

**І. С. Чернуха, А. М. Ляшевич,
Є. М. Решетнік, В. Є. Горощенко**

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ

Частина І

Житомир

Міністерство освіти і науки України
Житомирський державний університет імені Івана Франка

І. С. Чернуха, А. М. Ляшевич,
Є. М. Решетнік, В. Є. Горощенко

ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ

Частина I

Навчальний посібник

Житомир
Вид-во ЖДУ імені Івана Франка
2017

УДК 612 (075.8)

ББК 28.9я73

Ч 49

*Рекомендовано до друку вченою радою Житомирського державного
університету імені Івана Франка
(протокол № 14 від 23 червня 2017 року)*

Рецензенти:

Макарчук М.Ю. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри фізіології та анатомії Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Плиска О.І. – доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри біології Національного педагогічного університету імені М. П. Драгоманова.

Шевчук Д.В. – кандидат медичних наук, доцент, викладач кафедри дитячої хірургії Національної медичної академії післядипломної освіти імені П. Л. Шупика.

Чернуха І. С.

Ч 49 **Фізіологія людини: навчальний посібник. Частина I / Чернуха І. С.,
Ляшевич А. М., Решетнік Є. М., Горощенко В. Є. – Житомир: вид-во
ЖДУ ім. І. Франка, 2017. – 124 с.**

Навчальний посібник написано відповідно до навчальної програми з нормативної навчальної дисципліни «Фізіологія людини» для студентів факультету фізичного виховання і спорту. В посібнику подано відомості про функціональну організацію організму людини, діяльність фізіологічних систем. Багато уваги приділено розкриттю клітинних механізмів фізіологічних функцій, також розкриваються основні поняття фізіології людини, джерела та історія розвитку науки, особливості м'язових скорочень та функціонування нервової і сенсорних систем. Під час викладення навчального матеріалу був застосований функціональний принцип, що дає змогу сформулювати уявлення про взаємозв'язок функцій різних органів, які становлять функціональні системи організму людини.

Посібник розрахований для студентів факультету фізичного виховання і спорту та може бути використаний фахівцями з фізичної культури і спорту та студентами інших спеціальностей, які вивчають фізіологію людини.

УДК 612 (075.8)

ББК 28.9я73

© Чернуха І. С., Ляшевич А. М.,
Решетнік Є. М., Горощенко В. Є., 2017
© Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2017

Зміст:

Вступ	7
Розділ I. Фізіологія людини як наука	8
Предмет і завдання фізіології.....	8
Методи та прилади фізіологічного дослідження.....	8
Історія розвитку фізіології людини.....	9
Розділ II. Фізіологія збудливих тканин	11
Подразнення і подразники.....	11
Збудження і збудливість.....	11
Біоелектричні явища та процеси обміну речовин у клітині.....	13
Розділ III. Фізіологія м'язового скорочення	17
Структурна організація м'язів.....	17
Механізм та типи м'язового скорочення.....	20
Гладкі м'язи.....	25
Регуляція роботи м'язів центральною нервовою системою.....	27
Розділ IV. Загальна фізіологія центральної нервової системи	28
Основні структури нервової тканини.....	28
Рефлекторна діяльність центральної нервової системи.....	35
Властивості нервових центрів.....	41
Гальмування у центральній нервовій системі.....	43
Координація функцій організму нервовою системою.....	45
Фізіологія лімбічної структури та базальних ядер.....	48
Кора головного мозку.....	50
Розділ V. Вегетативна (автономна) нервова система	54
Особливості будови вегетативної нервової системи.....	54
Симпатична частина вегетативної нервової системи.....	56
Парасимпатична частина вегетативної нервової системи.....	57
Вегетативні рефлекси.....	58
Розділ VI. Фізіологія вищої нервової діяльності	61
Розвиток вчення про умовні рефлекси.....	61
Утворення умовних рефлексів.....	62
Вчення про першу і другу сигнальні системи.....	65
Механізми сну і неспання організму.....	67
Пам'ять, її види.....	70
Типологічні особливості людини.....	72
Розділ VII. Фізіологія сенсорних систем	75
Органи рецепції як джерело інформації про подразники зовнішнього і внутрішнього середовища.....	75
Зорова сенсорна система.....	77
Слухова сенсорна система.....	83
Нюхова сенсорна система.....	86
Смакова сенсорна система.....	87
Сенсорні функції шкіри.....	89
Вестибулярна сенсорна система.....	91
Рухова сенсорна система.....	93

Тестовий контроль знань.....	96
Відповіді до тестових завдань.....	107
Ситуаційні задачі.....	108
Відповіді до ситуаційних задач.....	111
Список використаної літератури.....	114
Показчик для орієнтації в матеріалах посібника.....	115

ВСТУП

Фізіологія людини є фундаментальною та нормативною дисципліною для майбутніх фахівців у галузі фізичного виховання та спорту. Знання про нормальне функціонування клітин, тканин, органів, систем органів та організму вцілому, як найскладнішої функціональної системи, є основою для формування наукового світогляду майбутнього вчителя або тренера. Вивчаючи функції живого організму в різних умовах його існування, фізіологія відкриває широкі перспективи для цілеспрямованої їх корекції, що визначає її велике практичне значення.

Навчальний посібник містить у собі знання про дослідження різних систем та органів організму, що визначається тенденцією у сучасній науці до інтеграції вузьких спеціальностей, що вивчають перебіг фізіологічних процесів. Він складений відповідно до навчальної програми з нормативної навчальної дисципліни «Фізіологія людини» для студентів факультету фізичного виховання і спорту.

Посібник складений із урахуванням новітніх досягнень у галузі фізіології людини, а також суміжних дисциплін – біологічної хімії та молекулярної біології. Метою посібника є ознайомити студентів з предметом, історією розвитку фізіологічної науки, фізіологією збудливих тканин та м'язового скорочення, особливостями функціонування нервової та сенсорних систем. Тому в посібнику навчальний матеріал викладено на основі сучасних поглядів та наукових даних, у структурно-функціональному взаємозв'язку клітин, тканин, органів і систем органів як єдине ціле. Навчальний посібник поділений на сім розділів. У першому розділі розглядається історія розвитку фізіології людини, предмет і завдання фізіології та методи дослідження. Другий розділ присвячений фізіології збудливих тканин. У третьому розділі подається інформація про фізіологію м'язового скорочення та типи м'язової тканини. Четвертий розділ дає уявлення про фізіологію центральної нервової системи. У п'ятому розділі подаються особливості вегетативної нервової системи. Шостий розділ характеризує вищу нервову діяльність. У останньому розділі описується будова та функції сенсорних систем.

У посібнику подані класичні ілюстрації з фізіології людини, авторські схеми, таблиці. Крім того, посібник містить тестові завдання трьох рівнів складності та ситуаційні задачі для самоконтролю знань студентів. Для кращого орієнтування в навчальному матеріалі, в кінці посібника розміщений предметний покажчик.

Навчальний посібник адресований студентам, які вивчають фізіологію людини, може бути корисний студентам біологічних та медичних спеціальностей.

РОЗДІЛ І. ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ЯК НАУКА

Предмет і завдання фізіології

Фізіологія (від грец. physis – природа і logos – вчення) – наука, що вивчає закономірності функціонування живих організмів, їхніх клітин, тканин, органів і систем органів.

Фізіологія людини – це наука, яка вивчає функції та механізми діяльності клітин, органів і систем органів, а також закономірності взаємодії організму з навколишнім середовищем. Дана наука спирається на морфологічні дисципліни: цитологію, гістологію та анатомію, які дають уявлення про будову органів, тканин і клітин. Всі процеси, що проходять в організмі є хімічними та фізичними. Вивченням даних процесів займаються біохімія та біофізика. Фізіологія широко використовує їхні дані. Важливе значення для розуміння закономірностей функціонування організму людини мають досягнення молекулярної біології – відкриття закономірностей синтезу органічних сполук.

Предметом вивчення фізіології людини є функції органів і систем органів здорової людини. *Об'єктом* дослідження фізіології людини є організм людини.

Завданнями фізіології людини є:

- ✓ вивчення життєвих процесів, які відбуваються в організмі людини;
- ✓ з'ясування загальних закономірностей, які лежать в основі фізіологічних процесів;
- ✓ вивчення основних закономірностей взаємодії організму з навколишнім середовищем;
- ✓ формування наукового світогляду.

Для спеціалістів у області фізичного виховання, спорту вивчення фізіології людини має важливе теоретичне і практичне значення. Робота їх не може бути повноцінною, якщо вони не будуть мати уявлення про фізіологічні закономірності діяльності організму, а також розуміти перебіг процесів життєдіяльності та їхню регуляцію як необхідної передумови адаптації організму до зовнішнього середовища.

Методи та прилади фізіологічного дослідження

У фізіології використовуються різні експериментальні методи дослідження, які доповнюються спостереженнями. Експерименти, що проводять на тваринах поділяються на гострі та хронічні. За допомогою гострих досліджень вивчають функції ізольованого органу або його частини. До гострих дослідів належить – *вівісекція*. Цей метод полягає у розтині тканин певних органів тварин, що дає змогу безпосередньо спостерігати за функцією цих органів. Гострий експеримент є короткотривалим, він триває від кількох годин до 1-2 діб. Хронічні досліді полягають у тому, що під час операції тварину лише готують до подальшого дослідження. Це дає можливість надалі проводити дослідження багаторазово й на ненаркотизованій тварині. Хронічний експеримент триває впродовж тижнів, місяців, навіть років.

Спостереження є найпростішим методом фізіологічного дослідження, хоч і не позбавлене численних помилок, оскільки дослідник має проводити дослідження, бачити і суб'єктивно оцінювати велику кількість процесів і явищ. Фізіологічні процеси безперервно розвиваються, змінюються і взаємодіють між собою. Тому досліднику безпосередньо вдається спостерігати лише за певною частиною процесів. Щоб дані процеси проаналізувати, потрібно встановити їх зв'язок із іншою частиною процесів, які за такого методу дослідження залишаються непомітними.

Останніми десятиліттями з'явилася можливість для виконання широкого кола досліджень на людях через упровадження великої кількості різноманітних приладів, що дають змогу фіксувати різні функціональні параметри організму. Все більшого значення набувають біоелектричні (дослідження електричних процесів у живих тканинах), тензометричні (дослідження роботи м'язів), фотометричні (дослідження енергетичних характеристик оптичного випромінювання тіла в різних середовищах), телеметричні (вимірювання на відстані різних величин) та інші фізичні методи дослідження. Особливо цінними для вивчення організму є використання сучасної електронної та обчислювальної апаратури. Це дозволяє вивчати функції не тільки периферичних, але і глибоко розташованих органів і тканин, реєструвати різні показники функцій організму.

Об'єктивна реєстрація біоелектричних процесів у живих організмах дала початок новому розділу фізіології – *електрофізіології*. Так виникла електроенцефалографія, електроокулографія та електроміографія. В 19 ст. був сконструйований кімограф. Це прилад за допомогою якого можна проводити графічну реєстрацію артеріального тиску та роботу м'язів. Об'єктивним методом дослідження функції серця є електрокардіограма.

Історія розвитку фізіології людини

Самостійною науковою дисципліною фізіологія стала лише в 17 ст., коли поряд зі спостереженнями, які проводилися над людьми і тваринами, почалася розробка експериментальних методів дослідження. Важливе значення для формування фізіології як окремої науки мали результати досліджень вчених 17 ст.: відкриття *У. Гарвеем* (1578-1657) кіл кровообігу, формулювання *Р. Декартом* (1596-1650) поняття про рефлекс і розробка *Д. Бореллі* (1608-1679) механіки рухів. Значного розквіту фізіологія як наука досягла в кінці 19 ст. і особливо у 20 ст.

Роботи *Л. Гальвані* (1737-1798), *К. Маттеуччі* (1811-1868) та фізика *А. Вольты* (1745-1827) заклали фундамент для вивчення природи процесу збудження.

У середині 19 ст. фізіологія остаточно відокремилася від анатомії, і на всіх біологічних спеціальностях університетів її почали викладати як окрему дисципліну. У Київському університеті *Вальтер О. П.* (1817-1889) вперше описав судинозвужувальну функцію симпатичних нервів, а також досліджував терморегуляторні функції організму.

Важливе наукове значення для розвитку фізіології мали праці *Сеченова І. М.* (1829-1905). Він досліджував фізіологію нервової системи, дихання, втоми. В роботі «Рефлекси головного мозку» (1863) І. М. Сеченов аналізує розумову діяльність людини до мислення включно, показує її детермінованість матеріальними причинами, зводячи її до найпростішого акту – рефлексу.

Павлов І. П. (1849-1936) розробив нові підходи дослідження фізіологічних функцій, включив у сферу вивчення не тільки окремі органи і системи органів, а і життєдіяльність цілісного організму, який безперервно взаємодіє із зовнішнім середовищем. Він встановив основні закономірності діяльності травних залоз, досліджував кровообіг, вивчав умовні рефлекси, тим самим створив новий розділ фізіології – фізіологію вищої нервової діяльності. За роботи з фізіології травлення Павлову І. П. було присуджено Нобелівську премію (1904).

У ХХ ст. фізіологічні лабораторії з'являються не лише в європейських державах, а й у США, Японії, Китаї, Австралії. Важливу роль у розвитку фізіології відіграли праці британського фізіолога *Ч. Шеррінгтона* (1857-1952), який встановив принципи інтегративної діяльності мозку: сумачію, реципрокне гальмування, оклюзію, конвергенцію. Він ввів поняття про синапс як місце контакту між нервовими клітинами. Польський нейрофізіолог *Ю. Конорські* (1903-1981) відкрив умовні рефлекси II типу, які були названі пізніше інструментальними рефlekсами.

Введенський Н. Є. (1852-1922) перший виявив у м'язах явище оптимуму і песимуму, а також часті коливання біострумів. Він розробив теорію фізіологічної природи збудження і гальмування, сформулював поняття про лабільність нервів і м'язів, а також створив вчення про парабіоз.

Данилевський В. Я. (1852-1939) виявив у корі головного мозку центри, що регулюють функції внутрішніх органів, а також довів наявність електричної активності кори головного мозку. *Самойлов А. Ф.* (1867-1930) є засновником учення про електрокардіографію.

