації нервових елементів, але й у напрямку ускладнення структурних взаємин у межах гангліїв. Не випадково черевний нервовий ланцюжок порівнюють зі спинним мозком хребетних тварин. Як і в спинному мозку, у гангліях виявляється поверхневе розташування провідних шляхів, диференціація нейропілю на моторну, чутливу й асоціативну області. Ця подібність, що є прикладом паралелізму в еволюції тканинних структур, не виключає, однак, своєрідності анатомічної організації. Так, наприклад, розміщення тулобового мозку кільчастих черв'яків

і членистоногих на черевному боці тіла обумовило локалізацію моторного нейропілю на дорсальному боці ганглія, а не на вентральному, як це має місце в хребетних тварин [5, 10].

Процес гангліонізації в безхребетних може привести до формування *нервової системи розкидановузлового типу*, що трапляється в **МОЛЮСКІВ**. У межах цього численного типу є філогенетично примітивні форми з нервовою системою, порівнюваною з ортогоном плоских черв'яків (боконервні молюски), і більш розвинені класи (головоногі молюски), у яких ганглії, що злилися, формують диференційований на відділи мозок, захищений гематоенцефалічним бар'єром. Нервова система молюсків представлена двома типами: нервовими тяжами (у боконервових) і вузлами (в інших класів).

Вузлова система містить 5 пар вузлів:

- 1) церебральну, що посилає нерви до голови й органів чуття;
- 2) педальну, що іннервує м'яз ноги;
- 3) плевральну, що дає нерви до передньої половини мантиї;
- 4) паріетальну, що посилає нерви до задньої половини мантиї і зябра;
- 5) вісцеральну – посилає до внутрішніх органів.

Три пари вузлів зв'язані комісурами: церебральною, педальною, вісцеральною, і конективами: цереброплевальною, церебропедальною, плевропедальною і плевровісцеральною. Цікавою обставиною в червононогих є перехрестя плевропаріетальних

конектив у зв'язку з переміщенням парієтальних вузлів: правого на лівий бік тіла й лівого – на правий; походження перехрестя пов'язане з порушенням двобічної симетрії завдяки гвинтовим процесам росту. У пластинчастозябрових є тільки 3 пари вузлів, тому що церебральні вузли зливаються із плевральними, а вісцеральні – з парієтальними. У головоногих навколостравохідна нервова маса містить:

- пару церебральних вузлів зі слуховими, нюховими й зоровими нервами;

- плевральні вузли з потужними мангійними нервами;

- педальні ганглії, звичайно диференційовані на брахіальний і інфундибулярний (ганглії рук і лійки);

- вісцеральні ганглії, які іннервують нутроці й зябра.

Є також стоматогастрична система у вигляді двох пар букінальних (щічних) і шлуночкового вузлів.

Серед головоногих найкраще вивчений восьминіг. Його головний мозок містить близько 170 мільйонів нейронів (у великих ракоподібних приблизно 100 000) і складається з 30 часток, багато з яких мають власні функції. Більше половини нервової тканини мозку становлять зорові частки. Вони з'єднані з парою великих очей, які найбільш розвинені у безхребетних і не поступаються очам хребетних [5, 10].

Голкошкірі, у зв'язку зі слабким розвитком органів чуття, мають низькоорганізовану нервову систему типу нервових тяжів. Вона відповідно до

загальної будови голкошкірих складається з нервового кільця й радіальних тяжів. Цікавою особливістю голкошкірих є розвиток у них трьох нервових систем:

1) ектоневральної нервової системи, краще вираженої в рухливих форм – морських зірок, змієхвісток, морських їжаків і голотурій, що має ектодермальне походження;

2) ентоневральної, або апікальної (аборальної), яка походить із мезодерми й досягає виняткового розвитку в морських лілій, однак відсутня у голотурій; це стародавня нервова система на противагу більш прогресивній ектоневральній;

3) гіпоневральної, тісно пов'язаної із псевдогемальною судинною системою, яка досягає найбільшого розвитку в офіур.

Вища нервова діяльність вузлової нервової системи (кільчаки, молюски, членистоногі) ніколи не піднімається вище рівня інстинктивної діяльності і щодо цього принципово відрізняється від вищої нервової діяльності хребетних, особливо ссавців. Тулубовий мозок членистоногих і хребетних виявляє у своїй гістологічній будові велику й навіть детальну подібність незалежно від приналежності до того або іншого філогенетичного ряду, але відповідно до відносної висоти організації.

Прогресивний розвиток мозку в головоногих молюсків і комах створює передумову для виникнення своєрідної ієрархії командних систем керування поведінкою. Нижчий рівень інтеграції в сегментарних гангліях комах і в підглотковій масі

мозку молюсків є основою для автономної діяльності й координації елементарних рухових актів. У той же час мозок являє собою наступний, вищий рівень інтеграції, де можуть здійснюватися міжаналізаторний синтез і оцінка біологічної значимості інформації. На основі цих процесів формуються низхідні команди, що забезпечують варіантність запуску нейронів сегментарних центрів. Очевидно, взаємодія двох рівнів інтеграції лежить в основі пластичності поведінки вищих безхребетних, що включає вроджені й набуті реакції [5, 10].

ФІЛОГЕНЕЗ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ У ХРЕБЕТНИХ

Нервова система хребетних закладається у вигляді суцільної нервової трубки, що у процесі онто- і філогенезу диференціюється на різні відділи і є також джерелом периферичних симпатичних, парасимпатичних і метасимпатичних нервових вузлів [1, 3, 5].

В **оболонників** нервова система набуває відносно типового для хордових характеру. В апендикулярій і личинок асцидій вона закладається у вигляді поздовжнього спинного жолобка, що замикається в нервову трубку, яка поринає під шкіру й диференціюється на два відділи. Передній з них трохи стовщений і може бути названий головним мозком, тому що пов'язаний з такими органами чуття, як миготлива ямка, статоцист і в личинок асцидій вічко. Задній представлений більш тонким нервовим тяжем з

декількома дрібними гангліозними здуттями – це тулубовий мозок. Обидва відділи віддають ефекторні нерви тілу й одержують від нього рецепторні.

У найбільш стародавніх хордових – **безчерепних** – головний мозок відсутній, і нервова трубка представлена в малодиференційованому стані.

У *головохордових* (ланцетник) ЦНС має вигляд не цілком замкнутої трубки: канал її перетворюється на передньому кінці в розширену порожнину, котру порівнюють із третім мозковим шлуночком хребетних. Передній кінець мозку утворює непарний виступ – нюхову лопать, пов'язану з нюховою ямкою нервом. Стінки мозку складаються з більш дрібних епендимних та великих і глибше розміщених нервових клітин, серед яких виділяються гігантські мультиполярні клітини з гігантськими волокнами. На нижній стінці головного мозку біля переднього кінця перебуває група чутливих клітин, так званий інфундибулярний орган. За третім шлуночком є ще одне розширення нервової трубки, порівнюване із четвертим шлуночком.

Згідно з уявленнями російських фізіологів Л. А. Орбелі, А. І. Карамяна та інших учених, цей критичний етап розвитку центральної нервової системи позначається як спинальний. Нервова трубка сучасного безчерепного (ланцетника), як і спинний мозок більш високоорганізованих хребетних, має метамерну будову і складається з 62-64 сегментів, у центрі яких проходить спинномозковий канал. Від кожного сегмента

відходять черевні (рухові) і спинні (чутливі) корінці, які не утворюють змішаних нервів, а йдуть у вигляді окремих стовбурів. У головних і хвостових відділах нервової трубки локалізовані гігантські клітини Роде, товсті аксони яких утворюють провідниковий апарат. Із клітинами Роде пов'язані світлочутливі вічка Гесса, збудження яких викликає негативний фототаксис.

У головній частині нервової трубки ланцетника містяться великі гангліозні клітини Овсянникова, які мають синаптичні контакти з біполярними чутливими клітинами нюхової ямки. Останнім часом у головній частині нервової трубки ідентифіковані нейросекреторні клітини, що нагадують гіпофізарну систему вищих хребетних. Однак аналіз сприйняття й простих форм навчання ланцетника показує, що на даному етапі розвитку ЦНС функціонує за принципом еквіпотенціальності, і твердження про специфіку головного відділу нервової трубки не має достатніх підстав [1, 3, 5].

У ході подальшої еволюції спостерігається переміщення деяких функцій і систем інтеграції зі спинного мозку в головний – процес *енцефалізації*, що був розглянутий вище на прикладі безхребетних тварин. У період філогенетичного розвитку від рівня безчерепних до рівня круглоротих формується головний мозок як надбудова над системами дистантної рецепції.

Дослідження ЦНС сучасних *круглоротих* показує, що їхній головний мозок у зародковому стані містить усі основні структурні елементи. Розвиток вестибулолатеральної системи, пов'язаної

з півколовими каналами й рецепторами бічної лінії, виникнення ядер блукаючого нерва й дихального центру створюють основу для формування заднього мозку.

Розвиток дистантної зорової рецепції дає поштовх до закладання середнього мозку. На дорсальній поверхні нервової трубки розвивається зоровий рефлекторний центр – покрівля середнього мозку, куди приходять волокна зорового нерва. І, нарешті, розвиток нюхових рецепторів сприяє формуванню переднього, або кінцевого, мозку, до якого прилягає слаборозвинений проміжний мозок.

Зазначена вище спрямованість процесу енцефалізації узгоджується з ходом онтогенетичного розвитку мозку в круглоротих. У процесі ембріогенезу головні відділи нервової трубки дають початок трьом мозковим пухирям. З переднього пухиря формуються кінцевий і проміжний мозок, середній пухир диференціюється в середній мозок, а із заднього пухиря утворюються довгастий мозок і мозочок. Подібний план онтогенетичного розвитку мозку зберігається й в інших класах хребетних.

Нейрофізіологічні дослідження мозку круглоротих показують, що його головний інтегративний рівень зосереджений у середньому й довгастому мозку, тобто на даному етапі розвитку ЦНС домінує *бульбомезенцефальна система* інтеграції, що прийшла на зміну спинальній.

Передній мозок круглоротих тривалий час вважали чисто нюховим. Однак дослідження недавнього часу показали, що нюхова функція

переднього мозку не є єдиною, а доповнюється іншими сенсорними функціями. Очевидно, уже на ранніх етапах філогенезу хребетних передній мозок починає брати участь у переробці інформації й керуванні поведінкою.

Разом з тим енцефалізація як магістральний напрям розвитку мозку не виключає еволюційних перетворень у спинному мозку круглоротих. На відміну від безчерепних нейрони шкірної чутливості виділяються зі спинного мозку й концентруються в спинномозковий ганглії. Спостерігається вдосконалення провідникової частини спинного мозку. Провідні волокна бічних стовпів мають контакти з потужною дендритною сіткою мотонейронів. Формуються спадні зв'язки головного мозку зі спинним через мюллерівські волокна – гігантські аксони клітин, що лежать у середньому й довгастому мозку [1, 3, 5].