Український фізіолог *Чаговець В. Ю.* (1873-1939) досліджував механізми виникнення електричних потенціалів у живих тканинах. Наступник Чаговця В. Ю. у Київському університеті *А. І. Ємченко* (1893-1964) займався методологічними проблемами сенсорної фізіології. Його співробітник *В. О. Цибенко* (4 жовтня 1933 р.) вивчав роль гіпоталамуса в регуляції серцево-судинної та лімфатичної систем. *Богаць П. Г.* (1918-1981) разом із своїми учнями (*А. Ф. Косенко, С. Д. Гройсман, П. С. Лященко*) досліджували травний канал, електричну активність гладких м'язів, роль гіпоталамуса та лімбічної системи в регуляції вегетативних функцій. *Чайченко Г. М.* (1936-1998) та його учні (*Томіліна Л. Г., Макаруч М. Ю., Куценко Т. В.*) розробили методичні прийоми оцінки функціонального стану нервової системи людини.

За роки існування фізіологія досягла значних успіхів, що позитивно вплинуло на розвиток медицини та здоров'я людини, оскільки вона є теоретичною базою багатьох біологічних наук.

РОЗДІЛ II. ФІЗІОЛОГІЯ ЗБУДЛИВИХ ТКАНИН

Подразнення і подразники

Усі системи організму людини мають таку властивість, як *подразливість* – здатність під впливом подразнення переходити від стану фізіологічного спокою до стану збудження (активності). *Подразнення* – це вплив на живу тканину різноманітних подразників, а саме процес їх дії. *Подразники* – це чинники зовнішнього або внутрішнього середовища під впливом яких виникає реакція живої системи.

За біологічним значенням подразники поділяють на адекватні (специфічні) та неадекватні (неспецифічні, загальні).

Адекватні – це подразники, до яких рецепторний апарат клітини пристосовувався шляхом підвищення збудливості. Поріг збудження у них надзвичайно низький. Наприклад, світло в 1-2 фотони викликає збудження рецепторної клітини ока. Адекватним подразником для рецепторів язика є хімічні речовини, для слухових рецепторів внутрішнього вуха – звукові хвилі.

Неадекватними є подразники, до яких немає спеціалізованих органів чуття. Вони викликають збудження лише тоді, коли з'являється пошкодження у біологічній системі. Неадекватні подразники сприймаються організмом за умови значної сили подразнення і здебільшого спричиняють відчуття болю.

За енергетичною природою подразники бувають: хімічні (розчин кислот, нейтральні солі), біологічні (віруси, бактерії), фізико-хімічні (зміни осмотичного тиску), фізичні (механічний удар, температура (швидке нагрівання до +35-50⁰C або охолодження до +4⁰C)).

Збудження і збудливість

Організм і його клітини знаходяться у діяльному стані, або у стані спокою. Діяльний стан клітини називають збудженням, а недіяльний – відносним фізіологічним спокоєм. Відносним спокоєм називають тому, що в клітинах чи тканинах у цей час протікають біохімічні процеси, які лежать в основі фізіологічних процесів, але вони не досягають того ступеня інтенсивності, який необхідний, щоб проявилась діяльність клітини. При вивченні збудження як фізіологічного процесу необхідно розглянути наступні поняття: *подразливість*, *збудливість* та *збудження*.

Подразливість – це здатність клітини переходити із стану фізіологічного спокою у діяльний стан у відповідь на дію будь-якої сили. Реакцію клітини називають *збудженням*, а здатність клітини до збудження – *збудливістю*. *Збудливість* – це здатність тканини відповідати генерацією збудження на зміни в зовнішньому чи внутрішньому середовищі, які виступають у ролі подразників. Дана властивість притаманна клітинам нервової, м'язової і залозистої тканин, їх ще називають збудливими, тобто здатними відповідати збудженням на вплив різноманітних подразників.

Найменша сила подразника, яка викликає збудження називається *пороговою*. Сила подразнення, яка є вищою порогу, називається *надпороговою*. Чим більша сила подразника, тим більшою буде величина збудження, але до

певної межі. В м'язах і нервовій системі є волокна з різними порогоми збудження. Спочатку збуджуються волокна з низькими порогоми. При подальшому збільшенні сили подразнення кожен раз залучаються нові і нові волокна, кількість їх збільшується і в результаті цього стає більш виражена реакція тканини, тобто вона досягає найбільшої величини. Якщо збільшувати силу подразника, то реакція клітин не буде зростати, оскільки вони досягли межі своїх функціональних можливостей. При великій силі подразнення реакція клітин може зменшуватися, це явище називається *песимальною силою подразника*. Силу подразнення, що викликає найбільшу реакцію клітин, називають *максимальною*, а вище максимальної сили, при якій відповідь клітин вже не збільшується – *понадмаксимальною*. Всі ступені сили подразника, які знаходяться між пороговою і максимальною силами, називаються *субмаксимальними*. Чим нижчий поріг сили, тим вища збудливість клітин, тобто їх здатність відповідати на подразник збудженням.

Мінімальна сила подразника, яка викликає реакцію-відповідь клітини, називається *реобазою*. Найменша тривалість дії подразника силою в одну реобазу, яка є достатньою для виникнення реакції, називається *корисним часом*. Найменший час, який необхідний для виникнення збудження при подвійній реобазі, називається *хронаксією*. Вона визначається за допомогою спеціального приладу хронаксиметра.

Швидкість протікання процесів збудження була названа Н. Є. Введенським *функціональною рухливістю* або *лабільністю*. Мірою лабільності є максимально допустима кількість циклів збудження відтворених за секунду. Таким чином, знаючи величину лабільності, можна визначити повну тривалість одного циклу збудження. Функціональна рухливість непостійна, вона може як збільшуватись, так і зменшуватись. Органи і тканини, змінюючи свою лабільність, здатні засвоювати як більш високі, так і більш низькі ритми. Засвоєння ритму різними системами організму можна спостерігати в процесі занять фізичними вправами. Для кожної тканини характерний певний діапазон робочого ритму, при якому її функція є найбільш ефективною по працездатності та енергетичної економності та може продовжуватись більш тривалий час.

Існують закони подразнення:

1. *Закон Пфлюгера* – під дією постійного струму, збудження виникає в місці виходу струму з клітини. Це пояснюється електротонічним підвищенням збудливості під катодом.

2. *Закон сили подразнення* – чим інтенсивніше подразнення, тим більша реакція тканини до певної межі.

3. *Закон «все або нічого»* – на порогове чи будь-яке надпорогове подразнення тканина реагує максимальним скороченням.

4. *Закон тривалості подразнення* – чим триваліше подразнення, тим меншої сили воно має бути, щоб викликати порогове збудження.

5. *Закон градієнта подразнення* – реакція тканини буде інтенсивніша (до певної межі), якщо сила подразнення швидко буде збільшуватися.

Біоелектричні явища та процеси обміну речовин у клітині

Тваринна клітина обмежена плазматичною мембраною. Основний матрикс мембрани складається з ліпідів (фосфатидилхоліну). Ці ліпіди складаються з головної гідрофільної групи до якої приєднані гідрофобні вуглеводневі ланцюги. У воді такі ліпіди формують двошарову плівку товщиною 4-5 нм. У такій плівці, гідрофільні групи розташовані до водного середовища, а гідрофобні вуглеводневі ланцюги розташовуються у два ряди, утворюючи безводну ліпідну фазу.

Клітинна мембрана представляє собою ліпідний бішар і містить гліколіпіди, холестерол і фосфоліпіди (Рис. 1). Гідрофільна частина гліколіпідів утворена олігосахаридами. Гліколіпіди завжди розташовуються на зовнішній стороні плазматичної мембрани. Розкидані серед фосфоліпідів молекули холестеролу стабілізують мембрану.

Головними функціональними елементами, які занурені у відносно інертний ліпідний матрикс мембрани є білки. Білок по масі складає від 25 % до 75 % у різних мембранах. Одні молекули білка пронизують мембрану, а інші знаходяться на поверхні шару.

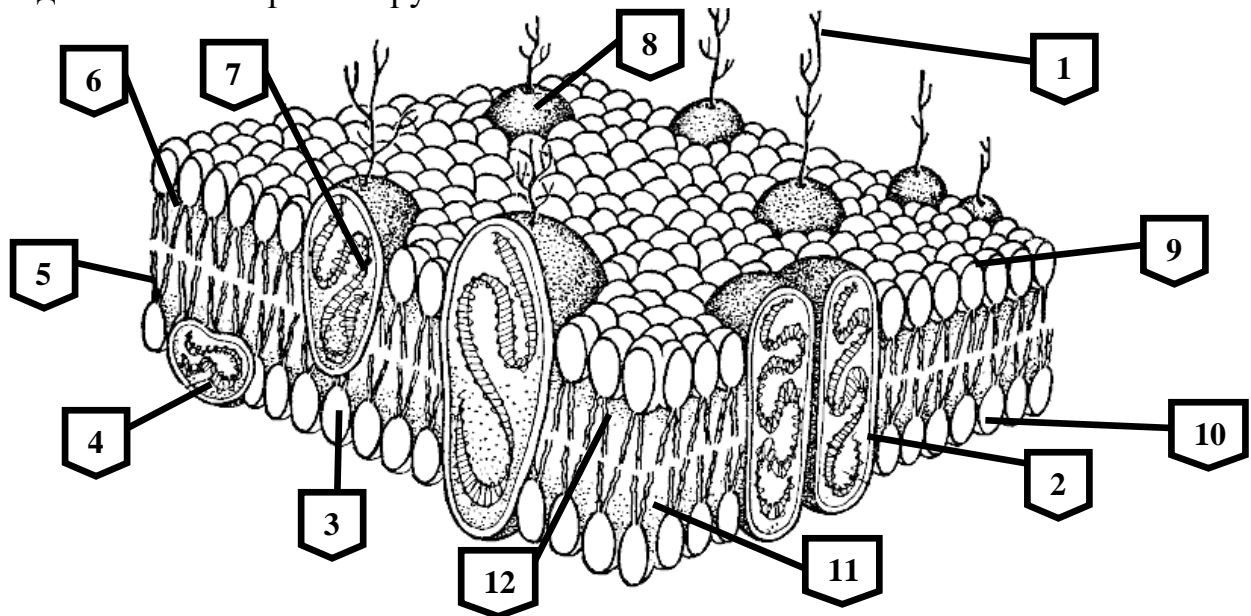


Рис. 1. Схематичне зображення клітинної мембрани:

1 – гліколіпіди; 2 – інтегральний білок; 3 – фосфоліпід; 4 – білок на внутрішньому шарі мембрани; 5 – ліпідний шар; 6 – холестерол; 7 – периферійний білок; 8 – поверхневий білок; 9, 10 – гідрофільні частини молекул ліпідів; 11, 12 – гідрофобні частини молекул ліпідів.

Багато речовин можуть вільно дифундувати через ліпідні мембрани, зокрема вода, вуглекислий газ та кисень. Жиророзчинні речовини теж добре транспортуються через мембрани, це стосується полярних молекул малого розміру (етанол, сечовина), тоді як вуглеводи проходять через мембрани важко. Речовини проходять мембрану через пори утвореними транспортними білками, які занурені в мембрану. В середині білків є канал діаметром 1 нм, який заповнений водою. Через даний канал можуть дифундувати дрібні молекули.

Вони рухаються по градієнту концентрації, і якщо вони несуть заряд, то їх рух по каналу регулюється мембранним потенціалом. Мембранні канали володіють відносною вибірковістю по відношенню до тих молекул, які проходять через них.

Біля половини об'єму клітини займає цитозоль. Він є гелем, тому що складається з 20 % білка. Між клітиною і навколишнім середовищем відбувається обмін іонів. Найбільш поширеним катіоном у позаклітинному середовищі є Na^+ , у клітині його концентрація в 10 разів менша. Що стосується K^+ , то концентрація його всередині клітини висока. У позаклітинному середовищі концентрація його на порядок менша. Це забезпечує його вихід із клітини внаслідок дії сил дифузії – це найпростіший процес переміщення речовин. Завдяки дифузії внутрішньоклітинні концентрації іонів, зокрема K^+ і Na^+ , повинні урівноважуватися з позаклітинними концентраціями.

Стабільність градієнта іонів досягається за допомогою *активного транспорту*. Мембранні білки переносять іони через мембрану проти електричного чи концентраційного градієнтів, споживаючи для цього метаболічну енергію.

Найбільш важливий процес активного транспорту – це *натрій-калієвий насос* (Рис. 2). Він викачує іони натрію з клітини, одночасно закачуючи іони калію всередину клітини. На транспорт 3-х іонів натрію із клітини та одночасно 2-х іонів калію в клітину затрачається енергія макроергічних зв'язків однієї молекули АТФ, ресинтез якої відбувається в безкисневих і дихальних ланцюгах. Транспортний білок виконує цей процес з великою швидкістю: від 150 до 600 іонів натрію в секунду. Під час даного процесу, спостерігається висока активність АТФ-ази на внутрішній поверхні білка.

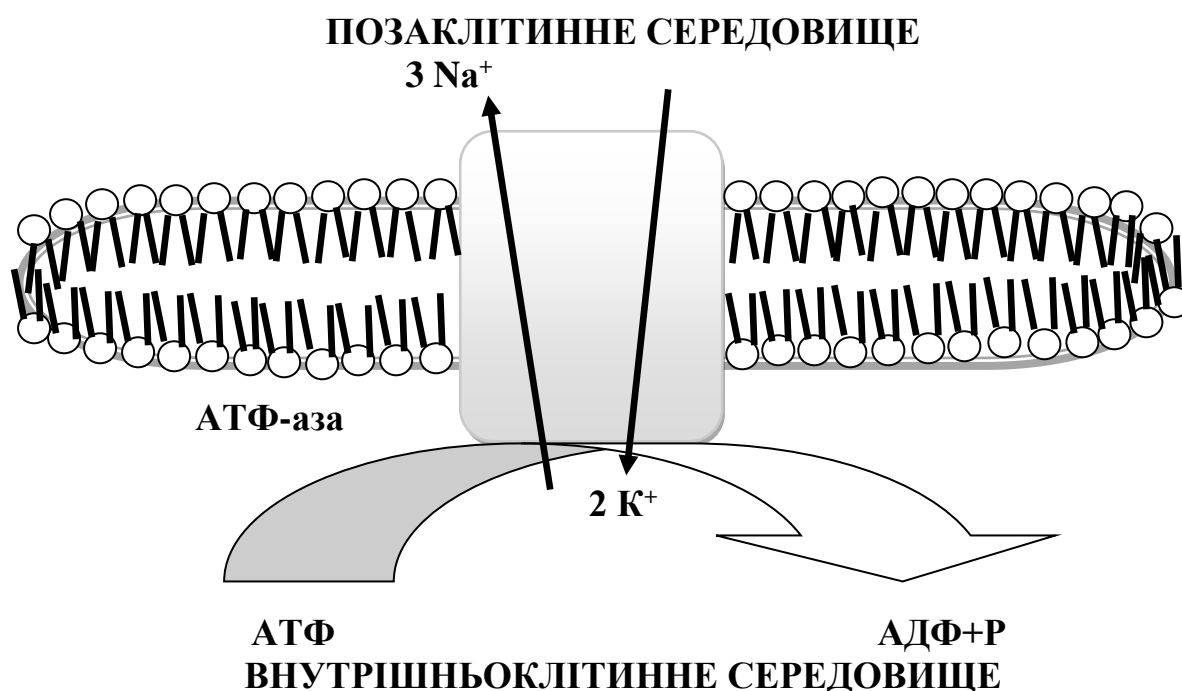


Рис. 2. Схематичне зображення роботи натрій-калієвого насосу

Загальна провідність натрієвих каналів нижча, чим калієвих, тому натрієві канали відкриті рідше, чим калієві при потенціалі спокою, однак у клітину входить приблизно стільки ж іонів натрію, скільки виходить із неї іонів калію, тому що для дифузії іонів натрію в клітину необхідні великі градієнти концентрації і потенціалу.