В еферентній частині спинного мозку *хрящових риб* також спостерігаються прогресивні перетворення. Коротшає шлях моторних аксонів усередині спинного мозку, відбувається подальша диференціація його провідних шляхів. Висхідні шляхи бічних стовпів у хрящових риб доходять до довгастого мозку й мозочка. Разом з тим висхідні шляхи задніх стовпів спинного мозку ще не диференційовані й складаються з коротких ланок.

Низхідні шляхи спинного мозку в хрящових риб представлені розвиненим ретикуло-спинномозковим шляхом і шляхами, що з'єднують вестибулолатеральну систему і мозочок зі спинним

мозком (вестибуло-спинномозковий і мозочково-спинномозковий шляхи).

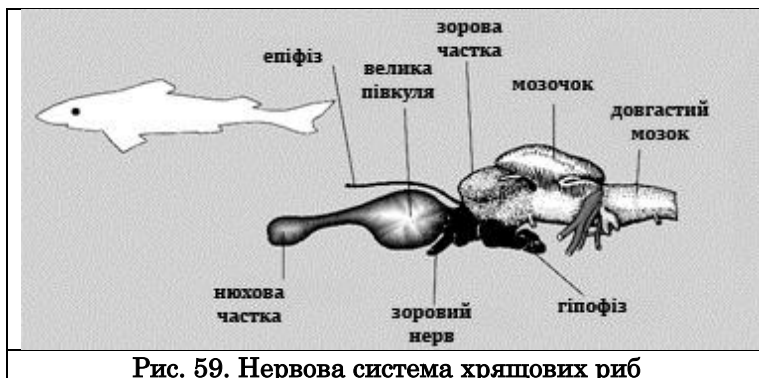


Рис. 59. Нервова система хрящових риб

Одночасно в довгастому мозку спостерігається ускладнення системи ядер вестибулолатеральної зони. Цей процес поєднаний з подальшою диференціацією органів бічної лінії і з появою в лабіринті третього (зовнішнього) півкологового каналу на додаток до переднього й заднього (рис. 59).

Розвиток загальної рухової координації в хрящових риб пов'язаний з інтенсивним розвитком мозочка. Масивний мозочок акули має двобічні зв'язки зі спинним, довгастим мозком і покришкою середнього мозку. Функціонально він розділяється на такі частини: старий мозочок (археocerebellum), пов'язаний з вестибулолатеральною системою, і стародавній мозочок (палеocerebellum), включений у систему аналізу пропріоцептивної чутливості. Істотним моментом структурної організації мозочка хрящових риб є його багатопаровість. У сірій речовині мозочка акули ідентифіковані

молекулярний шар, шар клітин Пуркінє та зернистий шар.

Іншою багат шаровою структурою стовбурної частини мозку хрящових риб є покрівля середнього мозку, куди підходять аферентні волокна (зорові, соматичні). Сама морфологічна організація середнього мозку свідчить про його важливу роль в інтегративних процесах на цьому рівні філогенетичного розвитку.

У проміжному мозку хрящових риб відбувається диференціація гіпоталамуса, що є найбільш стародавнім утворенням цієї частини мозку. Гіпоталамус має зв'язки з кінцевим мозком. Сам кінцевий мозок розростається і складається з нюхових цибулин та парних півкуль. У півкулях в акул містяться зачатки старої кори (археокортексу) і стародавньої кори (палеокортексу).

Палеокортекс, тісно пов'язаний з нюховими цибулинами, служить головним чином для сприйняття нюхових стимулів. Археокортекс, або гіпокампальна кора, призначений для більш складної обробки нюхової інформації. Крім нюхової, тут виявлено представництво зорової і соматичної сенсорних систем. Очевидно, стара й стародавня кора може брати участь у регуляції пошукових, харчових, статевих і оборонних рефлексів у хрящових риб, багато з яких є активними хижаками.

Таким чином, у хрящових риб складаються основні риси *іхтіопсидного типу* організації мозку. Його відмітною рисою є присутність надсегментарного апарата інтеграції, що координує роботу моторних центрів і організує

поведінку. Ці інтегративні функції здійснюють середній мозок і мозочок, що дозволяє говорити про *мезенцефалоцеребелярну систему* інтеграції на цьому етапі філогенетичного розвитку нервової системи. Кінцевий мозок бере участь у регуляції функцій нижчерозміщених відділів [1, 3, 5].

Мозок *дводишних риб* має відносно розвинений кінцевий мозок з великими нюховими частками: нюх відіграє усе ще більш значну роль, ніж зір. Однак мозочок дуже малий, очевидно, через локомоторну пасивність представників цієї групи риб.

Мозок ганоїдів і костистих риб еволюціонує відповідно до еволюції цих груп риб. Для них характерне відносне ослаблення нюхових відділів мозку й прогресуючий розвиток зорових відділів, зокрема зорових часток середнього мозку, що, природно, пов'язане зі збільшенням ролі парних очей у житті риб. Поряд із цим великих розмірів досягає й мозочок – центр м'язової чутливості й рівноваги, а разом з тим і локомоторної координації. У довгастому мозку костистих риб формуються вісцеральні частки відповідно до прогресивного розвитку органів смаку. Домінування задніх відділів головного мозку ганоїдів і костистих риб можна пов'язати з характерним для цих груп ослабленням структур кінцевого мозку, і особливо його покрівлі, яка найчастіше набуває вигляд епітеліальної, без участі нервової тканини. Головна маса кінцевого мозку представлена базальними ядрами – смугастими тілами [1].

У спинному мозку диференціюються і розвиваються дорсальні й вентральні роги поряд з наявним поздовжнім серединним, або центральним, пучком, який виконує рухову функцію. Розвиваються також гігантські маутнерівські волокна, що належать парі гігантських клітин, розміщених у довгастому мозку.

Перехід хребетних від водного до наземного способу життя пов'язаний із цілим рядом перебудов у ЦНС. Так, наприклад, *в амфібій* у спинному мозку з'являються два стовщення, що відповідають тазовому й грудному поясам кінцівок. У спинальних гангліях замість біполярних чутливих нейронів зосереджуються уніполярні з Т-подібно розгалуженим відростком, які забезпечують високу швидкість проведення збудження без участі клітинного тіла. На периферії в шкірі земноводних формуються спеціалізовані рецептори й рецепторні поля. У мозковому стовбурі також відбуваються структурні зміни у зв'язку з перерозподілом функціональної значимості різних відділів. У довгастому мозку спостерігаються редукція ядер бічної лінії і формування завиткового слухового ядра, що здійснює аналіз інформації від примітивного органа слуху [3].

У порівнянні з рибами в амфібій, що мають досить стереотипну локомоцію, спостерігається значна редукція об'єму мозочка. Середній мозок, так само як і в риб, являє собою багатопшарову структуру, у якій поряд з верхніми горбками пластинки покрівлі – провідним відділом

інтеграції зорового аналізатора – з'являються додаткові горбки – попередники нижніх горбків пластинки покрівлі (рис. 60).

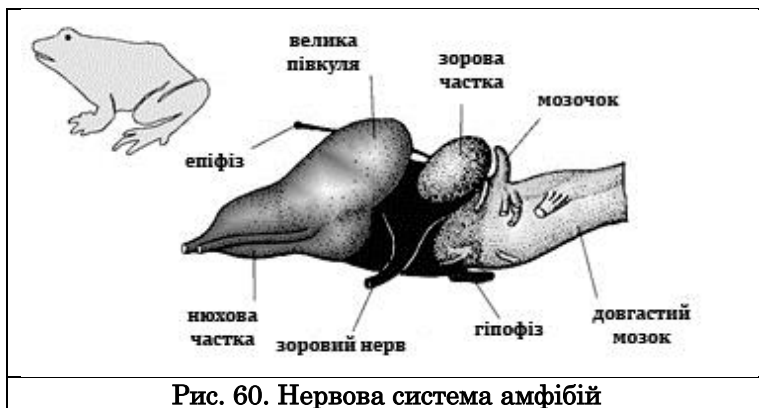


Рис. 60. Нервова система амфібій

Найбільш істотні в еволюційному плані зміни відбуваються в проміжному мозку амфібій. Тут відокремлюється таламус (зоровий горб), диференціюються структуровані ядра (латеральне колінчасте тіло) і висхідні шляхи, що зв'язують зоровий горб з корою (таламокортикальний шлях).

У півкулях переднього мозку відбувається подальша диференціація зачатків старої й стародавньої кори. У старій корі (археокортексі) виявляються зірчасті і пірамідні клітини. У проміжку між старою і стародавньою корою з'являється смужка плаща, що є предтечею нової кори (неокортексу) [5].

Таким чином, у земноводних головний мозок має досить примітивну будову з нормальним розвитком переднього, проміжного й середнього мозку. Таке характерне для амфібій

недорозвинення мозочка пов'язане з їх незначною локомоторною активністю й нагадує мозочок круглоротих і дводишних. Спинний мозок відрізняється від такого в риб появою обох стовщень: у ділянках передніх і задніх кінцівок.

У цілому розвиток переднього мозку в земноводних створює передумови для переходу від властивої риbam мезенцефалоцеребелярної системи інтеграції до *діенцефалотеленцефальної*, де провідним відділом стає передній мозок, а таламус проміжного мозку перетворюється в колектор всіх аферентних сигналів. Повною мірою ця система інтеграції представлена в *зауропсидному типі* мозку в *рептилій* і знаменує собою наступний етап морфофункціональної еволюції мозку [1].

Розвиток таламокортикальної системи зв'язків у рептилій приводить до формування нових провідних шляхів, що немовби підтягуються до філогенетично молодих структур мозку.

У бічних стовпах спинного мозку рептилій відокремлюється висхідний спинномозково-таламічний шлях, який проводить до головного мозку інформацію про температурну й больову чутливість. Тут же, в бічних стовпах, формується новий низхідний шлях – червоно-ядерно-спинномозковою (Монакова). Він зв'язує мотонейрони спинного мозку із червоним ядром середнього мозку, яке входить до стародавньої екстрапірамідної системи рухової регуляції. Ця багатоланкова система поєднує вплив переднього мозку, мозочка, ретикулярної формації стовбура, ядер вестибулярного комплексу та координує

рухову активність. У рептилій, як істинно наземних тварин, зростає роль зорової й акустичної інформації, виникає необхідність зіставлення цієї інформації з нюховою й смаковою. Відповідно до цих біологічних змін у стовбурній частині мозку рептилій відбувається цілий ряд структурних змін. У довгастому мозку диференціюються слухові ядра, крім завиткового ядра з'являється кутове, пов'язане із середнім мозком. У середньому мозку двогорбиковість перетворюється в чотиригорбикову пластинку, у нижніх горбках якої містяться слухові центри (рис. 61).

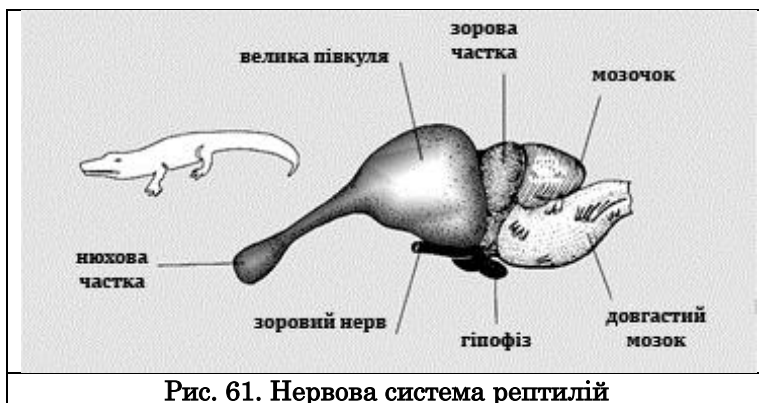


Рис. 61. Нервова система рептилій

Спостерігається подальша диференціація зв'язків покрівлі середнього мозку з таламусом, що є немовби переддвер'ям входу в кору всіх висхідних сенсорних шляхів. У самому таламусі відбувається подальше відокремлення ядерних структур і встановлення між ними спеціалізованих зв'язків [3].

Кінцевий мозок рептилій може мати два типи організації: кортикальний і стріатальний. *Кортикальний тип* організації, властивий сучасним черепахам, характеризується переважним розвитком півкуль переднього мозку й паралельним розвитком нових відділів мозочка. Надалі цей напрямок еволюції мозку зберігається в ссавців [5].

Стріатальний тип організації, характерний для сучасних ящірок, відрізняється домінуючим розвитком базальних ядер, зокрема смугастого тіла, що містяться у глибині півкуль.

Таким чином, рептилії мають значно вище організований головний мозок у зв'язку з їх в основному сухопутним способом життя. Особливо добре розвинений кінцевий мозок, у якому велике значення має нюхова кора. У середньому мозку прогресивно розвиваються зорові частки, відносно збільшений мозочок. У спинному мозку добре виражені дорсальні й вентральні роги і, як правило, обидва стовщення: шийне й попереково-крижове; у деяких викопних (стегозавр) крижові стовщення в 8-10 разів перевершували перетин головного мозку.

За стріатальним типом організації йде розвиток головного мозку в *птахів*. Становить інтерес, що в смугастому тілі в птахів є клітинні об'єднання, або асоціації нейронів (від трьох до десяти), розділені олігодендроглією. Нейрони таких асоціацій одержують однакову аферентацію, і це робить їх подібними з нейронами, об'єднаними у вертикальні стовпчики в новій корі ссавців. У той же час у смугастому тілі ссавців ідентичні асоціації

не описані. Очевидно, це являє приклад конвергентної еволюції, коли подібні утворення розвилися незалежно в різних тварин [1].



Рис. 62. Нервова система птахів

Кінцевий мозок птахів у відомій мірі повторює, хоча й на більш високому рівні, співвідношення, наявні в кінцевому мозку костистих риб; як і там, у ньому ослаблена кора й непомірно збільшені й ускладнені стародавні основні центри – смугасті тіла. Ослаблення, аж до редукції, нюхових структур птахів корелятивно обумовлене – спочатку функціонально, потім і морфологічно – досить значним розвитком зорових відділів середнього мозку, безпосередньо пов'язаних з добре вираженим у птахів поздовжнім медіальним пучком спинного мозку. Сильно розвинений також мозочок у зв'язку з оволодінням птахами повітряною стихією. Подібність птахів з костистими рибами в співвідносному розвитку

похідних кінцевого, середнього й заднього відділів мозку можна характеризувати як свого роду екологоморфологічний паралелізм. Обидві групи опанували різними, але однорідними середовищами: риби – водним, птахи – повітряним, які ставили відносно мінімальні перешкоди для прояву однієї з найважливіших властивостей тварин – пересування (рис. 62).

Спинний мозок птахів відрізняється довгим шийним відділом і двома сильними стовцями відповідно обом парам кінцівок; з них крижове дуже велике й містить розширення центрального каналу, так званий ромбоподібний синус. Дорсальні й вентральні роги добре виражені.

Центральна нервова система **ссавців**, у тому числі й людини, характеризується насамперед своєрідним розвитком трьох її ділянок: кінцевого, проміжного й заднього мозку на тлі досить значного збільшення розмірів головного мозку в цілому. Особливо збільшується кінцевий мозок, що одержав назву великого, і задній мозок, що поступається йому за розмірами і названий малим, або мозочком. Проміжний мозок має відносно менші розміри, і його особливості не стільки кількісного, скільки якісного характеру [3].

У ссавців розвиток переднього мозку супроводжувався бурхливим ростом нової кори, яка перебуває в тісному функціональному зв'язку з таламусом проміжного мозку. У корі закладаються еферентні пірамідні клітини, які зв'язуються своїми довгими аксонами з мотонейронами спинного мозку (рис. 63).

Таким чином, поряд з багатоланковою екстрапірамідною системою з'являються прямі пірамідні шляхи, які забезпечують безпосередній контроль над руховими актами. Кіркова регуляція рухів у ссавців приводить до розвитку філогенетично найбільш молоді частини мозочка – передньої частини задніх часток півкуль, або неocerebellуму. Неocerebellум набуває двосторонніх зв'язків з новою корою.

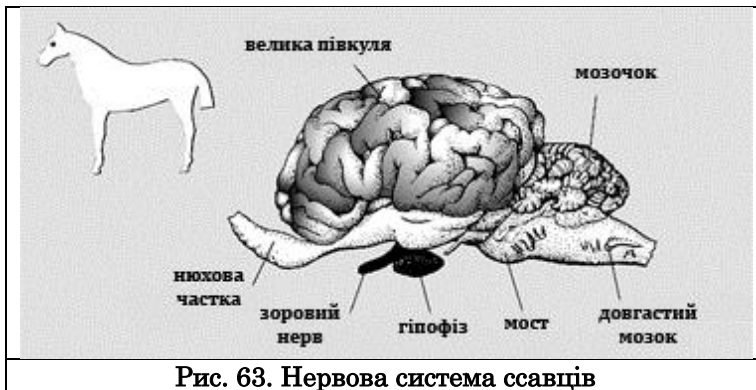


Рис. 63. Нервова система ссавців

На першому місці за своєрідністю перебуває кінцевий, або великий, мозок, завдяки прогресивному й переважному розвитку його кори, або плаща. Це генетично нове утворення, представлене асоціативними полями вищих коркових зорових, слухових, дотикальних (стереогностичних) центрів, що вклинюються як неопаліум між стародавніми нюховими корковими полями – архіпаліумом і палеопаліумом, відтискуючи їх одне – дорсомедіально, як амонів ріг, інше – вентрально, як грушоподібну частку.

Другим важливим моментом стало утворення нової комісури, пов'язаної з новим плащем, – мозолистого тіла, що потіснило комісуру нюхової кори – так зване склепіння.

Ріст нової кори в ссавців відбувається настільки інтенсивно, що давня і стародавня кора відтісняються в медіальному напрямку до мозкової перегородки. Бурхливий ріст кори компенсується формуванням складчастості. У найбільш низько організованих однопрохідних (качкодзьоб) на поверхні півкулі закладаються перші дві постійні борозни, інша ж поверхня залишається гладкою (*лісенцефалічний тип кори*) [5].

Як показали нейрофізіологічні дослідження, мозок однопрохідних і сумчастих ссавців ще позбавлений мозолистого тіла, яке з'єднує півкулі, й характеризується перекриттям сенсорних проєкцій у новій корі. Чітка локалізація моторних, зорових і слухових проєкцій тут відсутня.

У плацентарних ссавців (комахоїдних і гризунів) відзначається розвиток більш чіткої локалізації проєкційних зон у корі. Поряд із проєкційними зонами в новій корі формуються асоціативні зони, однак межі перших і других можуть перекриватися. Мозок комахоїдних і гризунів характеризується наявністю мозолистого тіла й подальшим збільшенням загальної площі нової кори, розвитком борозен і звивин (*гіренцефалічний тип кори*).

У процесі паралельно-адаптивної еволюції в хижих ссавців з'являються тім'яні й лобові асоціативні поля, відповідальні за оцінку

біологічно значимої інформації, мотивацію поведінки та програмування складних поведінкових актів. Спостерігається подальший розвиток складчастості нової кори.

I, нарешті, примати демонструють найвищий рівень організації кори головного мозку. Кора приматів характеризується шестишаровістю, відсутністю перекриття асоціативних і проєкційних зон. У приматів формуються зв'язки між фронтальними й тім'яними асоціативними полями й, таким чином, виникає цілісна інтегративна система великих півкуль.

Проміжний мозок заслуговує на особливу увагу тому, що його зорові горби, а не зорові частки середнього мозку, містять у ссавців первинні зорові центри; саме їхні зв'язки з новим асоціативним полем, неопаліумом, визначили всю подальшу еволюцію ссавців, в остаточному підсумку – людини, завдяки широким можливостям у встановленні тимчасових нервових зв'язків типу умовних рефлексів.

Значних змін зазнав у ссавців і мозочок. До двох структур заднього мозку – бічних вушок (клаптиків) і серединного черв'яка, – які становлять разом палеocerebellum, додаються півкулі, що представляють неocerebellarні частини. Із сусідніми відділами мозку мозочок зв'язується трьома парами ніжок.

Спинний мозок продовжує розвиватися прогресивно – крім хвостового його відділу, як у структурах сірої речовини, що утворює ядра, так у похідних білої речовини – провідних шляхах. У

дрібних тварин переважний розвиток одержує сіра речовина, тому що у зв'язку з малими розмірами провідні шляхи також відносно короткі; у великих, особливо гігантів, більше розвивається біла речовина, пронизуючи навіть стовпи сірої речовини [1, 3, 5].

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО КОНТРОЛЮ

1. Відмінності в анатомічній будові нервової системи у безхребетних і хребетних.
2. Характеристика основних етапів філогенезу нервової системи.
3. Особливості процесу цефалізації.
4. Особливості диференціювання головного мозку на відділи.
5. Особливості виникнення центрів чутливості.
6. Характеристика архенцефалону.
7. Двоїстий характер середнього мозку.
8. Ромбоподібний мозок як відділ девтеренцефалону.
9. Особливості філогенезу нервової системи в найпростіших.
10. Особливості філогенезу нервової системи в нижчих кишковопорожнинних.
11. Особливості філогенезу нервової системи у війчастих черв'яків.
12. Особливості філогенезу нервової системи у трематод.
13. Особливості філогенезу нервової системи у немуртин.
14. Особливості філогенезу нервової системи у круглих черв'яків.
15. Особливості філогенезу нервової системи у кільчастих черв'яків.
16. Особливості

філогенезу нервової системи у членистоногих. 17. Особливості філогенезу головного мозку у членистоногих. 18. Особливості філогенезу нервової системи у молюсків. 19. Особливості філогенезу нервової системи у голкошкірих. 20. Особливості філогенезу нервової системи у оболонників. 21. Особливості філогенезу нервової системи в головохордових. 22. Особливості цефалізації у круглоротих. 23. Особливості цефалізації у хрящових риб. 24. Особливості цефалізації у дводишних риб. 25. Особливості цефалізації у костистих риб. 26. Еволюційні зміни в нервовій системі амфібій. 27. Еволюційні зміни в нервовій системі рептилій. 28. Типи організації кінцевого мозку у рептилій. 29. Еволюційні зміни в нервовій системі птахів. 30. Еволюційні зміни в нервовій системі ссавців. 31. Основні закономірності еволюції нервової системи.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Андреева Н. Г.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – СПб. : «Лань», 1999. – 382 с.
2. *Варуха Э. А.* Анатомия и эволюция нервной системы: Учеб. пособие / Варуха Э. А. – Ростов/нД : Изд-во РГУ, 1992. – 95 с.
3. *Карамян А. И.* Эволюция конечного мозга позвоночных / Карамян А. И. – Л. : Медицина, 1976. – 267 с.