Слід зазначити, що натрій забезпечує осмотичний тиск, тобто здійснює регуляцію водного обміну між клітиною та позаклітинним середовищем. Зокрема, іони натрію беруть участь у підтриманні кислотно-основного стану в організмі людини. Щодо калію, то він активує деякі ферменти гліколізу, а також регулює процеси транскрипції.

Для деяких речовин, які надходять у клітину чи повинні бути виведені з неї, транспортні канали відсутні, до таких речовин належать білки і холестерол. Вони можуть проходити через мембрану у везикулах або пухирцях за допомогою ендо- та екзоцитозу. Ці процеси в клітині проходять безперервно.

Крім натрій-калієвого насоса плазматична мембрана має *кальцієвий насос*, який відкачує іони кальцію із клітини та бере участь у підтриманні їх внутрішньоклітинної концентрації на низькому рівні. Кальцієві канали функціонують при наявності енергетичного забезпечення клітини. Вони здатні активізуватися при наявності у внутрішньоклітинній рідині цАМФ, АТФ та іонів магнію.

Значення кальцію для організму людини колосальне. Він бере участь у секреторній діяльності майже всіх залозистих клітин.

У клітині та поза нею, вміст більшості іонів, які беруть участь у здійсненні багатьох фізіологічних процесів значно відрізняється (Табл. 1).

Таблиця 1.

Концентрація деяких речовин та іонів у клітинній та позаклітинній рідинах (Філімонов В. І., 2010)

Назва речовини	Позаклітинна рідина	Внутрішньоклітинна рідина	Концентрація в клітині
Na^+	145 ммоль/л	12 ммоль/л	менша в 14 разів
K^+	4 ммоль/л	155 ммоль/л	більша в 35 разів
Ca^{2+}	2,4 ммоль/л	0,0001 ммоль/л	менша в 24 000 разів
Cl^-	120 ммоль/л	4 ммоль/л	менша в 25 разів
HCO_3^-	27 ммоль/л	8 ммоль/л	менша в 2,8 раз
Глюкоза	90 мг %	0-20 мг %	менша в багато разів
Амінокислоти	30 мг %	200 мг %	більша в 7 разів
Білки	2 мг %	16 мг %	більша в 8 разів

Вимірюванням електричного заряду, спеціальною мікроелектродною технікою, було доведено, що існує різниця зарядів між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани. Внутрішня поверхня мембрани негативно заряджена по відношенню до позаклітинного простору. Ця різниця між зовнішньою і внутрішньою поверхнями мембрани, називається *мембранним потенціалом*. А стан мембрани, коли заряди на ній розділені таким чином, називається *поляризацією мембрани*. У стані фізіологічного спокою мембрана

клітини завжди знаходиться у стані *поляризації*. Саме такий стан забезпечує її збудливість, тобто готовність до відповіді на будь-яке подразнення.

Відомо, що по дві сторони клітинної мембрани існує різниця потенціалів. Мембранний потенціал нервової і м'язової клітин залишається постійним протягом тривалого часу, якщо тільки клітина не активується зовнішнім подразником. Такий потенціал мембрани клітини, яка знаходиться в стані спокою, називається *потенціалом спокою*, він завжди негативний у нервових та м'язових клітинах. Під час дії подразника на клітину, виникає специфічна реакція, яка обумовлена електричним потенціалом – *потенціалом дії*. За допомогою потенціалів дії у нервовій системі передається інформація від одного нейрону до другого, регулюється діяльність аферентних клітин, а також передаються сигнали від нервів до м'язових клітин. Тривалість потенціалу дії складає близько 1 мс у нервах, 10 мс у скелетних м'язах, і більше 200 мс у міокарді.

Для потенціалу дії характерні декілька фаз. Він починається швидким зсувом потенціалу в позитивний бік – це *фаза наростання*, яка триває від 0,2 мс до 0,5 мс. Ця фаза виникає під дією подразника, який викликає конформацію білка, що утворює канал. Внаслідок цього процесу пори стають проникні для іонів натрію, що нейтралізують негативний внутрішній заряд, і рівень поляризації мембрани зменшується. Так починається фаза *деполяризації*. Під час цієї фази клітинна мембрана втрачає свій нормальний заряд (поляризацію). Початковий етап деполяризації, який виникає на початку збудження, називають *локальним потенціалом*. Коли потенціал дії досягає певного значення (120 мВ) рух Na^+ всередину мембрани раптово зупиняється, але продовжується значний вихід K^+ . Це призводить до зупинки зростання струму дії та повернення його напрямку в зворотний бік. Потенціал мембрани стає позитивним. Ця позитивна фаза потенціалу дії називається *овершутом*. Після закінчення піку потенціалу дії, починається наступна фаза – *реполяризація* – відновлення поляризації мембрани. Слід зазначити, що не дивлячись на те, що пік потенціалу дії закінчився, мембрана протягом 15-30 мс залишається ще частково деполяризованою.

РОЗДІЛ III. ФІЗІОЛОГІЯ М'ЯЗОВОГО СКОРОЧЕННЯ

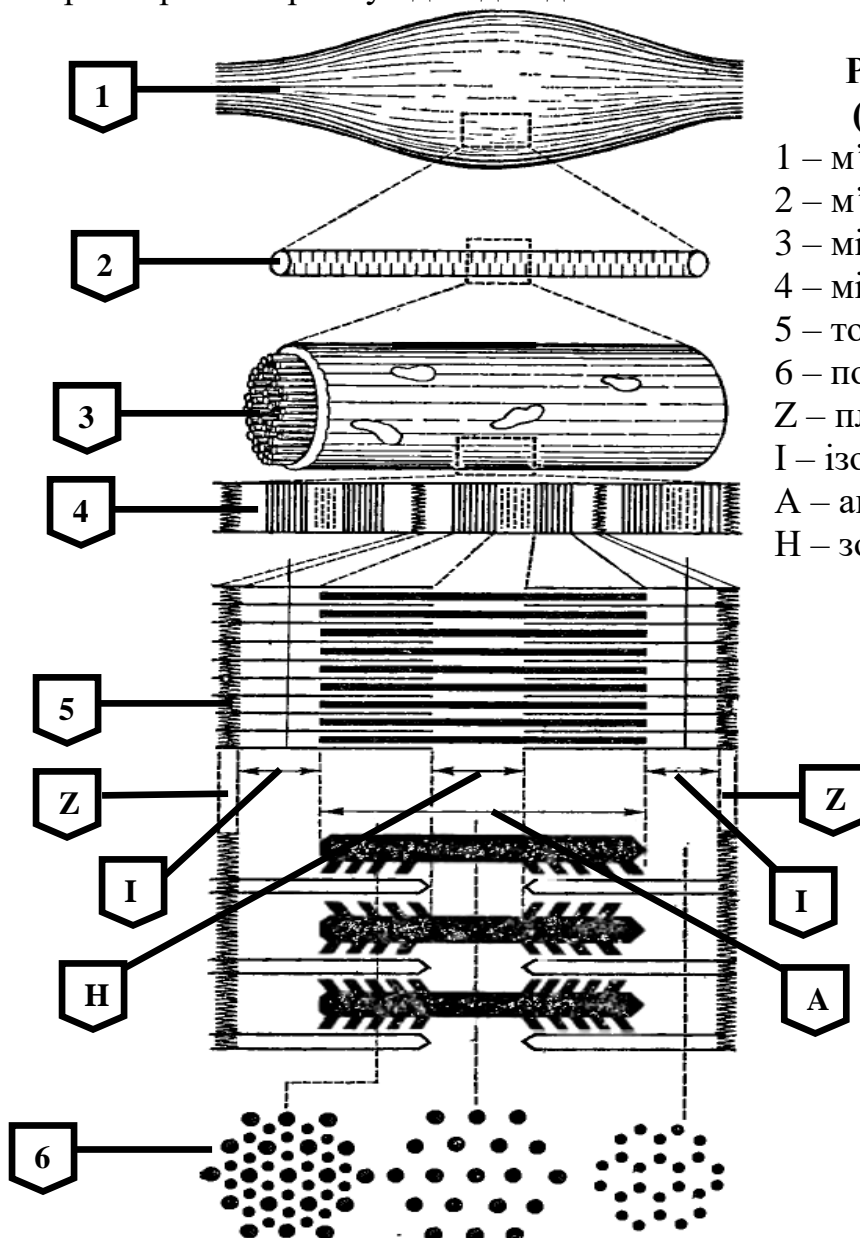
Структурна організація м'язів

Відомо, що руховий апарат складається з пасивної і активної частин. Пасивну частину складають кістки, які становлять 10 % маси тіла. Активну частину утворюють м'язи. Структурно-функціональною одиницею м'яза є *м'язове волокно* (Рис. 3). Це багатоядерна клітина, яка утворюється під час внутрішньоутробного розвитку з первинних м'язових клітин – *міобластів*. М'язові волокна бувають товщиною від 10-100 мкм та довжиною від кількох міліметрів до декількох сантиметрів. Форма їх циліндрична. Зовні волокно вкрите оболонкою, яка називається *сарколема*. Оболонка складається з двох шарів: зовнішнього – надає м'язу пружні властивості та внутрішнього, який є власне базальною мембраною. Сарколема укріплена сполучнотканинними волокнами, які поєднуючись біля кінців м'язових волокон, утворюють сухожилки, за допомогою яких м'яз прикріплюється до пасивної частини рухового апарату – кісток. Під базальною мембраною знаходиться внутрішній вміст м'язового волокна – *саркоплазма*. Вона у свою чергу складається з саркоплазматичного матриксу та саркоплазматичної сітки.

Саркоплазматичний матрикс – рідина, в яку занурені скоротливі елементи м'язового волокна – *міофібрили*. В матриксі, окрім міофібрил, знаходяться міоглобін, глікоген, жир та різноманітні включення. Міофібрила складається з ниток – *міофіламентів*. Вони бувають двох видів: товсті (діаметр 10-15 нм) – утворені скоротливим білком міозином та тонкі (діаметр 4,5-6,5 нм) – утворені білком актином. Діаметр міофібрил близько 1 мкм. Перегородки, які часто називають *Z-пластинками*, розділяють міофібрили на декілька компартментів – *саркомери*, довжиною приблизно по 2,5 мкм. За допомогою світлового мікроскопу в них можна побачити поперечні світлі та темні смуги. Згідно теорії Хакслі і Хансон, така поперечна посмугованість міофібрил обумовлена певним взаєморозташуванням актинових і міозинових філаментів. Середину кожного саркомера займає декілька тисяч товстих ниток міозину, а на обох кінцях саркомера знаходяться приблизно 2000 тонких ниток актину, які прикріплені до Z-пластинок подібно ворсинок на щітці. Пучок міозинових ниток, який знаходиться в певному порядку всередині саркомера, виглядає в світловому мікроскопі темною смугою. Із-за властивості подвійного променезаломлення в поляризованому світлі вона називається *А-диском* (*анізотропний диск*). По обидві сторони А-диска знаходяться ізотропні ділянки, які містять тільки тонкі нитки, тому вони виглядають світлими і називаються – *І-диском* (*ізотропний диск*). Отже, саркомер – це частина м'язового волокна від середини одного ізотропного диска до середини іншого. Саме в результаті такого періодичного чергування світлих і темних смуг у незліченних саркомерах міофібрил серцевої і скелетної мускулатури призводить до того, що вони виглядають поперечнопосмугованими. В центральній області А-диска – *Н-зоні* тонкі і товсті міофіламенти не перекривають один одного. Якщо поперечний переріз проходить через Н-зону, то на розрізі видно тільки товсті міофіламенти, які розташовуються в правильній гексагональній формі. На

поперечному розрізі А-диска поза центральною областю кожний товстий міофіламент оточений шістьма тонкими нитками, а кожний тонкий міофіламент – трьома товстими. На поперечному розрізі І-диска видно тільки тонкі міофіламенти.

Товстий міофіламент утворений видовженими молекулами міозину. Молекула міозину має видовжену форму і складається з потовщеної круглої частини – голови, звуженої частини – шийки та довгого хвоста. Довгі хвости яких упорядковані в нитку, а голови молекул утворюють поперечні відростки, які підходять до тонких міофіламентів. В двох половинах товстого міофіламента голови молекул міозину мають протилежне одне одному спрямування. Тонкий міофіламент являє собою дві закручені, обвиті одна навколо другої у вигляді подвійної спіралі актинові нитки. Тонкі міофіламенти з одного боку Z-лінії орієнтовані в одному напрямку, з іншого боку – в протилежному. Завдяки такому розташуванню актинових і міозинових молекул в двох половинах А-диска актинові філаменти рухаються з двох боків саркомера в напрямку один до одного.



**Рис. 3. Структура м'яза
(Філімонов В. І., 1994):**

- 1 – м'яз;
- 2 – м'язове волокно;
- 3 – міофібрили;
- 4 – міофібрила;
- 5 – товсті і тонкі міофіламенти;
- 6 – поперечний зріз міофібрил;
- Z – пластинка;
- I – ізотропний диск;
- A – анізотропний диск;
- H – зона.