4. *Куффлер С.* От нейрона к мозгу / С. Куффлер, Дж. Николс. – М. : Мир, 1979. – 439 с.
5. Начала физиологии: учебник для вузов / [Под ред. акад. А. Д. Ноздрачова]. – СПб. : Издательство «Лань», 2002. – 1088 с.
6. *Савельев С. В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных / Савельев С. В. – М. : ГЭО-ТАР-МЕД, 2001. – 272 с.
7. *Сепш Е. К.* История развития нервной системы позвоночных / Сепш Е. К. – М. : Медгиз, 1959. – 428 с.
8. *Хомутов А. Е.* Анатомия центральной нервной системы / А. Е. Хомутов, С. Н. Кульба. – Ростов/нД : Феникс, 2005. – 352 с.
9. *Шеперд Г.* Нейробиология / Шеперд Г. – М. : Мир, 1987. – 454 с.
10. *Шляхтин Г. В.* Анатомия и эволюция нервной системы: учебное пособие для студентов психологов / Шляхтин Г. В. – Саратов, 1984. – 128 с.

ЗАКЛЮЧНІ ЗАУВАЖЕННЯ

У розвитку центральної нервової системи відбитий загальний біологічний закон – філогенетично більш старі частини мозку розвиваються раніше, ніж молоді. У центральній нервовій системі дозрівання йде від спинного мозку, довгастого, до середнього, проміжного й до кори великих півкуль, причому філогенетично більш молоді структури відстають у розвитку.

Розвиток рефлекторних функцій різних відділів мозку залежить від становлення їх морфологічних (розвиток нейронів, мієлінізація волокон, утворення зв'язків між нейронами й ін.) і функціональних (установлення відповідних величин лабільності, хронаксії, мембранного потенціалу, потенціалу дії й ін.) особливостей. Важко говорити про перевагу якихось окремих факторів, важлива їх єдність на певному етапі розвитку. Пов'язуючи появу різних рефлекторних реакцій з розвитком того або іншого відділу головного мозку, необхідно мати на увазі, що в їх здійсненні беруть участь і інші відділи центральної нервової системи.

Організація нервової системи в хребетних інша, ніж у безхребетних, хоча й не завжди складніша. Еволюція головного мозку хребетних знайшла відображення в ембріональному розвитку ЦНС, де можна простежити дві важливі еволюційні тенденції:

- збільшення розмірів головного мозку;
- посилення контролю за поведінкою вищими мозковими центрами.

Розмір головного мозку в різних хребетних різний, однак пряме порівняння його розмірів не дозволяє робити висновків про інтелект або про роль ЦНС у поведінці. У великих тварин головний мозок звичайно більший, оскільки, чим більше тіло, тим більше нервових волокон входить у мозок і виходить із нього для керування м'язами. Тому як мірилом треба користуватися співвідношенням величини мозку й усього тіла.

Мозок птахів і ссавців звичайно більший. У гризунів і комахоїдних він порівняно малий, у копитних і хижих набагато більший. Найбільший мозок у приматів і морських ссавців. Людський мозок у три рази більший, ніж можна було б очікувати для іншого примата таких же розмірів. Однак і серед людей існує значна мінливість за цією ознакою. Мозок нормальної людини може мати об'єм від 1000 до 2000 см³, при середній нормі – 1400 см³.

Величина головного мозку приблизно вказує на число нервових клітин у ньому. У великому мозку в кожного нейрона звичайно більш складна система дендритів. Виникає питання: чи можемо ми, порівнюючи мозок різних

хребетних з урахуванням величини їхнього тіла, говорити про певну тенденцію, спрямовану на збільшення його розмірів, що обумовлює більш повний і складніший контроль над поведінкою? Всупереч поширеній думці немає рівномірного збільшення розмірів мозку при переході від риб до плазунів і далі до птахів і ссавців. У деяких риб мозок більший, ніж у плазунів тієї ж маси, а в ряду птахів більший, ніж у деяких ссавців.

Окреслюючи схему еволюції головного мозку й інтелекту, ми не знаходимо поступового переходу від примітивних до вищих тварин. Зроблена спроба обчислити коефіцієнт цефалізації, зіставляючи розміри мозку кожного виду із розмірами, передбачуваними для середнього ссавця з такою ж масою тіла. Ця міра виявляє ряд істотних розходжень між різними групами, але є винятки. Так, деякі дрібні мавпи перебувають за цим параметром набагато вище від інших приматів.

Якщо ж розміри головного мозку зіставляти не з розмірами тіла, а з розмірами довгастого мозку, то мозок великих людиноподібних мавп виявиться більшим.

Коефіцієнти цефалізації викопних тварин за цим параметром показують, що за останні 3 млн. років мозок збільшився.

У цілому, простежуючи основні етапи еволюції мозку хребетних, слід зазначити, що його розвиток не зводився просто до лінійного збільшення розмірів. У різних еволюційних лініях хребетних могли мати місце незалежні процеси збільшення розмірів і ускладнення

цитоархітектоніки різних відділів мозку. Прикладом тому може служити порівняння стріатального й кортикального типів організації переднього мозку хребетних.

У процесі розвитку спостерігається тенденція до переміщення провідних інтегративних центрів мозку в ростральному напрямку від середнього мозку й мозочка до переднього мозку, але цю тенденцію не можна абсолютизувати, тому що мозок – це цілісна система, у якій стовбурні частини відіграють важливу функціональну роль на всіх етапах філогенетичного розвитку хребетних. Крім того, починаючи із круглоротих, у передньому мозку виявляються проєкції різних сенсорних модальностей, що говорить про участь цього відділу мозку в керуванні поведінкою уже на ранніх стадіях еволюції хребетних.

Таким чином, нервова система проходить тривалий шлях розвитку, будучи найскладнішою системою, створеною еволюцією. Еволюційні закони розвитку нервової системи можна звести ось до чого:

- нервова система виникає й розвивається в процесі взаємодії організму з постійно мінливими умовами середовища, тому нервова система позбавлена стабільності, позаяк безупинно вдосконалюється у філо- і онтогенезі;

- онтогенез нервової системи повторює її філогенез;

- до моменту народження еволюційно давні відділи нервової системи сформовані добре, а еволюційно молоді відділи розвинені гірше;

- у процесі еволюції спостерігається переміщення контролюючої дії до вищих відділів мозку від нижчих, тому виробляється субординація між ними, співвідпорядкованість еволюційно давніх функцій еволюційно молодим;

- еволюція нервової системи йшла у бік ускладнення, диференціювання й спеціалізації в будові, удосконалення й ускладнення нових виконуваних функцій.

ПИТАННЯ ДО МОДУЛЬНОГО КОНТРОЛЮ

1. Анатомія у системі біологічних наук.
2. Значення ЦНС.
3. Нервова тканина, нейроглія.
4. Нейрон: будова, класифікація.
5. Розвиток нейрону.
6. Нерв: будова, класифікація.
7. Нервове волокно, класифікація.
8. Рефлекторна дуга: будова, класифікація.
9. Синапс: будова, класифікація.
10. Зовнішня будова спинного мозку.
11. Будова сірої рідини спинного мозку.
12. Сегментарна будова спинного мозку.
13. Будова білої рідини спинного мозку.
14. Провідні шляхи спинного мозку.
15. Розвиток спинного мозку.
16. Розвиток та поділ головного мозку на відділи.
17. Розміщення та зовнішня будова довгастого мозку.
18. Внутрішня будова довгастого мозку.
19. Розвиток довгастого мозку.
20. Будова мосту.
21. Розвиток мосту.
22. Четвертий шлуночок.
23. Ромбоподібна ямка.
24. Розміщення та зовнішня будова мозочка.
25. Будова сірої речовини мозочка.

26. Будова білої речовини мозочка.
27. Розвиток мозочка.
28. Будова та розвиток середнього мозку.
29. Будова таламічної області проміжного мозку.
30. Будова гіпоталамічної області проміжного мозку.
31. Будова нової кори великих півкуль.
32. Поділ кори великих півкуль на частки, основні звивини та борозни.
33. Будова сірої речовини великих півкуль.
34. Будова білої речовини великих півкуль.
35. Розвиток базальних ядер.
36. Розвиток великих півкуль.
37. XII пар черепно-мозкових нервів.
38. Будова органу зору.
39. Будова органу слуху.
40. Утворення спинномозкового нерва.
41. Сплетіння: шийне, плечове, поперекове, крижове, та їх нерви.
42. Пренатальний період онтогенезу нервової системи.
43. Постнатальний період онтогенезу нервової системи.
44. Загальний філогенез нервової системи.
45. Відмінності будови нервових систем у Безхребетних та Хребетних.
46. Особливості будови нервової системи у Безхребетних.
47. Особливості будови нервової системи у Хребетних.
48. Загальна характеристика автономної нервової системи.
49. Характеристика симпатичної нервової системи.
50. Характеристика парасимпатичної системи
51. Характеристика метасимпатичної системи.
52. Будова, функції та значення лімбічної системи.
53. Ретикулярна формація: будова, функції та значення.

ТЕСТОВІ ПИТАННЯ

№1. Яку функцію виконує мікроглія:

- А. Захисну;
- Б. Опорну;
- В. Ізоляційну;
- Г. Фагоцитоз.

№2. Яку функцію виконують епендімоцити:

- А. Захисну;
- Б. Опорну;
- В. Ізоляційну;
- Г. Фагоцитоз.

№3. Яку функцію виконують олігодендрогліоцити:

- А. Захисну;
- Б. Опорну;
- В. Ізоляційну;
- Г. Фагоцитоз.

№4. Про працездатність нейрона можна судити із наявності:

- А. Тигроїдної речовини;
- Б. Аксонного горбка;
- В. Пластид;
- Г. Нейрофібрил.

№5. Характеристика дендритів:

- А. Передають нервовий імпульс від тіла клітини;
- Б. Передають нервовий імпульс до тіла клітини;
- В. Вкриті мієліновою оболонкою;
- Г. Мають рецепторний апарат.

№6. Характеристика аксонів:

- А. Передають нервовий імпульс від тіла клітини;
- Б. Передають нервовий імпульс до тіла клітини;
- В. Вкриті мієліновою оболонкою;
- Г. Мають рецепторний апарат.

№7. Укажіть неправильну відповідь. До складу безм'якотного нервового волокна входять:

- А. Осьовий циліндр;
- Б. Мієлінова оболонка;
- В. Шванівські клітини;
- Г. Аксолема;
- Д. Нерв.

№8. Укажіть неправильну відповідь. До складу м'якотного нервового волокна входять:

- А. Осьовий циліндр;
- Б. Мієлінова оболонка;
- В. Шванівські клітини;
- Г. Аксолема;
- Д. Нерв.

№9. Виберіть правильну послідовність структур рефлекторної дуги:

- А. Рецептор – вставний нейрон – аферентний нейрон – ефектор – еферентний нейрон;
- Б. Ефектор – аферентний нейрон – вставний нейрон – еферентний нейрон – рецептор;
- В. Аферентний нейрон – еферентний нейрон – вставний нейрон – рецептор – ефектор;
- Г. Рецептор – аферентний нейрон – вставний нейрон – еферентний нейрон – ефектор.

№10. Місце безпосередньої передачі збудження в синапсах називається:

- А. Синаптична щілина;
- Б. Пресинаптична мембрана;
- В. Постсинаптична мембрана;
- Г. Субсинаптична мембрана.

№11. Відомо, що спинний мозок покритий трьома оболонками. Оболонка, що утворює широкий циліндричний мішок із щільної фіброзної тканини, називається:

- А. Тверда;
- Б. Павутинна;
- В. М'яка.

№12. Відомо, що спинний мозок покритий трьома оболонками. Оболонка, що утворює широкий циліндричний мішок із вкритої ендотелієм сполучної тканини, називається:

- А. Тверда;
- Б. Павутинна;
- В. М'яка.

№13. Відомо, що спинний мозок покритий трьома оболонками. Оболонка, що щільно прилягає до зовнішньої поверхні мозку й утворюється пухкою сполучною тканиною, називається:

- А. Тверда;
- Б. Павутинна;
- В. М'яка.

№14. Аксони тонкого й клиноподібного канатиків утворюють:

- А. Латеральну петлю;
- Б. Медіальну петлю;
- В. Ретикулярну формацію;
- Г. Внутрішню капсулу.

№15. Аксони ядер черепно-мозкових нервів мосту утворюють:

- А. Трапецієподібне тіло;
- Г. Основу;

- Б. Покришку;
В. Ніжки мосту;
- Д. Ручки мосту.

№16. Аксони власних ядер мосту утворюють:

- А. Трапецієподібне тіло;
Б. Покришку;
В. Ніжки мосту;
- Г. Основу;
Д. Ручки мосту.

№17. У зовнішній будові мозочка виділяють:

- А. Покрівлю;
Б. Покришку;
В. Півкулі;
- Г. Основу;
Д. Черв'як

№18. Укажіть неправильну відповідь. Середній мозок складається з:

- А. Чотиригорбикової пластинки;
Б. Покришки;
В. Ніжок;
- Г. Сірого горба;
Д. Чорної речовини;
Е. Смугастого тіла.

№19. Укажіть неправильну відповідь. До складу таламічної ділянки проміжного мозку входять:

- А. Таламус;
Б. Епіталамус;
- В. Гіпоталамус;
Г. Метаталамус.

№20. Укажіть неправильну відповідь. До складу гіпоталамічної ділянки проміжного мозку входять:

- А. Зорове перехрестя;
Б. Гіпофіз;
- В. Епіфіз;
Г. Сірий горб.

№21. Відомо, що таламус ділиться на п'ять ядер. Яке ядро пов'язане з ретикулярною формацією:

- А. Передне;
Б. Латеральне;
В. Центральне;
- Г. Медіальне;
Д. Задне.

№22. Відомо, що таламус ділиться на п'ять ядер. Яке ядро пов'язане з органом зору:

- А. Передне;
Г. Медіальне;

№29. У якій звивині міститься ядро рухового аналізатора:

- | | |
|-------------------------|------------------------|
| А. Передцентральної; | Г. Постцентральної; |
| Б. Середньої скроневої; | Д. Верхньої скроневої; |
| В. Нижньої лобової; | Е. Гіпокампулярної. |

№30. Сіра речовина кінцевого мозку представлена базальними ядрами. Структурою якого ядра є біла куля:

- | | |
|-----------------------|--------------------------|
| А. Хвостатого; | Г. Мигдалеподібних ядер; |
| Б. Сочевицеподібного; | Д. Смугастого тіла. |
| В. Огорожі; | |

№31. Сіра речовина кінцевого мозку представлена базальними ядрами. Яке ядро оточує таламус:

- | | |
|---------------------|-------------------------|
| А. Хвостате; | Г. Мигдалеподібні ядра; |
| Б. Сочевицеподібне; | Д. Смугасте тіло. |
| В. Огорожа; | |

№32. Сіра речовина кінцевого мозку представлена базальними ядрами. Яка структура утворюється в результаті з'єднання хвостатого ядра і шкаралупи:

- | | |
|-----------------------|--------------------------|
| А. Хвостатого; | Г. Мигдалеподібних ядер; |
| Б. Сочевицеподібного; | Д. Смугастого тіла. |
| В. Огорожі; | |

№33. Кора великих півкуль ділиться на шість шарів. Виберіть правильну послідовність розміщення шарів кори:

- А. Молекулярний – шар пірамідних клітин – зовнішній зернистий – гангліонарний – внутрішній зернистий – поліморфний;
- Б. Зовнішній зернистий – поліморфний – шар пірамідних клітин – молекулярний – гангліонарний – внутрішній зернистий;
- В. Поліморфний – шар пірамідних клітин – зовнішній зернистий – молекулярний – гангліонарний – внутрішній зернистий;

Г. Молекулярний – зовнішній зернистий – шар пірамідних клітин – внутрішній зернистий – гангліонарний – поліморфний.

№34. Біла речовина великих півкуль складається із трьох видів волокон. Які волокна утворюють променистий вінець:

- А. Асоціативні; Г. Мозолисте тіло;
Б. Комісуральні; Д. Склепіння;
В. Проекційні; Е. Передня і задня мозкові спайки.

№35. У синапсах симпатичної нервової системи виділяють медіатор:

- А. Адреналін; В. Норадреналін;
Б. Ацетилхолін; Г. Вазопресин.

№36. У синапсах парасимпатичної нервової системи виділяють медіатор:

- А. Адреналін; В. Норадреналін;
Б. Ацетилхолін; Г. Вазопресин.

№37. Центральна частина симпатичної нервової системи представлена:

- А. Ядрами III, VII, IX, X пар черепно-мозкових нервів;
Б. Латеральними проміжними ядрами грудних сегментів;
В. Превентивними вузлами й нервовими сплетеннями;
Г. Ядрами II, III, IV крижових сегментів спинного мозку.

№38. Центральна частина парасимпатичної нервової системи представлена:

- А. Ядрами III, VII, IX, X пар черепно-мозкових нервів;
Б. Латеральними проміжними ядрами грудних сегментів;

В. Превертебральними вузлами й нервовими сплетеннями;

Г. Ядрами II, III, IV крижових сегментів спинного мозку.

№39. Згідно із філогенетичним законом, ті відділи НС, які до моменту народження краще розвинені, еволюційно давніми, а ті відділи, які гірше розвинені, - еволюційно молодими. Яка із запропонованих структур мозку еволюційно давньою:

- А. Півкулі мозочка; В. Червоні ядра середнього мозку;
Б. Довгастий мозок; Г. Черв'як мозочка.

№40. Згідно із філогенетичним законом, ті відділи НС, які до моменту народження краще розвинені, еволюційно давніми, а ті відділи, які гірше розвинені, - еволюційно молодими. Виберіть правильний еволюційний ланцюжок:

- А. Таламус – гіпоталамус – базальні ядра – плащ;
Б. Таламус – базальні ядра – гіпоталамус – плащ;
В. Базальні ядра – таламус – гіпоталамус – плащ.

№41. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує органи травлення, дихання, серце:

- А. Окоруховий нерв; Г. Переддвірно-завитковий нерв;
Б. Блоковий нерв; Д. Блукаючий нерв.
В. Відвідний нерв;

№42. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує зовнішній прямий м'яз ока:

- А. Окоруховий нерв; Г. Переддвірно-завитковий нерв;
Б. Блоковий нерв; Д. Блукаючий нерв.
В. Відвідний нерв;

№43. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує м'язи, що звужують зіницю:

- А. Окоруховий нерв; Г. Переддвірно-завитковий нерв;
Б. Блоковий нерв; Д. Блукаючий нерв.
В. Відвідний нерв;

№44. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує орган слуху й рівноваги:

- А. Окоруховий нерв; Г. Переддвірно-завитковий нерв;
Б. Блоковий нерв; Д. Блукаючий нерв.
В. Відвідний нерв;

№45. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує верхній косий м'яз ока:

- А. Окоруховий нерв; Г. Переддвірно-завитковий нерв;
Б. Блоковий нерв; Д. Блукаючий нерв.
В. Відвідний нерв;

№46. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує грудинно-ключично-соскоподібний й трапецієподібний м'язи:

- А. Трійчастий нерв; Г. Додатковий нерв;
Б. Лицевий і проміжний; Д. Під'язиковий нерв.
В. Язикоглотковий нерв;

№47. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує слизову оболонку порожнини рота, носа, смакові сосочки, слинні залози, мімічну мускулатуру:

- А. Трійчастий нерв; Г. Додатковий нерв;
Б. Лицевий і проміжний; Д. Під'язиковий нерв.
В. Язикоглотковий нерв;

№48. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує шкіру обличчя, кон'юнктиву ока, смакові сосочки, жувальні м'язи:

- А. Трійчастий нерв;
Б. Лицевий і проміжний;
В. Язикоглотковий нерв;
Г. Додатковий нерв;
Д. Під'язиковий нерв.

№49. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує власні м'язи язика та м'язи, що приводять у рух язик:

- А. Трійчастий нерв;
Б. Лицевий і проміжний;
В. Язикоглотковий нерв;
Г. Додатковий нерв;
Д. Під'язиковий нерв.