Саркоплазматична сітка – це транспортна система м'язового волокна, яка складається з поздовжніх трубочок із своєрідними розширеннями, які називають *термінальні цистерни*. Вони розташовані на кінцях поздовжніх трубочок та контактують із поперечними трубочками (*T-система*), утвореними заглибленнями сарколеми у саркоплазму. Трубочки разом із цистернами об'єднуються у тріади, які відіграють ключову роль у передачі сигналу з поверхні волокна до міофібрил (Рис. 4). Саркоплазматична сітка бере участь у обміні речовин, синтезі деяких білків.

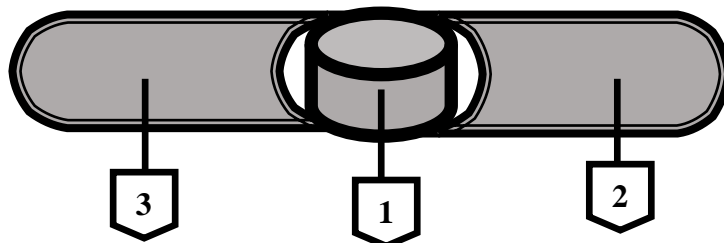


Рис. 4. Схематичне зображення тріади саркоплазматичної сітки:
1 – T-трубка; 2, 3 – цистерни.

Згідно фізіологічних, біохімічних і структурних особливостей виділяють типи м'язових волокон: швидкі – білі, повільні – червоні та проміжні (Табл. 2). Їх співвідношення у м'язах неоднакове. Тому одні м'язи скорочуються дуже швидко, але короткий проміжок часу, а інші – повільно, але тривалий час і без ознак втоми. У людей співвідношення між повільними та швидкими волокнами в одних і тих самих м'язах може бути не однакове. Тому одні люди здатні долати короткі (спринтерські) дистанції, а інші – довгі (стаєрські).

Таблиця 2.

Характеристика швидких та повільних м'язових волокон
(Філімонов В. І., 2010)

Характерні ознаки	Швидкі м'язові волокна	Повільні м'язові волокна
Колір	білий	Червоний
Розмір	більші	Менші
Вміст глікогену	багато	Мало
Кількість мітохондрій	мало	Багато
Кількість міоглобіну	мало	Багато
Кровопостачання	невелике	Добре
Характер обміну	анаеробний	Аеробний
Збудливість	висока	Нижча
Скорочення	швидке	Повільне
Стомлення	раніше	Пізніше

У процесі онтогенезу збільшується маса м'язової тканини. Наприклад, у новонародженої дитини вона складає 23,3 % маси тіла, а у віці 18 років – 44,2 %. Розвиток різних груп м'язів людини відбувається нерівномірно. Ростуть м'язи за рахунок видовження та потовщення м'язових волокон, а не збільшення їх кількості.

Механізм та типи м'язового скорочення

Потенціал дії поширюючись по зовнішній мембрані, по каналах Т-системи заходить всередину м'язового волокна. Тут він передається на мембрану цистерн, деполяризація якої сприяє відкриттю електрозбудливих кальцієвих каналів. Виділений при цьому кальцій стає ініціатором м'язового скорочення. В даному процесі певну роль відіграє *кальмодулін*. Він сприяє активації АТФ-ази та використанню енергії АТФ для зв'язку активного центра актинової нитки з головкою міозину. Цей процес відбувається, якщо концентрація вільного кальцію в саркоплазмі зростає в 100 разів і більше.

Зміна механічного стану міофібрилярного апарату м'язових волокон у результаті дії нервових імпульсів, називається *скороченням*. М'яз скорочується в результаті скорочення численних послідовно з'єднаних саркомерів у міофібрилах (Рис. 5). Тонкі актинові філаменти ковзають уздовж товстих міозинових, рухаючись між ними до середини їх пучка і саркомера. Під час скорочення м'яза актинові та міозинові нитки не вкорочуються. Це пояснюють дані світлової мікроскопії: ширина А-диска (1,6 мкм) завжди залишається постійною, тоді як І-диски і Н-зони при скороченні звужуються. Довжина ниток не змінюється і при розтягненні м'яза. Тонкі філаменти витягуються із проміжків між товстими нитками, оскільки ступінь перекривання їх пучків зменшується.

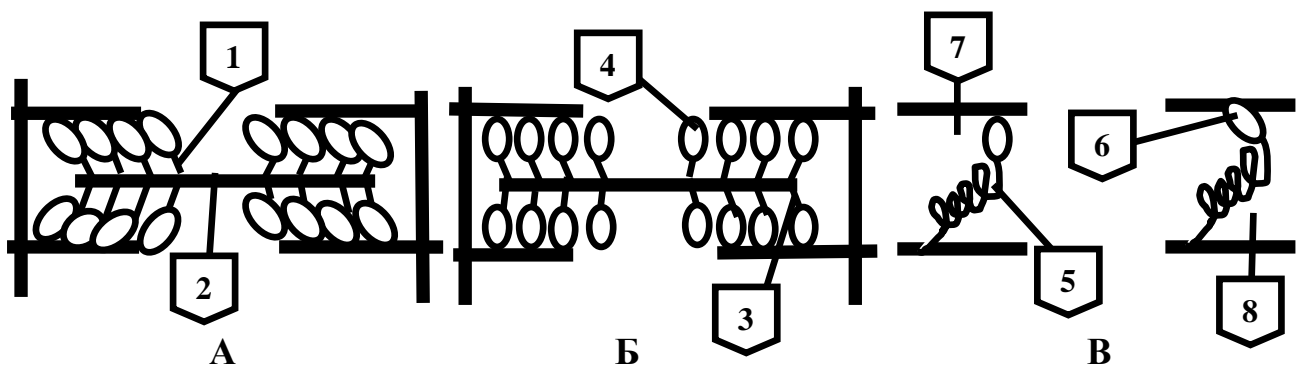


Рис. 5. Схематичне зображення роботи поперечних містків міозинових протофібрил:

А – поперечні містки під час скорочення м'язового волокна; Б – поперечні містки під час розслаблення м'язового волокна; В – розвиток напруження в поперечних містках під час їх скорочення; 1 – поперечний місток; 2 – міозинова протофібрила; 3, 5 – шийка поперечного містка; 4, 6 – головка поперечного містка; 7 – під час розслаблення м'язового волокна; 8 – під час скорочення м'язового волокна.

Міозинові нитки мають поперечні виступи довжиною близько 20 нм, які відходять біполярно та головки приблизно з 150 молекул міозину. Під час скорочення кожна головка (поперечний міст) може зв'язувати міозинову нитку з сусідніми актиновими. Саме біполярна організація молекул міозину забезпечує протилежний напрямок ковзання актинових ниток у лівій та правій

половині саркомера. Під час розслаблення м'яза міозинові головки відокремлюються від актинових ниток.

Ін'єкція Ca^{2+} у м'язове волокно викликає його скорочення. Перш ніж детально розглядати механізм активації іонами кальцію м'язового волокна потрібно розглянути структуру актинових ниток. Кожен філамент довжиною близько 1 мкм і товщиною 5-7 нм складається з двох закручених один навколо другого ланцюгів мономерів актину товщиною 5 нм. Через регулярні проміжки приблизно по 40 нм актинові ланцюги несуть сферичні молекули тропоніну, а в жолобках між двома ланцюгами знаходяться нитки тропоміозину. Дослідження за допомогою рентгеноструктурного аналізу довели, що при відсутності іонів кальцію, довгі молекули тропоміозину розташовуються так, що блокують прикріплення поперечних мостів до актинових ниток. І навпаки, під впливом іонів кальцію, молекули тропоміозину глибоко опускаються в жолобки між ланцюгами мономерів актину, відкриваючи ділянки прикріплення для поперечних мостів. В результаті поперечні міозинові мости прикріплюються до актинових ниток, розщеплюється АТФ і розвивається м'язова сила.

Якщо відсутня нова хвиля деполяризації мембрани, кальцій швидко повертається назад у цистерни. Його вихід із саркоплазми відбувається проти градієнта концентрації за допомогою кальцієвого насоса. Його робота потребує великої кількості АТФ, для видалення одного іону кальцію потрібно дві молекули АТФ. Активується насос зростанням концентрації кальцію в саркоплазмі. У результаті відкачування кальцію з саркоплазми відбувається розрив усіх зв'язків актину та міозину і як наслідок – розслаблення м'яза.

Під час активації м'яза інтенсивність процесів метаболізму в ньому підвищується від 100 до 1000 разів. АТФ – це безпосереднє джерело енергії для скорочення м'яза. Гідролізується АТФ у саркомері тоді, коли міозин набуває властивостей ферменту АТФ-ази. Головка міозину має активні центри для розщеплення АТФ. Як тільки вона доторкується до актину і між ними встановлюється зв'язок, цей центр починає розщеплювати АТФ. Даний процес відбувається в присутності іонів кальцію. Розщеплення АТФ триває кілька мілісекунд.

Запаси енергії у вигляді молекул АТФ в клітині незначні, вона повинна постійно відновлюватись за рахунок інших джерел енергії. Ці джерела забезпечують зворотне приєднання фосфорної кислоти до АДФ з подальшим утворенням АТФ. Цей процес називається *фосфорилуванням* або *ресинтез АТФ*. Він може відбуватися без кисню (анаеробно) та з киснем (аеробно).

Під час тривалої рівномірної м'язової активності виникає аеробне відновлення АТФ, головним чином за рахунок окисного фосфорилування. Необхідна енергія для цього процесу виділяється в результаті окиснення вуглеводів або жирів. Вся система знаходиться в стані динамічної рівноваги, при якому швидкість утворення і розщеплення АТФ рівні, тому внутрішньоклітинні концентрації АТФ і креатинфосфату рівні. При тривалих спортивних навантаженнях швидкість розщеплення АТФ у м'язах, від якої безпосередньо залежить їх потужність, часто в 100 або навіть 1000 разів більша, чим у стані спокою. Стійкий стан і відповідно тривалі навантаження можливі,

якщо швидкість ресинтезу АТФ у результаті окисного фосфорилування підвищиться паралельно його витратам. При цьому вживання кисню м'язовою тканиною збільшується в 50-100 разів у порівнянні зі станом спокою, тому що для утворення 1 моля АТФ потрібно приблизно 1/6 моля кисню. Відповідно підвищується швидкість розщеплення глікогену в м'язах.

Межу, характерну для тривалої роботи, можна перевершити при короткочасному зусиллі за рахунок розщеплення додаткової кількості глікогену анаеробним шляхом за допомогою гліколізу. При цьому АТФ утворюється в 2-3 рази швидше, а механічна енергія м'яза в 2-3 рази вище, чим при тривалій роботі, яка була забезпечена аеробними механізмами. Граничний час для такого підвищеного навантаження складає приблизно 30 с через обмеження ресурсів анаеробного метаболізму, необхідних для підтримки високої швидкості утворення АТФ, а також згодом накопичення в клітинах і крові молочної кислоти, яка утворюється при гідролізі АТФ. Молочна кислота слабо дифундує в кров, тому викликає підвищення рН м'язових волокон. Це пригнічує активність ферментативних систем і затримує відновлення АТФ. У кінцевому результаті виникає метаболічний ацидоз, який обмежує працездатність і викликає втоми. Згодом, коли у м'язі відновлюються аеробні умови, частина утвореної молочної кислоти окислюється, і за рахунок енергії, яка виділяється при цьому відбувається відновлення глюкози з решти молекул молочної кислоти.

У результаті скорочення в м'язових волокнах виникає напруга. Здатність розвивати напругу є основною властивістю м'яза. Навіть при спокійній ходьбі триголовий м'яз гомілки може розвивати напругу, яка майже в 4 рази більша маси людини, яка йде. А при бігу литковий м'яз може розвивати напругу, яка в 6 разів перевищує масу тіла. Якби всі м'язи, які містять приблизно біля 300 млн. волокон, збуджувались одночасно і максимально та здійснювали тягу в одному напрямку, то вони змогли б розвинути силу, яка досягла б 25 тон.

Характер скорочення м'яза залежить від частоти імпульсації рухових нейронів. У відповідь на поодинокий імпульс відбувається швидке скорочення м'яза, за яким настає швидке його розслаблення. Цей процес називають *поодиноким скороченням* (Рис. 6). Тобто, поодиноке скорочення виникає в тому випадку, коли в м'яз надходить один імпульс.

Поодиноке скорочення включає фази:

1. *Латентний період* – це час, що проходить від початку нанесення подразнення до початку скорочення. Тривалість даного періоду триває близько 15 мс.

2. *Фаза скорочення* – поступове зростання напруження. Вона досягає найбільшого значення через 50 мс.

3. *Фаза розслаблення* – настає відразу після фази скорочення і триває теж 50 мс.

Тривалість поодинокого скорочення одного і того самого м'язу змінюється в залежності від умов, у яких знаходиться даний м'яз. Так, під час втоми, тривалість поодинокого скорочення збільшується.

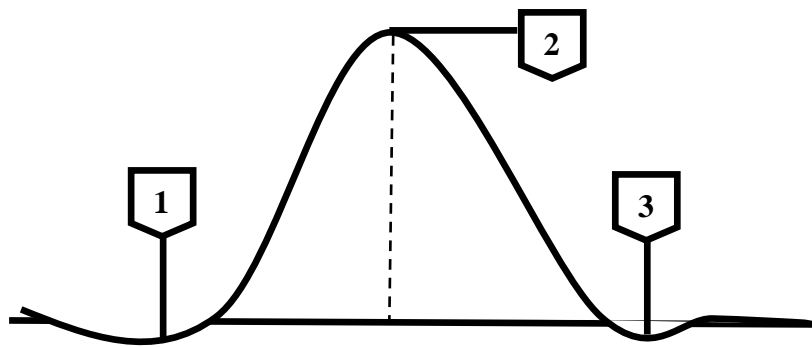


Рис. 6. Поодинокі скорочення м'яза:

1 – латентний період; 2 – фаза скорочення; 3 – фаза розслаблення.

В цілому організмі в нормальних умовах поодинокі скорочення не відбуваються, оскільки до м'язів із центральної нервової системи завжди надходить ряд імпульсів. Коли м'яз отримує ряд послідовних, чергових один за одним імпульсів, то він відповідає тривалим скороченням. Таке тривале скорочення м'яза, яке викликане частим надходженням імпульсів, отримало назву *тетанічного скорочення* або *тетанусу*. А процес, коли хвилі скорочення накладаються одна на одну, називається *суперпозицією*. Для отримання тетанусу необхідно, щоб інтервал між імпульсами був коротший часу поодинокі скорочення, інакше буде спостерігатися окреме поодинокі скорочення. Таким чином, обов'язковою умовою для тетанусу є нанесення наступного подразнення тоді, коли скорочення, викликане попереднім подразненням, ще не закінчилось. Навіть при дотриманні цієї умови спостерігається два види тетанічного скорочення: зубчастий тетанус і гладкий (повний) тетанус. Якщо наступне подразнення нанесено в той момент, коли м'яз почав розслаблятися, але ще зовсім не розслабився, то він відповідає новим скороченням. Таким чином, чергові подразники, які попадають у м'яз в період розслаблення викличуть *зубчастий тетанус*. Якщо м'яз не буде розслаблятися і протягом всього часу подразнення буде знаходитися в стані скорочення, то це викличе *гладкий (повний) тетанус* (Рис. 7).