№50. Яка пара черепно-мозкових нервів іннервує корінь язика, смакові сосочки, привушну слинну залозу:

- А. Трійчастий нерв;
Б. Лицевий і проміжний;
В. Язикоглотковий нерв;
Г. Додатковий нерв;
Д. Під'язиковий нерв.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

«

«біологічний годинник», 139
«вегетативний гіпоталамус», 141
«сторожовий рефлекс», 134
«тигродна» речовина, 83
«цибулина», 108

А

автономна нервова система, 3, 10, 252, 253
аденогіпофіз, 143
аденозінтрифосфат, 266
адипсія, 143
адреналін, 256
акалькулія, 157
акомодація ока, 134
аксони, 83, 85, 116, 125, 172, 203, 231, 239, 251, 262, 328, 341, 343
аксонний горбок, 82, 83
аксонні закінчення, 83
алексія, 161
аллокортес, 178, 180

альтернуючі паралічі, 113
амонів ріг, 150, 354
ампула сльозового каналця, 210
ампульні гребені, 226
ампулярна ніжка, 225
амузія, 161
амфібії, 347
аналізатор, 189
аортальне сплетення, 260
апікальна нервова система, 338
аркуатне (дугоподібне, лійкове) ядро, 142
артеріальні рецептори, 248
архенцефалон, 324
археокортес, 169, 178
археocereбелум, 344
асинергія, 127
асоціативні волокна, 101, 125, 138, 173, 331, 334, 355
астазія, 126
астенія, 126
астроглія, 74
астроцити, 75, 76, 77
атаксія, 127
атетоз, 167
атонія, 126

атропін, 256
 афагія, 143
 афазія Брока, 154
 афазія Верніке, 161
 аферентне волокно, 93, 242
 аферентні нейрони, 85, 86,
 90, 101, 102, 114, 283, 345
 Ахілів рефлекс, 291
 ацетилхолін, 256

Б

базальні ядра, 144, 163, 165,
 166, 307, 346, 372, 374
 базиллярна (основна)
 борозна, 117
 базиллярна пластинка, 221,
 222, 223
 барабанна перетинка, 213,
 214
 барабанна порожнина, 214
 барабанний нерв, 263
 барабанний отвір, 215
 барабанні сходи, 219, 220,
 222
 барорецептори, 247
 безмієлінове нервово
 волокно, 86
 безчерепні, 340
 біла речовина, 73, 97, 124,
 282, 299, 357
 біла речовина мозочка, 125
 білі сполучні гілки, 257, 258
 біполярний нейрон, 84
 бічний кірково-
 спинномозковий
 (пірамідальний) шлях,
 105
 бічні роги, 99

бічні шлуночки, 148, 283
 бічна проміжна
 субстанція, 256
 бластоцель, 279
 бластула, 279
 бліда куля, 166
 блоковий нерв, 132
 блукаючий нерв, 112, 247,
 374, 375
 больові (ноцицептивні)
 рецептори, 190
 булава, 110, 231
 бульбомезенцефальна
 система, 342
 бульботаламічний шлях,
 251

В

вазопресин, 141, 142, 144,
 146, 147
 валик, 109, 137, 140, 150, 174
 велике коло папеса, 179
 великий черевний нерв,
 259
 велике кільце райдужки,
 202
 великогомілковий нерв,
 273
 вентральний (передній)
 спинномозково-
 мозочковий шлях, 103
 верхнє слиновидільне
 ядро, 254, 262
 верхні ніжки, 125
 верхній мозковий парус,
 127
 верхній поздовжній пучок,
 173

- верхній брижовий вузол, 260
 верхньомедіальне ядро, 137, 141, 142
 верхня півмісяцева часточка, 121
 верхня повіка, 207
 вестибулярна перетинка, 221
 вестибулярний аналізатор, 226
 вестибулярні рефлекси, 297
 висхідні шляхи, 102
 висхідні шляхи спинного мозку, 103
 відвідний нерв, 118
 війкове коло, 199
 війкове тіло, 197, 198
 війковий вінець, 199, 200
 війковий вузол, 261
 війковий м'яз, 194, 199
 війковий поясок, 191, 194, 195
 війковий (циліарний) край, 200
 війковий поясок, 199
 вікно завитки, 217
 вікно переддвер'я, 217
 вільні нервові закінчення, 236, 238
 вільні прості нервові закінчення, 236
 вісь кришталіка, 193
 власне судинна оболонка, 198
 власне шкіра, 232
 власні ядра мосту, 116, 117
 внутрішнє вухо, 217
 внутрішній зернистий шар, 172
 внутрішньокрайова звивина, 164
 внутрішньотім'яна (міжтім'яна) борозна, 154
 внутрішня вісь очного яблука, 192
 внутрішня капсула, 176
 водопровід середнього мозку, 131, 283
 водяниста волога, 195
 волокнисті астроцити, 75
 волосяні мішечки, 235, 236
 вторинна слухова зона, 161
 вторинні рецептори, 189
 вторинні борозни, 309
 вузлик, 121, 122
 вузлова нервова система, 319
 вушна раковина, 212
 вушний горбок, 212
 вушна часточка, 212

Г

- гангліозна пластина, 281
 гангліонарний шар, 172
 гастродель, 279
 гастреляція, 279
 гачкуватий пучок, 173
 гачок, 151, 160, 164, 165, 175, 219, 232
 гемодинамічні рефлекси, 113
 гіпертонус, 167, 168
 гіперфагія, 142
 гіпокамп, 13, 164, 169, 175

- гіпокінез, 168
гіпонеуральна нервова система, 338
гіпоталамо-антероаденогіпофізарна система, 147
гіпоталамо-гіпофізарна система, 142, 146
гіпоталамо-метааденогіпофізарна система, 147
гіпоталамо-постгіпофізарна система, 147
гіпоталамус, 141, 175, 178, 179, 181, 183, 282, 305, 374
гіпофіз, 137, 140, 143, 183, 370
гіренцефалічний тип кори, 355
гірка, 122
гістіоцити головного мозку, 79
глибокий малогомілковий нерв, 273
голкошкірі, 337
головний мозок, 3, 10, 11, 106, 107, 149, 151, 282, 333
горб черв'яка, 122
гребені шкіри, 233
гребінчаста зв'язка, 200
грудинно-ключично-соскоподібний м'яз, 112
грудний відділ, 259
- Д**
- дводишні риби, 346
двочеревцева часточка, 121
девторенцефалон, 324, 325
дзеквілібрація, 126
дейтоцеребрум, 334
дендрити, 13, 78, 82, 84, 299, 328
депресорний нерв, 263
децеребраційна регідність, 134
дзьоб, 174
диск зорового нерва, 191, 203, 204
диски меркеля, 237
диск зорового нерва, 198
діафрагмовий нерв, 268
діенцефалотеленцефальна НС, 349
довгастий мозок, 107, 108, 109, 246, 282, 321, 326, 342
додаткове ядро окорухового нерва, 261
додатковий нерв, 112
дорсальне ядро блукаючого нерва, 263
дорсальний (задній) спинномозково-мозочковий шлях, 103
дофамін, 134, 146
- Е**
- еволюційні закони, 363
екваторіальний діаметр, 193
екватор кришталика, 195
екватор, 192, 193
ектодерма, 279
ектонеуральна нервова система, 338
електрична активність мозку, 313

електричний синапс, 91
 еліптична маточка, 224
 ендолімфа, 217, 225
 ендоневрій, 90
 ентерамін, 266
 ентодерма, 279
 енторіальна кора, 186
 енцефалізація, 341, 342
 епендима, 74, 79
 епендимоцити, 79, 80, 81, 367
 епіневрій, 89
 епіталамус, 135, 137, 282
 епіфіз, 138, 370, 371
 ерготоксин, 256
 ефектор, 93, 94, 255, 368
 еферентне волокно, 93
 еферентні нейрони, 85, 86, 90, 102, 114, 172, 353

3

завиток, 155, 212
 загальний малоомілковий нерв, 273
 заглибина диска, 203
 задне додаткове ядро оливи, 110
 задне ядро, 137, 141, 142
 задні гілки, 267
 задні корінці, 99, 100, 268
 задній кант повіки, 208
 задній мозок, 107, 115, 281, 282, 321, 353
 задній полюс, 192, 261
 задній ріг, 148
 задній шкірний нерв стегна, 272
 задні роги, 99, 242

задня група ядер, 136
 задня камера очного яблука, 195
 задня ніжка, 177
 задня пронизана речовина, 145
 задня спайка, 176
 зародковий (передплодовий, ембріональний) період, 279
 затульний нерв, 272
 зауропсидний тип мозку, 349
 захисні дихальні рефлекси, 296
 захисні рефлекси, 113, 302
 зигота, 279
 зіниця, 200, 206
 зіничний рефлекс, 134, 302
 зіничний край, 200
 зірчастий вузол, 259
 змішані волокна, 90
 зовнішні підтримувальні клітини, 221
 зовнішні фалангові (дейтерса) клітини, 221
 зовнішній слуховий хід, 212
 зовнішня вісь очного яблука, 192
 зорова агнозія, 156
 зорова частина сітківки, 202
 зорове перехрестя, 137, 140, 145, 211
 зоровий аналізатор, 11, 210, 311
 зоровий тракт, 140
 зубчаста звивина, 164

зубчаста лінія сітківки, 198
зубчасте ядро, 123, 124, 298

I

інтерорецептори, 102, 247, 248
інтероцептивна система, 247
інтероцептивний аналізатор, 250
інтрамуральні ганглії, 266
інфундибулярний орган, 340
іритантні рецептори, 249
іхтіопсидний тип мозку, 345

К

кам'янистий нерв, 262
кант рогівки, 196
капсула очного яблука, 195
кишковопорожнинні, 327
кільчасті черв'яки, 331
кіноцилії, 224
кінський хвіст, 101
кінцеве нервово тільце, 83
кінцевий мозок, 107, 148, 163, 282, 309, 324, 325, 345, 346, 351, 353
кінцева пластинка мозку, 174
кірково-мосто-мозочковий шлях, 125, 133
кісткова завитка, 218
кісткова спіральна пластинка, 218, 219
кісткові ніжки, 218

клаптик, 121, 122
клиноподібне ядро, 110
клиноподібний пучок, 103
клиноподібний горбок, 110
клітини Беца, 105, 109, 172
клітини Пуркінє, 122, 123, 299, 345
клітини Гортага, 78
клітини Роде, 341
клітини Хензена, 221
клітини-стовпи, 221
коваделко, 216, 217
коефіцієнти цефалізації, 362
кожна волосина, 234, 237
козелок, 213
коллатеральна борозна, 150, 151, 157, 158, 159, 160
колбочки, 204
колінний рефлекс, 291
коліно, 174, 176
комплекс Гольджі, 81
кон'юнктива, 197, 208
конвергенція, 134
консолідація пам'яті, 187
конус, 95
кора великих півкуль, 169, 170, 310, 312, 372
кора кришталіка, 194
кора мозочка, 122
корінці спинного мозку, 99
корковий центр зорового аналізатора, 211
коркоподібне ядро, 123, 124
короткі асоціативні волокна, 101
кортикальний тип, 351
костисті риби, 346
крайова звивина, 154, 165
крижове сплетення, 272

крижові парасимпатичні ядра, 264
 крило центральної часточки, 121
 крилопіднебінний вузол, 262
 крилоподібний нерв, 262
 крипти райдужки, 202
 кристи, 226
 кришталик, 191, 192, 200, 201
 кругле вікно, 220
 круглі черв'яки, 331, 357
 круглороті, 341
 кулясте ядро, 124
 купол завитки, 218, 219
 купула, 226
 кутова звивина, 157

Л

ланцюгова нервова система, 332
 латеральна група ядер, 136
 латеральна зона, 142
 латеральне колінчасте тіло, 140, 371
 латеральне навколошлуночкове ядро, 141
 латеральний кут ока, 206, 207
 латеральний шкірний нерв стегна, 271
 латеральні апертури, 129
 латеральна (сильвієва) борозна, 159
 латеральна петля, 117
 лемніскова система, 243

лемнісковий шлях, 242
 листок черв'яка, 120, 122
 лицевий горбок, 128, 129
 лицевий і проміжний нерви, 118
 ліаноподібні волокна, 123
 ліберини, 142
 лійковий закуток, 145
 лійка, 140
 ліктьовий нерв, 270
 лімбічна система, 177, 179
 лісенцефалічний тип кори, 355
 лобова борозна, 152
 лобова частка, 152
 лобові звивини, 152
 лобові щипці, 174
 лупшина, 166
 люліберин, 168

М

м'язові гілки, 268
 м'язово-шкірний нерв, 269
 м'яка або судинна оболонка, 97
 макроглія, 74
 макули, 224
 мале кільце райдужки, 201, 202
 малий комплекс, 179, 181
 малий черевний нерв, 259
 мамілярні тіла, 178
 мамілярний комплекс, 141, 143
 мамілярно-таламічний тракт, 143
 медіальна група ядер, 136
 медіальна зона, 142

- медіальне додаткове ядро оливи, 110
- медіальне колінчасте тіло, 139, 371
- медіальний кут ока, 206, 207
- медіальна апертура, 129
- медіальна петля, 110, 117, 246
- медіатори, 256
- медулярна трубка, 281
- медулярна пластинка, 280
- мезаксон, 87, 88
- мезенцефалоцеребелярна система, 346
- мезокортекс, 169, 178
- мелатонін, 139
- меридіани, 192
- метасимпатична нервова система, 264
- метаталамус, 135, 282
- механорецептори, 190, 240, 245, 247
- мигдалеподібне тіло, 178, 181
- мигдалеподібне ядро, 168
- мигдалик мозочка, 121
- мигдалик, 179, 182
- мієлін, 88, 242, 283
- мієлінізація, 283, 297, 298, 307, 310, 360
- мієлінова оболонка, 78, 83, 87, 368
- мієлінова пластинка, 88
- мієлін, 77
- міжвузловий сегмент, 89
- міжталамічне злипання, 135, 137
- мікроглія, 74, 76, 78, 367
- мішок кон'юнктиви, 208, 209
- мозковий (нервовий) шар, 203
- мозкові пухирі, 281
- мозолисте тіло, 137, 148, 174
- мозочок, 119, 120, 122, 124, 125, 126, 297
- молекулярний шар, 170
- молоточок, 217
- моллюски, 336
- моноамінергічні центри, 146
- моносинаптична рефлекторна дуга, 94
- морський коник, 150, 164, 175, 178, 181, 185, 187, 188
- мотузкові тіла, 127
- мохоподібні волокна, 123
- мультиполярний нейрон, 84
- м'язові веретена, 245, 246

Н

- навколосудинний простір, 198
- надзорове ядро, 141
- надзоровий задуток, 145
- надшкір'я, 232
- найпростіші, 327
- насінки шмідта – лантермана, 89
- настановний рефлекс, 303
- невільні інкапсульовані закінчення, 236
- нейрогіпофіз, 143, 146
- нейроглія, 74, 78, 170
- нейрогормони, 146

- нейролемоцити, 77
нейролема, 82
нейрон, 81, 82, 84, 85, 94,
210, 223, 226, 228, 229, 231,
252, 254, 255, 261, 368
нейрони без осьового
циліндру, 85
нейропіль, 318
нейроплазма, 82
нейрофібрили, 83, 318
неокортекс, 169, 178, 185
неостріатум, 167
нерви, 90, 256
нервова система, 71
нервова тканина, 74, 365
нервова трубка, 279, 340
нервове волокно, 3, 86, 365
нервовий центр, 111
нервові сплетення, 318, 328
нервова система
розкидановузлового
типу, 336
несвідомі шляхи, 102
неспецифічні ядра, 138
нижнє слиновидільне
ядро, 262
нижні ніжки, 108, 111, 125,
128
нижній мозковий парус,
127
нижній поздовжній пучок,
173
нижній ріг, 150
нижньомедіальне ядро,
137, 141, 142
нижня півмісяцева
часточка, 121
нижня повіка, 207
нижня тім'яна часточка,
154, 156
ніготь, 235
нігро-спинальний шлях,
133
ніжки середнього мозку,
133
норадреналін, 256
ноцицептивна (больова)
чутливість, 238
нюхова цибулина, 164, 181
нюховий аналізатор, 231
нюховий мозок, 163, 164,
169, 178, 180, 282, 323, 324
нюховий тракт, 164
нюховий трикутник, 164
нюхові смуги, 164
нюхові джгутики, 231
нюхові залози, 229
нюхові клітини, 229
нюхова частина слизової
оболонки носа, 229
нюхова булава, 230

О

- оболонники, 339
обхідне підвищення, 150
овальне вікно, 220
огорожа, 169, 372
окоруховий нерв, 132
окситоцин, 141, 144, 146, 147
оливи, 108, 109, 110, 123
олігодендроглія, 77
олігодендроцити, 77
онтогенез, 278, 315, 316
онтогенез мозочка, 297
онтогенез довгастого мозку
й мосту, 293

- онтогенез кори великих півкуль головного мозку, 309
- онтогенез проміжного мозку і базальних ядер, 305
- онтогенез середнього мозку, 299
- онтогенез спинного мозку, 285
- орган зору, 190
- орган нюху, 229
- орган рівноваги, 224
- орган слуху, 211
- орган смаку, 227
- ортогональна нервова система, 329
- осміофільний матеріал, 92
- острівець, 161, 162
- осьовий циліндр, 88
- отоконії, 224
- отолітовий апарат, 224
- отолітова мембрана, 224
- очне яблуко, 132, 190-198, 200, 202, 208, 261, 275

П

- павутинна оболонка, 97
- палеокортекс, 169, 178
- палеостріатум, 167
- палеоцеребелум, 344
- палички, 205
- палідум, 166, 307, 308, 312
- паравертебральні вузли, 258
- парагіпокампальна звивина, 151, 159, 160
- парасимпатична нервова система, 3, 261
- пахвовий нерви, 269
- пептидергічні центри, 146
- первинна слухова зона, 161
- переддверно-завитковий нерв, 119
- переддверно-спинномозковий (вестибулоспинальний) шлях, 106
- передні гілки, 267
- передні корінці, 99, 100, 263, 268
- передні роги, 99
- передній горбок, 135
- передній кант повіки, 207
- передній кірково-спинномозковий (пірамідальний) шлях, 105
- передній полюс, 191
- передній ріг, 148
- передня група ядер, 136
- передня камера очного яблука, 195
- передня ніжка, 176
- передня спайка, 176
- передпідставка, 178
- передцентральна борозна, 152, 153
- передцентральна звивина, 152
- перемикальні ядра, 136
- перетинчасте переддвер'я, 224
- перетинчастий лабіринт, 217, 220
- перехоплення Ранв'є, 78, 82, 88, 242

- перехрестя пірамід, 109
перивентрикулярна зона,
141
перилімфа, 217
периневрій, 90
периферичний відділ
симпатичної частини,
257
півкулі головного мозку,
148
півмісяцева складка
кон'юнктиви, 207
пігментація червоного
ядра, 300
пігментний шар сітківки,
202
під'язиковий нерв, 112
під'язиковий вузол, 262
підключична частина
плечового сплетення,
269
піднижньощелепний
вузол, 262
підпаутинний простір, 96,
97, 129, 217
підчеревне сплетення, 260
підшкірна основа, 234
піраміда черв'яка, 122
піраміди, 109, 119, 216, 220,
262
піраміда скроневої кістки,
216, 263
пірамідна система, 300
пластинка покрівлі, 131
пластинчасті тільця
пачіні, 237
плащ, 163, 170, 324, 355
плечове сплетення, 269
плодовий (фетальний)
період, 279
плоскі черв'яки, 329
пляма, 191, 198, 203, 204
поверхневий
малогомілкового нерва,
273
поверхневий кінцевий
орган, 240
повідець, 138
повідцевий трикутник, 138
повіки, 205, 207
поворотна, гілка, 267
подушка, 135
покров, 116, 117, 130, 132,
234
покровна перетинка, 222,
223
покрівельно-
спинномозковий
(тентоспинальний)
шлях, 105
покрівля, 131
поля Фореля, 144
поліморфний
(багатоформний) шар,
172
полісинаптична
рефлекторна дуга, 94
поперекове сплетення, 271
поперековий відділ, 259
постгангліонарні волокна,
258, 259, 262
постсинаптична мембрана,
91, 92
постцентральна звивина,
149, 154, 155
постцентральна борозна,
154
потилична частка, 157, 158,
159
потиличні щипці, 174

- початковий
(передімплантаційний)
період, 279
- пояс, 173
- поясок, 195, 199, 200
- поясна борозна, 151, 152,
153, 155
- поясна звивина, 151, 153,
155, 164, 181
- перевертебральні вузли, 259
- прегангліонарний нейрон,
255
- прегангліонарні волокна,
252, 258, 259, 261, 264
- пренатальний період
онтогенезу, 3, 279, 366
- преоптичні ядра, 142
- пресинаптичне
закінчення, 91
- привушний вузол, 263
- приморськоконикова
звивина, 178
- присереднє підвищення,
128, 129
- пришлуночкове ядро, 141
- провідні шляхи, 101
- проекційні волокна, 176
- проекційні зони кори, 185
- прозора перегородка, 148
- променевий нерв, 270
- променистий вінець, 177,
373
- променистість мозолистого
тіла, 174, 175
- проміжна частина, 144
- проміжний мозок, 107, 135,
137, 282, 342, 353, 356
- проміжна зона, 144
- пропріорецептори, 245
- пропріоцептивна система,
245
- пропріоцептивний
аналізатор, 246
- проста ніжка, 226
- протизавиток, 212, 213
- протоплазматичні
астроцити, 75
- протоцеребрум, 334
- прямі звивини, 152
- псевдоуніполярний
нейрон, 84, 101
- психічна сліпота, 184
- птахи, 351
- пташина шпора, 148
- пупок барабанної
перетинки, 214
- пучкова звивина, 164
- пучок Бурдаха, 97
- пучок Вік д'азіра, 143
- пучок Голля, 97

Р

- райдужка, 191, 197, 206
- реакція переляку, 301
- решітчаста, 349
- ретикулоспинальні
волокна, 115
- ретикулоцеребелярні
волокна, 115
- ретикулярна формація,
111, 113, 114, 116, 117, 136,
138, 179, 294, 318, 366, 370
- рефлекс Бабінського, 290
- рефлекс Кречмера, 296
- рефлекс Моро, 301
- рефлекси положення тіла,
303