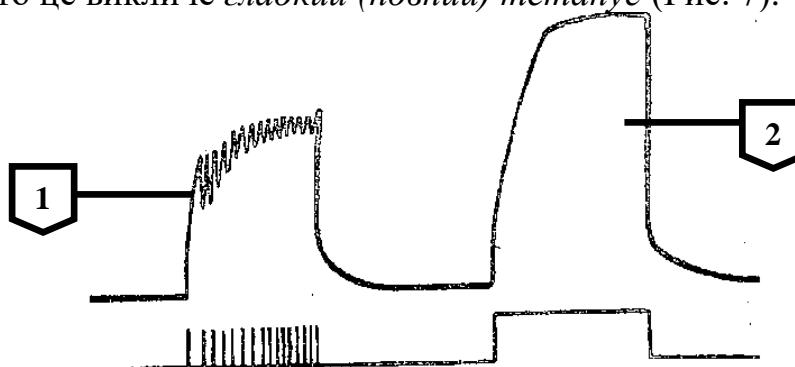


Рис. 7. Тетанічне скорочення (тетанус):

1 – зубчастий тетанус; 2 – гладкий (повний, суцільний) тетанус.

Режим тетанічного скорочення м'язових волокон на відміну від режиму поодинокі скорочень обтяжливий і не може підтримуватися тривалий час. Це

пояснюється тим, що через укорочення фази розслаблення м'язового волокна, не встигає відновити м'яз свій енергетичний потенціал, який був використаний під час фази скорочення.

У звичайних природних умовах, обидва кінці м'яза прикріплюються сухожилками до кісток і під час скорочення притягують їх одну до одної. Електричні явища в м'язі можна зареєструвати увівши в нього мікроелектрод або помістити на нього обидва електроди. Такий метод називається *електроміографія*, а крива, яка при цьому виникає – *електроміограма*. Графічне зображення скорочення м'яза, називається *міограма*.

Напруга, яку розвивають м'язи під час скорочення, реалізується по-різному. Якщо під час експерименту м'яз зафіксувати з обох кінців, то при електричному подразненні він буде розвивати напругу, не змінюючи своєї довжини. Такий тип скорочення називають *ізометричним*. Якщо один кінець м'яза не фіксувати, то при скороченні він буде змінювати свою довжину, не змінюючи при цьому напруги. Це *ізотонічний* тип скорочення. Коли м'яз при скороченні долає опір – це *концентричний* або *міометричний* тип скорочення. Якщо навантаження, яке діє на м'яз більше ніж його сила, то він розтягується, незважаючи на свою максимальну напругу. Такий тип скорочення – *ексцентричний*.

Напругу, яку розвиває м'яз при скороченні, називають його *силою*. Сила м'яза може бути визначена по максимальній напрузі, яку він розвиває в умовах ізометричного скорочення. М'яз, який скорочується ізометрично розвиває максимально можливу для його напругу при дотриманні наступних умов:

- 1) активація всіх м'язових волокон;
- 2) режим гладкого тетанусу у всіх м'язових волокнах;
- 3) скорочення м'язу при довжині спокою.

В цьому випадку ізометрична напруга м'яза відповідає його *максимальній силі*. Максимальна сила м'яза залежить від кількості м'язових волокон, які складають даний м'яз, і від товщини цих волокон. Кількість і товщина їх визначає товщину м'язу в цілому або площу поперечного перерізу м'яза (анатомічний поперечник). Відношення максимальної сили м'яза до його площі поперечного перерізу, називається *відносною силою м'яза*. Вона вимірюється в $\text{кг}/\text{см}^2$. Анатомічний поперечник визначається як площа поперечного розрізу м'яза, проведеного перпендикулярно його довжині. При цьому, для м'язів із розміщенням волокон, які співпадають з довжиною поздовжньої осі м'яза, такий поперечний розріз проходить перпендикулярно розміщенню волокон. Поперечний розріз м'яза, перпендикулярний розміщенню його волокон, дозволяє отримати *фізіологічний поперечник м'яза* – це площа поперечного розрізу всіх волокон м'яза. Відношення максимальної сили м'яза до його фізіологічного поперечника, називається *абсолютною силою м'яза*. Вона коливається в діапазоні 4-8 $\text{кг}/\text{см}^2$.

Збільшення м'язового діаметру в результаті м'язового тренування, називається *робочою гіпертрофією м'яза*. Вона виникає головним чином за рахунок потовщення м'язових волокон. Існують основні типи робочої гіпертрофії м'язових волокон:

– *саркоплазматичний* – потовщення м'язових волокон за рахунок збільшення об'єму саркоплазми – нескоротливої частини м'язових волокон. Цей тип гіпертрофії призводить до підвищення метаболічних резервів м'яза, але все-таки, він мало впливає на ріст сили м'яза. Саркоплазматичний тип значно підвищує здатність м'язових волокон до роботи на витривалість.

– *міофібрилярний* – пов'язаний із збільшенням об'єму міофібрил, тобто збільшенням скорочувального апарату м'язових волокон. Цей тип веде до значного росту максимальної і абсолютної сил м'яза.

М'язову витривалість можна оцінювати по визначеному часу виконання завдань статичної або динамічної роботи. При *статичній роботі* вона визначається по часу, під час якого підтримується постійна сила тиску або утримується в постійному положенні деяке навантаження. Для визначення *динамічної роботи* можна використати потужність виконуваної роботи, тобто відношення роботи до часу, затраченого на її виконання.

Розрізняють два види потужності: піковий і критичний. *Пікова потужність* представляє собою максимальну потужність, яка може бути досягнута в будь-який момент виконання динамічної роботи. Вона вимірюється під час максимально довільного динамічного скорочення м'язів при підйомі навантаження. *Критична потужність* динамічної роботи може підтримуватися протягом тривалого часу.

Тривале, судомне, інколи необоротне скорочення м'яза, яке продовжується не дивлячись на припинення подразнення, отримало назву *контрактури*. Вона відрізняється від тетанусу відсутністю поширення потенціалу дії. При даному стані може спостерігатися тривала локальна деполяризація мембран м'язових клітин. Контрактура виникає при порушенні обміну речовин або зміні властивостей білків м'язів. Особливим видом контрактури є трупне задубіння, яке настає після смерті. Задубіння м'язів трупа відбувається через 3-4 години після смерті і продовжується декілька годин, після чого м'язи знову розслабляються. В таких м'язах проходить ряд змін: вони втрачають гнучкість і еластичність, у них накопичується велика кількість молочної кислоти, що викликає зміну їх реакцій.

Гладкі м'язи

До гладких м'язів відносяться м'язи внутрішніх органів, стінок судин та шкіри. Основною структурною одиницею гладких м'язів є м'язова клітина. Гладком'язові клітини мають веретеноподібну форму, довжина їх 20-400 мкм, а товщина – 2-10 мкм. Вони з'єднані особливими міжклітинними контактами – *десмосомами*, вони утворюють сітку з вплетеними в неї колагеновими волокнами. Скорочувальний апарат гладких м'язів, як і скелетних, включає тонкі (актинові) і товсті (міозинові) нитки. Ниток міозину в 10 разів менше в гладких м'язах у порівнянні з посмугованими. Через нерегулярного розподілення міозинових і актинових ниток, ці клітини позбавлені поперечної посмугованості, характерної для серцевої і скелетної мускулатури. Тому під мікроскопом у гладких м'язах не видно поперечних смуг. Звідси і назва – гладкі.

Гладкі м'язи теж скорочуються за рахунок ковзання міофіламентів відносно один одного, але швидкість їх ковзання і розщеплення АТФ в 100-1000 разів нижча, ніж у поперечнопосмугованих м'язах. У зв'язку з цим, гладкі м'язи добре пристосовані для тривалого стійкого скорочення, яке не призводить до швидкої втоми та значних енергозатрат.

Збудження гладком'язових клітин викликає або збільшення надходження іонів кальцію через потенціалзалежні кальцієві канали клітинної мембрани, або вивільнення іонів кальцію із саркоплазматичного ретикулуму під впливом внутрішньоклітинного вторинного посередника – *інозитолтрифосфату*. В обох випадках підвищується концентрація іонів кальцію в саркоплазмі і, відповідно, активуються скорочувальні структури. Подібно серцевої і скелетної мускулатури, гладкі м'язи завжди розслабляються при зменшенні внутрішньоклітинної концентрації іонів кальцію. Однак, їх розслаблення проходить повільніше, оскільки швидкість поглинання іонів кальцію саркоплазматичним матриксом чи видалення їх через клітинну мембрану тут нижча. Видалення іонів кальцію призводить до розщеплення фосфатазою функціонально важливої фосфатної групи міозину. Його дефосфорильовані головки втрачають здатність утворювати поперечні мости з актином.

За функціональними особливостями гладкі м'язи поділяють на два типи: *вісцеральні (внутрішні)* – вистилають стінки шлунково-кишкового і сечовидільного трактів та *унітарні* – розташовані в стінках судин, зіниці.

Особливість *вісцеральних гладком'язових клітин* полягає в тому, що вони здатні скорочуватись при відсутності прямих нервових впливів. Так, гладкі м'язи кишківника навіть після перерізування нервових волокон продовжують ритмічно скорочуватись, забезпечуючи перистальтику кишківника. Постійний потенціал спокою у вісцеральних гладком'язових клітинах відсутній. Під час виникнення потенціалу дії в якій-небудь групі м'язових клітин збудження поширюється від них до сусідніх, що призводить до їх збудження і скорочення. В результаті, послідовно скорочується одна ділянка м'язового шару за другою. Швидкість проведення збудження по сітці гладком'язових клітин не перевищує 3-5 см/сек.

Спонтанна активність гладком'язових клітин пов'язана зі здатністю їх збуджуватися при розтягненні. Вона викликає деполяризацію мембрани і потенціал дії з наступним скороченням клітин. Частота потенціалу дії і відповідно частота скорочень тим більша, чим більше і швидше розтягується гладкий м'яз. Завдяки такому механізму забезпечується рух харчової грудки по харчовому тракту. Розтягнута грудкою їжі м'язова стінка кишки відповідає скороченням і таким чином проштовхує грудку в наступну ділянку кишки.

Унітарні гладкі м'язи також можуть бути спонтанно активними, але вони скорочуються в основному під впливом нервових імпульсів вегетативних волокон. Особливість даних м'язів полягає в тому, що окремий нервовий імпульс, який надходить до них, не здатен викликати їх скорочення. У відповідь на такий імпульс, виникає лиш тимчасова підпорогова деполяризація мембрани м'язової клітини, яка триває декілька десятих частин секунди. Коли по вегетативному нервовому волокну надходить серія імпульсів із частотою

біля одного імпульсу в одну секунду і більше, цього вже достатньо для сумачії підпорогових зсувів мембранного потенціалу, розвитку потенціалу дії м'язового волокна і його скорочень.

В унітарних гладких м'язах, як і у вісцеральних, збудженні м'язові клітини здійснюють вплив на сусідні клітини, в результаті чого збудження охоплює багато клітин.

Регуляція роботи м'язів центральною нервовою системою

Будь-які взаємодії людини з оточуючим середовищем здійснюються за допомогою нервової і м'язової систем. З'ясовано, що однією з основних функцій нервової системи є керування рухами. Ще І. М. Сеченов писав, що всі зовнішні прояви мозкової діяльності можуть бути зведені до м'язового руху.

Нервова регуляція роботи скелетних м'язів здійснюється руховими центрами ЦНС. Структури спинного мозку підтримують тонус м'язів, формують рухові рефлексі – згинання і розгинання, а також координують рефлексі різних метамерів, змінюють обмін речовин у м'язах у відповідності з рівнем їхньої діяльності.

Нейронні механізми спинного мозку утворені руховими нейронами, проміжними нейронами та нейронами симпатичного відділу автономної нервової системи. Посмуговані м'язові волокна, які складають всю масу скелетних м'язів іннервують альфа-рухові нейрони. Управління руховими актами здійснюється завдяки взаємодіям альфа- і гама-рухових нейронів.

Вищі, по відношенню до спинного мозку, центри формують програми дій, регулюють та координують рухові акти, а також цілеспрямовані рухи.

Гладкі м'язи іннервуються волокнами симпатичної і парасимпатичної автономної нервової системи. Але, слід зазначити, що гладкі м'язи різних органів реагують на імпульси однієї й тієї ж іннервації протилежним чином: симпатичні нервові волокна звужують кровоносні судини і розслаблюють шлунок та кишківник.

Структури, які забезпечують нервову регуляцію руху (рухові центри) розподілені по всій ЦНС – від кори великих півкуль головного мозку до спинного мозку. В спинному мозку сенсорні аферентні волокна утворюють багато зв'язків із мотонейронами, головним чином через інтернейрони. Нейронні ланцюги складають рефлекторні дуги, на яких оснований спінальний рефлекс, вони представляють собою конкретні анатомічні утворення.

Координація з ціленаправленими рухами контролюється структурами стовбура головного мозку. Ціленаправлена дія та стратегія руху формується в підкіркових мотиваційних областях і асоціативній корі, потім трансформуються в програми руху та передаються до спинного мозку, а звідси до скелетних м'язів для реалізації.

РОЗДІЛ IV. ЗАГАЛЬНА ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ (ЦНС)

Основні структури нервової тканини

До ЦНС відносять головний і спинний мозок. До периферичної – черепномозкові і спинномозкові нерви, а також нейрони, які утворюють вузли у грудній і черевній порожнинах і в робочих органах. До автономної відносять ту частину нервової системи, яка регулює роботу внутрішніх органів і вегетативні функції організму. Автономна нервова система ділиться на симпатичну і парасимпатичну.

ЦНС має нейронний тип будови. Основними функціями ЦНС є:

- забезпечення адаптації організму до умов середовища;
- регуляція діяльності всіх тканин і органів та об'єднання їх в єдине ціле.

Основним структурним елементом нервової системи є нервова клітина – *нейрон* (Рис. 8). Через нейрони здійснюється передача інформації від однієї ділянки нервової системи до другої, обмін інформацією між нервовою системою і різними частинами тіла. В нейронах проходять складні процеси обробки інформації. З їх допомогою формуються відповідні реакції організму (рефлекси) на зовнішні і внутрішні подразники.

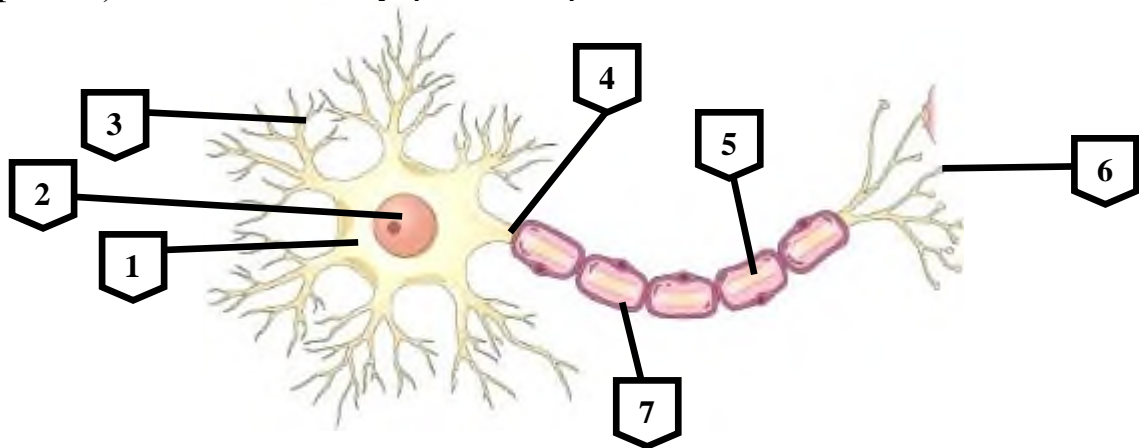


Рис. 8. Будова нейрона:

1 – тіло нейрона; 2 – ядро; 3 – дендрити; 4 – аксонний горбок; 5 – аксон; 6 – синапс; 7 – шваннівська клітина.

Нейрони поділяються на типи: аферентні, еферентні і проміжні.

Аферентні нейрони (чутливі, доцентрові) – передають інформацію від рецепторів у ЦНС. Їх тіла розташовані поза ЦНС в спинномозкових гангліях і в гангліях черепно-мозкових нервів. Аферентний нейрон має псевдоуніполярну форму – його відростки виходять із одного полюса клітини. Далі нейрон розгалужується на дендрит, який утворює на периферії рецептор, і аксон, який входить через задні роги в ЦНС. До аферентних нейронів відносяться також нервові клітини, аксони яких складають висхідні шляхи спинного і головного мозку.

Еферентні нейрони (відцентрові) – пов'язані з передачею низхідних впливів від структур нервової системи, які лежать вище до структур, які лежать

нижче. Для еферентних нейронів характерна розгалужена сітка дендритів і один довгий відросток – аксон.

Проміжні нейрони (інтернейрони, вставні) – це, як правило, більш дрібні клітини, які здійснюють зв'язок між різними нейронами. Вони передають нервові імпульси в горизонтальному і вертикальному напрямках. Завдяки багаточисленним розгалуженням аксону проміжні нейрони можуть одночасно збуджувати велику кількість інших нейронів.

За кількістю та характером відростків нейрони поділяють на: уніполярні, псевдоуніполярні, біполярні, мультиполярні, секреторні (Рис. 9). *Уніполярні нейрони* зустрічаються у вузлових нервових системах безхребетних тварин. *Біполярними нейронами* є нюхові нейрони та нейрони сітківки ока людини. *Мультиполярні нейрони* переважають у центральній нервовій системі.

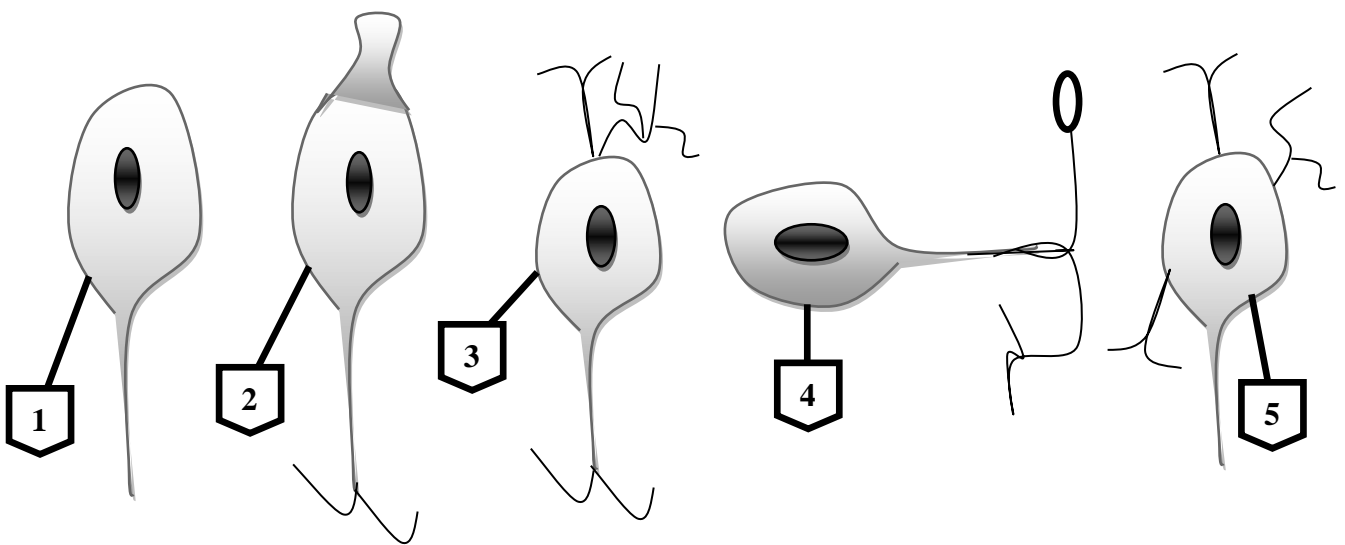


Рис. 9. Типи нейронів:

1 – уніполярний нейрон; 2 – біполярний нюховий нейрон; 3 – біполярний рецепторний нейрон; 4 – псевдоуніполярний механорецепторний нейрон; 5 – мультиполярний нейрон.

Розміри поперечника нейронів варіюють від 6-7 мкм (дрібні зернисті клітини мозочка) до 70 мкм (моторні нейрони головного і спинного мозку). Щільність їх розташування в деяких відділах ЦНС дуже велика. Наприклад, у корі півкуль головного мозку людини на 1 мм³ припадає майже 40 000 нейронів. Тіла і дендрити нейронів кори займають приблизно половину об'єму кори головного мозку.

У кожному нейроні виділяють тіло (сому), дендрити, аксонний горбок, аксон. Різні структурні елементи нейрона мають свої функціональні особливості і різне фізіологічне значення. Численні деревоподібні розгалуження нейрона – *дендрити* – відростки, які сприймають інформацію і передають до тіла нейрона. Від клітини відходить – *аксон*, який передає нервові імпульси іншій нервовій клітині чи робочому органу (м'язу, залозі). В аксоні виділяють оболонку, початковий сегмент, аксоплазму, колатеральні гілки та телодендрон. Початковий сегмент аксона знаходиться між аксонним горбком і

початком оболонки нервового волокна. *Колатералі* – це відгалуження аксона по яких розповсюджуються одні й ті самі імпульси на інші нейрони. *Телодендрони* – це місця утворення синапсів. Форма нервової клітини, довжина і розташування відростків надзвичайно різноманітні і залежать від функціонального призначення нейрона.

У великих нейронах майже 1/3-1/4 величини їх тіла складає ядро. Воно вміщує постійну кількість ДНК. Ядерця, які входять у його склад, забезпечують клітину РНК. В моторних клітинах при руховій діяльності ядерця помітно збільшуються в розмірах. Нервова клітина вкрита плазматичною мембраною, яка забезпечує регуляцію концентрації іонів всередині клітини і її обмін з навколишнім середовищем. Аксони багатьох нейронів вкриті мієліновою оболонкою, утвореною шваннівськими клітинами. Однак початкова частина аксону і розширення в місці його виходу із тіла клітини – аксонний горбок позбавлені такої оболонки. Мембрана цієї немієлінізованої частини нейрона – початкового сегменту – має високу збудливість.

Внутрішня частина клітини заповнена цитоплазмою, в якій розташовані ядро і різноманітні органоїди. Цитоплазма багата на ферментні системи і білок. Її пронизує сітка трубочок і цистерн – ендоплазматичний ретикулум. В цитоплазмі містяться також рибосоми, а їх скупчення називаються тільцями Нісля, які представляють собою білкові утворення та містять до 50 % РНК. У мітохондріях відбуваються окислювальні процеси з утворенням багатих на енергію з'єднань (макроергічних зв'язків АТФ). Це енергетичні станції нейрона. Мітохондрії концентруються в найбільш активних частинах клітини. Їх дихальна функція посилюється при м'язовому тренуванні. Інтенсивність окислювальних процесів наростає в нейронах більш вищих відділів ЦНС, особливо в корі головного мозку. Різкі зміни мітохондрій аж до руйнування, і відповідно, пригнічення діяльності нейронів відмічаються при різних несприятливих діях (тривалому гальмуванні в ЦНС, при інтенсивному рентгенівському опроміненні, кисневому голодуванні та гіпотермії).

Основною особливістю обміну речовин у нейроні є висока швидкість обміну і переважання аеробних процесів. Потреба мозку в кисні дуже велика (в стані спокою поглинається близько 46 мл/хв кисню). Хоч маса мозку по відношенню до тіла складає всього 2 %, потреба його в кисні досягає в стані спокою у дорослих людей – 25 % від загального його споживання організмом, а у маленьких дітей – 50 %. Навіть короткочасне порушення доставки кисню кров'ю може викликати незворотні зміни в діяльності нервових клітин: у спинному мозку через 20-30 хв., у стовбурі головного мозку – 15-20 хв., а в корі великих півкуль головного мозку вже через 5-6 хв.

Основним джерелом енергії для мозку є глюкоза. Мозок людини потребує для обміну близько 115 г глюкози на добу. Вміст її в клітинах мозку дуже малий, тому вона постійно надходить із кров'ю.

Діяльний стан нейронів супроводжується трофічними процесами – посиленням у них синтезу білків. При різних впливах, які викликають збудження нервових клітин, кількість білку і РНК у них зростає. При

гальмуванні та втомі нейронів вміст цих речовин зменшується. В процесі відновлення вміст їх повертається до вихідного рівня або перевищує його.

Висока потреба нейронів у кисні та глюкозі забезпечується інтенсивним кровотоком. Кров протікає через мозок у 5-7 разів швидше, ніж через м'язи. Найбільш густа сітка кровоносних судин знаходиться в корі головного мозку. Кожен великий нейрон має декілька власних капілярів у основі тіла клітини, а групи дрібних клітин оповиті загальною капілярною сіткою. М'язова робота викликає зниження тону стінок мозкових артерій. Під час розвитку фізичної чи розумової втоми тонус артеріальних судин підвищується, що веде до зменшення кровотоку через нервову тканину.

У процесі живлення нервових клітин і їх обміні речовин беруть участь клітини глії – *гліальні клітини* або *нейроглія*. Ці клітини заповнюють у мозку проміжки між нейронами і капілярами. В корі півкуль головного мозку їх приблизно в 5 разів більше, ніж нервових клітин. Капіляри в ЦНС щільно оточені клітинами глії, які покривають судину повністю або залишають невелику частину вільною (15 %). Відростки деяких гліальних клітин розташовані частково на кровоносних судинах, а частково на нейроні. Гліальні клітини активно беруть участь у функціонуванні нейрона. При тривалому збудженні в нейроні високий вміст білка і нуклеїнових кислот підтримується за рахунок клітин глії. З віком кількість нервових клітин зменшується, а нейрогліальних – збільшується. Серед клітин глії розрізняють: астроцити, олігодендроцити, мікрогліальні та епендимні.

Астроцити – становлять близько 60 % клітин нейроглії, беруть участь у створенні гематоенцефалічного бар'єру, що обмежує вільне проникнення сполук із крові.

Олігодендроцити – утворюють мієлінову оболонку нейронів, можуть поглинати мікроорганізми і, тим самим, беруть участь в імунних механізмах мозку. Вони становлять близько 25-30 % всіх гліальних клітин.

Мікрогліальні – є частиною ретикулоендотеліальної системи організму, беруть участь у фагоцитозі.

Епендимні – вистилають шлуночки головного мозку, беруть участь в процесах секреції спинномозкової рідини.

Основними функціями нервової клітини є сприйняття зовнішніх подразників (рецепторна функція), їх переробка (інтегративна функція) і передача нервових впливів на інші нейрони або різні робочі органи (ефекторна функція).

Особливості здійснення цих функцій дозволяє розділити всі нейрони ЦНС на дві великі групи:

1) клітини, які передають інформацію на великі відстані (із одного відділу ЦНС в інший, від периферії до центру, від центрів до виконавчого органу). Ці великі, аферентні і еферентні нейрони мають на своєму тілі і відростках велику кількість синапсів, як збуджуючих так і гальмуючих;

2) клітини, які забезпечують міжнейронні зв'язки в межах обмежених нервових структур (проміжні нейрони спинного мозку, кори півкуль головного мозку).

Зв'язок між нейронами здійснюється за допомогою спеціалізованих структур – *синапсів*. За типом передачі нервового імпульсу з однієї клітини на іншу виділяють хімічні та електричні синапси.

Всі подразники, які надходять до нервової системи, передаються на нейрон через визначені ділянки його мембрани, які знаходяться в області синаптичних контактів. У більшості нервових клітин ця передача здійснюється хімічним шляхом за допомогою медіаторів. Відповіддю нейронів на зовнішній подразник є зміна величини мембранного потенціалу.

Чим більше синапсів на нервовій клітині, тим більше сприймається різних подразників і, відповідно, ширша сфера впливів на її діяльність і можливість участі нервової клітини в різних реакціях організму. На тілі великих мотонейронів спинного мозку нараховується до 20 000 синапсів. Розгалуження аксонів можуть утворювати синапси на дендритах – *аксодендритні синапси* і на сомі (тілі) нервових клітин – *аксосоматичні синапси*, на аксоні – *аксоаксональні синапси* та між дендритами сусідніх нейронів – *дендродендритний* (Рис. 10).