- рефлекторна діяльність
плода, 288
- рефлекторна дуга, 93, 94
- рецептори, 72, 93, 94, 102,
119, 189, 227, 231, 236, 237,
238, 245, 248, 249, 252, 255,
288, 322, 342, 368
- рецептори легенів, 248
- рилізинг-гормони, 142
- рогівка, 190, 191, 196, 206
- рогівкові тільця, 196
- родопсин, 205
- розвиток базальних ядер,
307
- ромбоподібна ямка, 129
- ромбоподібний мозок, 282,
326, 357
- ручки мосту, 117
- ручки горбка, 131
- С**
- сакулос, 224
- свідомі провідні шляхи
102, 136, 371
- сегмент, 101
- серединний нерв, 270
- середнє вухо, 214
- середні ніжки мозочка, 117,
125, 128
- середній мозок, 107, 130,
282, 322, 325, 342, 346, 347,
370
- серотонін, 139, 266
- симпатичний стовбур, 258
- синапси, 83, 90, 91, 243
- синаптична щілина, 91, 92
- синаптичний комплекс, 92
- синаптичні пухирці, 83, 90,
91, 92
- сідничний нерв, 272
- сіра речовина, 73, 80, 99,
111, 130, 357
- сіре покриття, 164
- сірий горб, 140, 145
- сірий шар, 131
- сірі сполучні гілки, 257, 258
- сіра спайка, 135
- сітківка, 191, 202
- сіткоподібна нервова
система, 318
- сітчастий шар, 233
- склепіння, 39, 106, 137, 143,
145, 150, 175, 176, 179, 181,
186, 208, 209, 355
- склепіння кон'юнктиви,
208
- склера, 196
- склиста волога, 193
- склисте тіло, 192, 193
- скронева частка, 159, 160
- скроневі борозни, 159
- скроневі звивини, 159
- сліпа пляма, 203
- сліпий отвір, 109
- сліпа частина сітківки, 205
- слухова агнозія, 156
- слухова труба, 214
- слуховий аналізатор, 10, 11,
223
- слухові кісточки, 214, 223
- слухові поля, 129
- сльозова залоза, 209
- сльозове озеро, 207
- сльозовий мішок, 210
- сльозове м'ясце, 207
- сльозовий сосочок, 208
- сльозові точки, 208

- сльозові каналці, 208, 209
смакова брунька, 227
смаковий аналізатор, 228
смакова пора, 227
смоктальний рефлекс, 296
смугасте тіло, 167, 372
соматично рухові ядра, 99
соматично чутливі ядра, 99
соматотопія, 244
сосочковий шар, 232
сосочкові (мамільярні) тіла, 140
сочевицеподібне ядро, 165
спадні провідні шляхи, 102, 105, 111, 113, 343
спадні шляхи спинного мозку, 105
спайкові волокна, 173
специфічні ядра, 136
спинне проміжне ядро, 263
спинний мозок, 73, 94, 97, 99, 101, 246, 250, 251, 257, 281, 282, 285-288, 326, 340, 369
спинний мозок, 73, 95, 96, 98, 101, 285, 287, 349, 353, 356
спинно-мозкова рідина, 287
спинномозковий вузол, 94, 100, 101, 267, 268
спинномозково-таламічний (спиноталамічний) шлях, 104
спиноретикулярні волокна, 114
спиноталамічний шлях, 242
спіральний орган, 220, 223
спіральний канал
завитки, 219
сполучна гілка, 267
сполучні ручки, 127
сравці, 353
статеві сплетення, 264
статини, 142
статичний тремор, 168
стегновий нерв, 272
стереоцилії, 224
стілки середнього вуха, 214
стовбур змішаного спинномозкового нерва, 100
стовбур зорового нерва, 203
стовпи, 101, 114, 145, 175, 176, 221, 357
стовщення поперекове, 95 шийне, 95
стоматогастрична нервова система, 331
стремінце, 217
стріатальний тип, 351
стріопалідарна система, 167
строма, 196
субсинаптична мембрана, 91
субталамічне ядро Льюїса, 144
субталамус, 140, 144
суглобні механорецептори, 245
судинна оболонка, 196, 197
судинне сплетення, 145, 150
судинна пластинка, 198
супрахіазменне (надперехресне) ядро, 142

сухожилльні органи
Гольджі, 245
сухожилльні рефлекси, 291
сферичний мішечок, 224
сходи переддвер'я, 219, 220,
222
сходова нервова система,
332

Т

тазовий нерв, 247
тазові нутрощеві нерви,
263
тактильна агнозія, 156
таламус, 135, 137, 165, 166,
181, 243, 282, 305, 348, 349,
370-374
тверда оболонка, 96
температурна чутливість,
239
термінальна нитка, 95, 96
терморцептори, 190, 238,
239
тіло склепіння, 175
тілодендрій, 83
тільця Мейснера, 237, 240
тільця Руфіні, 237
тім'яна афазія, 157
тім'яна частка, 154, 155
тім'яно-потилична
борозна, 154, 157
тонке ядро, 110
тонкий провідний пучок,
103
тонка часточка, 121
торочка, 150
трапецієподібне тіло, 116
третій шлуночок, 144

три півколових канали, 218
трикутна ямка, 212, 213
трикутник блукаючого
нерва, 129
трикутник під'язикового
нерва, 128, 129
тригоцеребрум, 334
трійчастий нерв, 117
трубчаста нервова система,
317, 320
тубулярна частина, 144
тулубовий мозок, 321, 332,
338

У

уніполярний нейрон, 84
утрикулюс, 224

Ф

феномен мультиплікації,
256
фіброзна оболонка, 195, 196
форми поведінки тварини,
323
фоторецептори, 190, 204,
205
фусцин, 202

Х

харчові рефлекси, 113
хвотальний рефлекс, 289,
304
хвороба Паркінсона, 134
хвостате ядро, 165
хеморецептори, 190, 248

хіазма, 211
 хімічний синапс, 91, 92
 хорєя, 167
 хрящові риби, 343

Ц

центр Брока, 154
 центр Верніке, 161
 центральна група ядер, 136
 центральна частина, 148, 256, 261, 373
 центральна частина симпатичної системи, 256
 центральна часточка, 120, 121, 122
 центральні борозни, 109, 152, 154
 центральна ямка, 204
 церебелоретикулярні волокна, 114
 цефалізація, 321

Ч

часточки острівця, 162
 черв'як, 121, 122, 298, 370, 374
 червоне ядро, 132, 167, 300, 326
 червоноядерно-спинномозковий (руброспинальний) шлях, 105
 черевне сплетення, 260
 черевний нерв, 247

четвертий шлуночок, 3, 127, 365
 членистоногі, 333
 човен, 212, 213
 чорна речовина, 130, 133
 чотиригорбкова пластинка, 131
 чотирикутна часточка, 120, 121

Ш

шар пірамідних клітин, 172
 шванівська клітина, 86, 87, 89, 368
 шийне сплетення, 267
 шийний відділ, 259
 шипики, 84
 шишкоподібне тіло, 131, 138
 шишкоподібний закуток, 145
 шкіра, 232
 шкірні гілки, 268
 шкірні рефлекси, 293
 шпорна борозна, 157

Ю

юктакапілярні рецептори, 249

Я

ядра автономної нервової системи, 99
 ядра гіпоталамуса, 305

- ядра мозочка, 123, 274
- ядра перегородки, 178
- ядра ретикулярної
формації, 114
- ядра сосочкового тіла, 141
- ядро, 82, 110, 124, 141, 192,
300
- ядро вершини, 124
- ядро кришталика, 194
- ядро оливи, 110
- ядро сірого горба, 141
- ядро чутливого
аналізатора, 154, 371
- ядро Якубовича, 254
- ядро нижнього горбка, 131
- язикова звивина, 151, 157,
158, 159, 160
- язигоглотковий нерв, 112
- язичок мозочка, 121, 122
- язичок черв'яка, 121, 122
- ямка склистого тіла, 193
- зремний отвір, 112

ВІДПОВІДІ НА ТЕСТОВІ ПИТАННЯ

- | | |
|----------|----------|
| 1. Г | 26. В |
| 2. А | 27. Д |
| 3. В | 28. Г |
| 4. А | 29. А |
| 5. Б, Г | 30. Б |
| 6. А, В | 31. А |
| 7. Б, Д | 32. Д |
| 8. Д | 33. Г |
| 9. Г | 34. Г |
| 10. Г | 35. А, В |
| 11. А | 36. Б |
| 12. Б | 37. Б |
| 13. В | 38. А, Г |
| 14. Б | 39. Б |
| 15. А | 40. В |
| 16. Д | 41. Д |
| 17. В, Д | 42. В |
| 18. Г, Е | 43. А |
| 19. В | 44. Г |
| 20. В | 45. Б |
| 21. Г | 46. Г |
| 22. Д | 47. Б |
| 23. Б | 48. А |
| 24. Б | 49. Д |
| 25. В | 50. В |

Навчальне видання

БОЯРЧУК Олена Дмитрівна

АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

*Підручник для студентів
вищих навчальних закладів*

За редакцією автора

Здано до склад. 14.05.2014р. Підп. до друку 4.06.2014р.
Формат 60x84 1/16. Папір офсетний. Гарнітура Century.
Друк різнографічний. Ум.друк. арк. 22,96.
Наклад 300 прим. Зам. №.

Видавець і виготовлювач

Видавництво Державного закладу
«Луганський національний університет імені Тараса Шевченка»,
вул. Оборонна, 2, м. Луганськ, 91011, Тел. / факс: (0642) 58-03-20.
E-mail: alma-mater@list.ru

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3459 від 09.04.2009 р.

Виготовлювач
ПП «КФ «ГРАФІК»

91033, м. Луганськ, кв. Шевченко, 40/3. Т/ф: (0642) 71-64-31.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 2059 від 12.01.2005 р.

АНОТАЦІЇ

Боярчук О. Д. Анатомія та еволюція нервової системи: підручник для вищих навчальних закладів.

У посібнику анатомічний опис будови нервової системи раціонально поєднується з описом психофізіологічних особливостей її функціонування. Особлива увага приділена розкриттю принципів структурно-функціональної організації мозку, що відіграє важливу роль в розумінні становлення функціональних можливостей нервової системи в процесі росту і розвитку дітей і підлітків. Сприйняття учбового матеріалу істотно полегшується завдяки численним малюнкам і схемам. Матеріал підручника був апробований при заняттях із студентами Інституту психології і педагогіки.

Ключові слова: центральна нервова система, онтогенез, філогенез

Боярчук Е. Д. Анатомия и эволюция нервной системы: учебник для высших учебных заведений.

В пособии анатомическое описание строения нервной системы рационально сочетается с описанием психофизиологических особенностей ее функционирования. Особое внимание уделено раскрытию принципов структурно-функциональной организации мозга, что играет важную роль в понимании становления функциональных возможностей нервной системы в процессе роста и развития детей и подростков. Восприятие учебного материала существенно облегчается благодаря многочисленным рисункам и схемам. Материал учебника был апробирован при занятиях со студентами Института психологии и педагогики.

Ключевые слова: центральная нервная система, онтогенез, филогенез

Boyarchuk E. D. Anatomy and evolution of the nervous system: a manual for universities

In this manual the anatomic description of the nervous system structure is rationally combined with the description of psychophysiological features of its functions. The special attention is given to opening principles of structural-functional organization of the brain, which plays an important role in understanding of functional abilities of the nervous system in the process of growth and development of children and teenagers. Perception of educational material is substantially facilitated due to numerous pictures and charts used in the textbook. Teaching materials were tested at studies with the students of Institute of psychology and pedagogy.

Keywords: central nervous system, ontogenesis, phylogenesis, evolution

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ



Боярчук Олена Дмитрівна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри анатомії, фізіології людини та тварин Луганського національного університету імені Тараса Шевченка.

Автор понад 110 наукових та навчально-методичних праць.

e-mail: swedduk@gmail.com

Електронна версія підручника доступна на сайті:
<http://anatomy.luguniv.edu.ua>