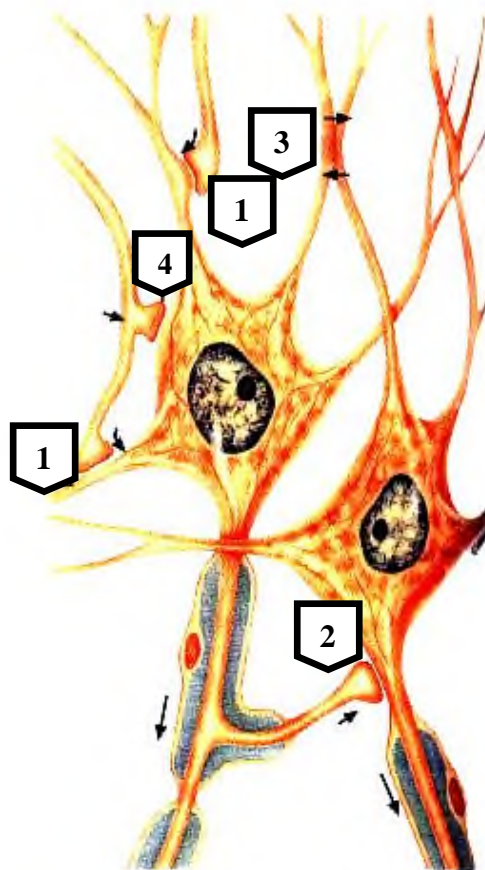


Рис. 10. Види синапсів (Гжегоцький М. Р., 2005):

1 – аксодендритний синапс; 2 – аксоаксональний синапс; 3 – дендродендритний синапс; 4 – аксосоматичний синапс.

Найбільша кількість синапсів знаходиться на дендритах – 50 %. Особливо густо вони покривають середні частини і закінчення дендритних відростків,

причому багато контактів розташовані на спеціальних шиповидних виростах або шипиках, які ще більше збільшують сприймаючу поверхню нейрона.

Чим складніша інтегративна функція нейронів, тим більше розгалуження мають аксодендритні синапси. Проміжні нейрони таких шипиків позбавлені.

Будова *хімічних синапсів* складна (Рис. 11). Синапс має *пресинаптичну* і *постсинаптичну частини*, між якими знаходиться *синаптична щілина*. До пресинаптичної частини відноситься кінцева гілка аксона, яка поблизу місця контакту втрачає оболонку. В пресинаптичному відділі міститься багато мітохондрій та пухирців кулястої або овальної форми. В пухирцях знаходиться хімічна речовина, яка здійснює передачу збудження, тобто є посередником між двома нейронами. Ця речовина називається *медіатором*.

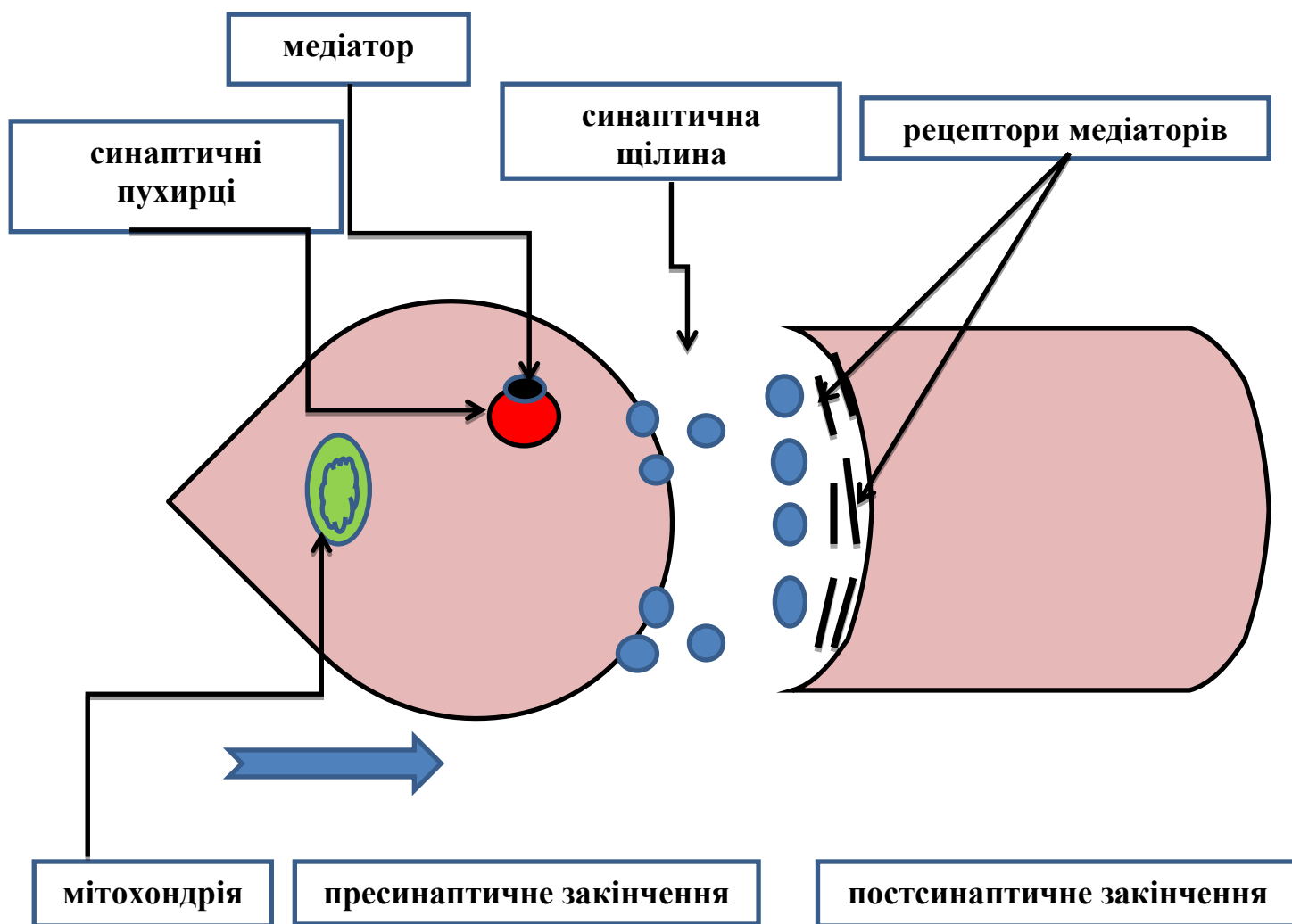


Рис. 11. Схема будови хімічного синапса

Залежно від хімічної природи, медіатори поділяють на наступні чотири групи:

I. Аміни – ацетилхолін, норадреналін, дофамін, серотонін.

II. Амінокислоти – гліцин, глутамінова, аспарагінова та гамма-аміномасляна кислоти.

III. Пурини та нуклеотиди.

IV. Нейропептиди – речовина Р, вазопресин.

Нервові імпульси, які надходять у пресинаптичну частину контакту викликають звільнення синаптичних пухирців із виведенням медіатора в синаптичну щілину. Вихід медіатора полегшується тим, що синаптичні пухирці концентруються уздовж пресинаптичної мембрани, яка знаходиться напроти синаптичної щілини. Ця частина пресинаптичної мембрани має потовщення – *активну зону* або *оперативну зону*. Чим більше нервових імпульсів проходить через синапс, тим більше пухирців переміщується в цю зону і прикріплюється до пресинаптичної мембрани.

Ефекти, які виникають при активації синапса, можуть бути збуджуючими і гальмівними. Це залежить від типу медіатора і властивостей постсинаптичної мембрани. Збуджуючі нейрони виділяють збуджуючий медіатор, а гальмівні – гальмівний. Крім того, один і той самий медіатор може надавати різний вплив у різних органах (наприклад, ацетилхолін збуджує скелетні м'язові волокна і гальмує серцеві).

Електрофізіологічними дослідженнями було встановлено, що електричний струм через синаптичну щілину не проникає і, відповідно, не впливає на післясинаптичну частину. В цьому процесі беруть участь речовини, що містяться в пухирцях.

В стані спокою мембрана поляризована: зовні реєструється позитивний заряд, а всередині – негативний. При збуджуючих впливах збільшення проникності мембрани обумовлює надходження позитивно заряджених іонів натрію в клітину і, відповідно, зменшення різниці потенціалів по дві сторони мембрани, тобто її деполяризацію.

При подразненні нерва в пресинаптичній частині синапсу одночасно руйнується до 500 пухирців, у синаптичну щілину виділяється така сама кількість ацетилхоліну. Процес виходу медіатора запускається потенціалом дії, що надходить до аксона, за участю іонів кальцію. Їх кількість збільшується під час деполяризації мембрани, вони сприяють руйнуванню пухирців, що забезпечує вихід ацетилхоліну в синаптичну щілину. Потім ацетилхолін дифундує до післясинаптичної частини, де діє на ділянки, особливо чутливі до нього – холінорецептори, чим викликає збудження.

Внаслідок дії ацетилхоліну на холінорецептори післясинаптична перетинка на короткий час стає проникною для всіх іонів, зокрема до іонів натрію. У післясинаптичній перетинці виникає деполяризація, після якої виникає лавиноподібний короткочасний потік іонів усередину клітини і розвивається збуджуючий постсинаптичний потенціал. Для збудження нейрона виникнення збуджуючого постсинаптичного потенціалу в одному синапсі недостатньо. Необхідно, щоб збудження виникло одночасно не менше ніж у 50 пресинаптичних утвореннях.

Електричні синапси присутні у деяких структурах мозку, серці, печінці, епітеліальній тканині, залозистих органах, у непосмугованих м'язах внутрішніх органів (Рис. 12).

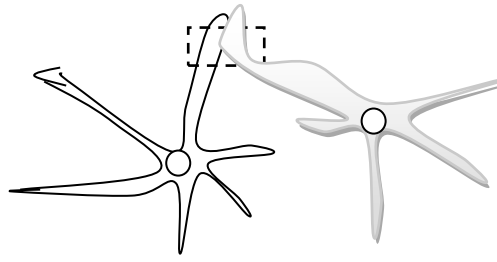


Рис. 12. Схематичне зображення електричного синапса

Вони мають вузьку синаптичну щілину з гідрофільними каналами, які пронизують обидві перетинки, тим самим забезпечуючи надходження вмісту однієї клітини в іншу. По них можуть транспортуватись неорганічні іони та невеликі органічні молекули.

Аксоны разом із оболонками, що входять до складу периферичних нервів, називають *нервовими волокнами*. Існують *мієлінові* (мають мієлінову оболонку) та *немієлінові* (не мають мієлінової оболонки) волокна. Всередині нервового волокна міститься осьовий циліндр із нейрофібрилами. Останні складаються з мікротрубочок і нейрофіламентів. По них до тканин, що іннервуються, транспортуються речовини, які утворюються в клітинах. Збудження по нервових волокнах проводиться ізольовано в обох напрямках від місця його виникнення.

За будовою та швидкістю проведення збудження і тривалістю потенціалу дії нервові волокна поділяють на групи:

- група А – товсті (діаметр 4-20 мкм) мієлінові волокна з великою швидкістю проведення збудження – до 120 м/с;
- група В – великі (діаметр 1-3 мкм) немієлінові волокна автономної нервової системи, швидкість проведення збудження – 3-14 м/с;
- група С – тонкі (діаметр 0,5 мкм) немієлінові волокна з малою швидкістю проведення збудження.

Слід зазначити, що в процесі старіння знижується збудливість нейронів, зменшується об'єм інформації, яка передається на периферію. В основі цих процесів лежать нерівномірні зміни проникності іонів кальцію та калію в каналах мембран. Також знижується енергетичний обмін нейрона, порушується синаптична передача, зменшується кількість адренергічних і холінергічних рецепторів.

Рефлекторна діяльність центральної нервової системи

Рефлекс – це реакція-відповідь організму на подразнення рецепторів, що здійснюється за участю центральної нервової системи. **Рецептори** – це структури, які сприймають подразнення, вони знаходяться в органах чуттів, шкірі, внутрішніх органах. Під впливом подразнень у рецепторах виникає збудження – нервовий імпульс.

Шлях, який проходить збудження під час здійснення рефлексу, називається *рефлекторною дугою*. Вона складається з аферентної, центральної і еферентної частин, які зв'язуються між собою за допомогою синапсів (Рис. 13).

Аферентна частина включає рецептор, у якому формується нервовий імпульс і нерва, який проводить цей імпульс у центральному напрямку. Сукупність рецепторів, подразнення яких викликає певний рефлекс, називається *рецептивним полем рефлексу*. Час, який минає від моменту впливу подразника на рецептор до появи відповідної реакції, називають *часом рефлексу*.

Нервовий центр утворює *центральну частину* рефлекторної дуги. Якщо нервовий центр складається з двох нейронів – аферентного і еферентного, пов'язаних між собою одним синапсом, то така рефлекторна дуга називається *моносинаптичною*. Сухожильний рефлекс є прикладом моносинаптичної рефлекторної дуги. Всі інші рефлекси є складними і є проявом взаємодії багатьох нервових клітин, тому вони називаються *полісинаптичними*.

Еферентна (виконуюча) частина рефлекторної дуги включає еферентний нейрон, еферентний (відцентровий) провідниковий шлях і ефектор (робочий орган).

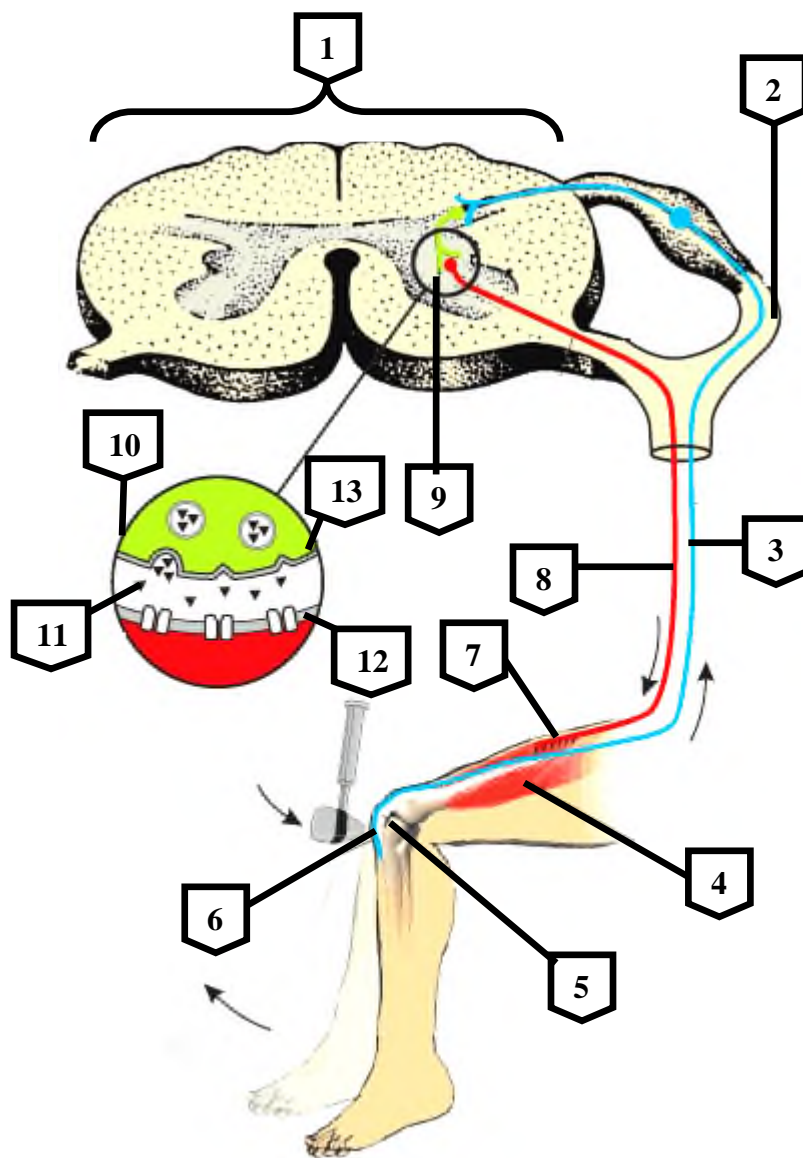


Рис. 13. Будова рефлекторної дуги на прикладі колінного рефлексу:

- 1 – спинний мозок (поперечний зріз);
- 2 – спинномозковий нерв;
- 3 – чутливий (аферентний, доцентровий) нейрон;
- 4 – чотириохголовий м'яз стегна;
- 5 – сухожилля чотириохголового м'язу стегна;
- 6 – рецептор (у даному випадку знаходиться в сухожиллі);
- 7 – ефектор;
- 8 – виконавчий (еферентний, відцентровий) нейрон;
- 9 – вставний (проміжний, перемикаючий) нейрон;
- 10 – синапс;
- 11 – медіатор;
- 12 – постсинаптична мембрана;
- 13 – пресинаптична мембрана.

Відомо, що спинний мозок регулює рухи та діяльність вегетативних структур тулуба. Найпростішими рефlekсами спинного мозку є рефlekси на розтягування м'язів. Під час незначного розтягування (на 0,1 мм) у рецепторах м'яза виникає збудження, яке рефlekторно викликає скорочення. Такі рецептори є в сухожилках. Сухожилльні рефlekси на розтягування виникають у відповідь на подразнення рецепторів м'яза, тому їх називають *пропріорецепторами*.

У складі сірої речовини спинного мозку людини нараховується близько 13,5 млн. нервових клітин. Із них рухові клітини – мотонейрони складають всього 3 %, а 97 % представляють проміжні клітини (вставні або інтернейрони). Серед мотонейронів спинного мозку розрізняють великі клітини – *альфа-мотонейрони* і дрібні клітини – *гама-мотонейрони*.

Від *альфа-мотонейронів* відходять волокна, які швидко проводять імпульси і викликають скорочення скелетних м'язових волокон. Тонкі волокна *гама-мотонейронів* не викликають скорочення м'язів. Вони підходять до пропріорецепторів і викликають скорочення їх внутрішніх (інтрафузальних) м'язових волокон. При цьому скороченні розтягуються рецептори веретен, підвищується їх чутливість, посилюється потік аферентних імпульсів від скелетних м'язів до нервових центрів. Таким чином, альфа-мотонейрони регулюють чутливість м'язових рецепторів, інформують мозок про виконання цих рухів.

Рефlekси спинного мозку можна поділити на *рухові*, які здійснюються альфа-мотонейронами передніх рогів і *вегетативні*, які відбуваються за рахунок діяльності еферентних клітин бічних рогів. Мотонейрони спинного мозку іннервують всі скелетні м'язи за винятком м'язів голови і частково шию. Спинний мозок здійснює елементарні рухові рефlekси – згинання і розгинання, які виникають при подразненні рецепторів шкіри або пропріорецепторів м'язів і сухожилків, а також надсилає постійну імпульсацію до м'язів, підтримуючи їх напругу – *м'язовий тонус*.

М'язовий тонус виникає в результаті подразнення пропріорецепторів м'язів і сухожилків при їх розтягненні під час рухів людини або при дії сили тяжіння. Імпульси від пропріорецепторів надходять до мотонейронів спинного мозку, а імпульси від мотонейронів поступають до м'язів, забезпечуючи їх тонус. Участь спинного мозку в руховій діяльності проявляється не тільки в підтриманні тонусу, але і в організації елементарних рухових актів і складної координації діяльності різних м'язів (наприклад, погоджена діяльність м'язів-антагоністів). Це можливо завдяки розвитку системи вставних нейронів і їх взаємозв'язкам всередині спинного мозку.

Спеціальні мотонейрони іннервують дихальну мускулатуру, а вегетативні нейрони всі внутрішні органи і здійснюють рефlekси, які регулюють їх діяльність.

Отже, до рефlekсів спинного мозку належать:

– *рефlekси м'язів-антагоністів* – під час скорочення м'язів-згиначів виникає пригнічення тонусу розгиначів;

- за допомогою *ритмічних рефлексів* здійснюється ходьба та біг – це група рефлексів поперемінної дії згиначів і розгиначів кінцівок;
- *тонічні рефлекс*и сприяють підтриманню положення тіла в просторі, що здійснюється завдяки тривалому напруженню м'язів;
- *вегетативні рефлекс*и – регулюють роботу внутрішніх органів, кровоносних судин та потових залоз.

У спинному мозку в білій речовині проходять провідні шляхи – висхідні (до головного мозку) та низхідні (від головного мозку до спинного).

У задніх канатиках спинного мозку проходять основні *висхідні шляхи* – тонкі та клиноподібні пучки Голя та Бурдаха. Вони несуть сигнали від пропріорецептивних та дотикових подразнень у ядра проміжного мозку. По задніх і передніх спинномозково-мозочкових шляхах пропріоцептивні сигнали надходять у мозочок.

До *низхідних шляхів* відносяться: кірково-спинномозковий черевний шлях – імпульси від пірамідальних клітин кори головного мозку надходять до спинного мозку; червоноядерно-спинномозковий шлях – несе сигнали від червоних ядер до рухових нейронів передніх рогів; переддверно-спинномозковий шлях – проходять імпульси, які координують рухи та орієнтацію тіла в просторі.

Головний мозок умовно поділяють на відділи:

- 1) *стовбур головного мозку* (довгастий, задній і середній);
- 2) *великий мозок* (проміжний і кінцевий) (Рис. 14).

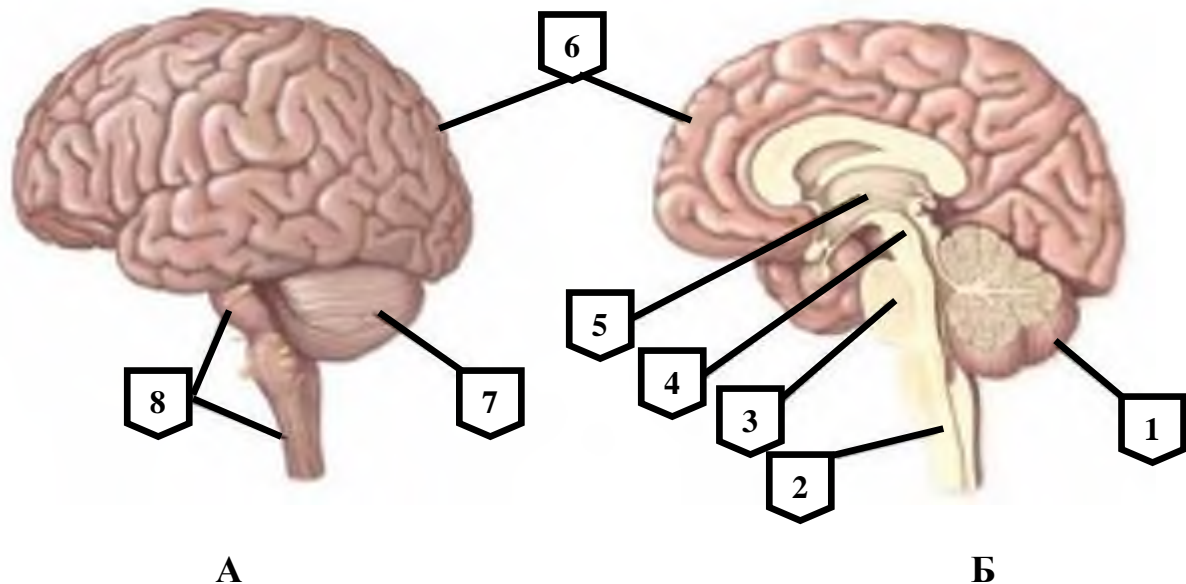


Рис. 14. Відділи головного мозку:

А – головний мозок; Б – поздовжній розріз головного мозку; 1, 7 – мозочок; 2 – довгастий мозок; 3 – варолієв міст; 4 – середній мозок; 5 – проміжний мозок; 6 – великі півкулі головного мозку; 8 – стовбур головного мозку.

Задній мозок здійснює складну рефлекторну діяльність. У середній його області розташовані задні відділи ретикулярної формації, які здійснюють неспецифічні гальмівні впливи на спинний і головний мозок.

Через довгастий мозок проходять висхідні шляхи від рецепторів слухової і вестибулярної чутливості. Функції нейронів вестибулярних ядер довгастого мозку різноманітні. Одна частина їх реагує на переміщення тіла, а друга призначена для зв'язку з моторними системами. В довгастому мозку закінчуються аферентні нерви, які несуть інформацію від рецепторів шкіри до м'язових рецепторів. Тут вони переключаються на інші нейрони, утворюючи шлях у таламус і далі в кору великих півкуль головного мозку. Висхідні шляхи шкірно-м'язової чутливості перехрещуються на рівні довгастого мозку.

У довгастому мозку і варолієвому мості знаходиться велика група черепно-мозкових ядер, які іннервують шкіру, слизові оболонки, м'язи голови і ряд внутрішніх органів. Досконалість цих рефлексів обумовлена наявністю великої кількості нейронів, які утворюють ядра і відповідно велику кількість нервових волокон. На дні четвертого шлуночка в довгастому мозку знаходиться дихальний центр, який складається з центрів вдиху і видиху. Його складають дрібні клітини, які посилають імпульси до дихальних м'язів через мотонейрони спинного мозку. Його великі клітини регулюють діяльність серця і стан судин. Функції цих центрів взаємопов'язані. У довгастому мозку знаходиться ряд рефлекторних центрів, які пов'язані з процесами травлення. Це група центрів моторних рефлексів – жування, ковтання, рухів шлунку і частини кишківника, а також секреторних – слиновиділення, секреції травних соків шлунку, підшлункової залози. Крім того, тут знаходяться центри деяких захисних рефлексів – чхання, кашлю, кліпання, слюзовиділення, блювання. Він також відіграє важливу роль у здійсненні рухових актів і в регуляції тонуусу скелетних м'язів.

Середній мозок є складовою частиною стовбура мозку, через нього проходять висхідні шляхи від спинного і довгастого мозку до таламуса, кори головного мозку та мозочка. Він відіграє важливу роль у регуляції руху очей. Із участю середнього мозку здійснюється поворот очей в будь-якому напрямку, акомодация очей, зіничний рефлекс (розширення зіниць у темряві та звуження їх на світлі). Імпульси, які надходять у середній мозок від рецепторів сітківки ока і від пропріорецепторів окорухового апарату, беруть участь у здійсненні окорухових реакцій, необхідних для орієнтації в просторі, виконанні точних рухів.

В склад **проміжного мозку**, який є переднім кінцем стовбура мозку, входять: таламус і гіпоталамус. Ядра *таламуса* поділяють на специфічні та неспецифічні. До специфічних відносять перемикаючі та асоціативні. Через перемикаючі ядра таламуса передаються аферентні впливи від всіх рецепторів тіла. У таламусі мають місце еферентні впливи, які надходять від рецепторів обличчя і пальців рук. Асоціативні ядра безпосередньо не пов'язані з периферією. Вони отримують імпульси від перемикаючих ядер і забезпечують їх взаємодію на рівні таламуса, тобто здійснюють підкіркову інтеграцію специфічних впливів. Неспецифічні ядра здійснюють активуючий і гальмуючий вплив на кору головного мозку.

Між корою головного мозку і таламусом існують кільцеві кортико-таламічні взаємозв'язки, які лежать у основі утворення умовних рефлексів. Із безпосередньою участю таламуса проходить формування емоцій людини.

У *гіпоталамусі* розташовані вегетативні нервові центри, які регулюють обмін речовин у організмі, забезпечують постійну температуру тіла, а також беруть участь у формуванні багатьох поведінкових реакцій, пов'язаних із голодом, насиченням, спрагою, сном тощо. Важливу роль гіпоталамус відіграє в адаптації організму до різних умов існування, зокрема до фізичної праці.

Підкіркові вузли функціонують у єдності з корою півкуль головного мозку, проміжним мозком та іншими відділами мозку. Через підкіркові ядра можуть з'єднуватися між собою різні відділи кори головного мозку, що має велике значення при утворенні умовних рефлексів. Разом з проміжним мозком підкіркові ядра беруть участь у здійсненні складних безумовних рефлексів: захисних та харчових.

Представляючи собою вищий відділ мозкового стовбура, підкіркові вузли об'єднують діяльність нижче розташованих утворень, регулюючи м'язовий тонус і забезпечуючи необхідне положення тіла під час фізичної роботи.

Мозочок отримує імпульси від рецепторів шкіри, м'язів і сухожилків через спинно-мозочкові шляхи і ядра довгастого мозку. Із довгастого мозку в мозочок надходять також вестибулярні впливи, а із середнього мозку – зорові та слухові. Еферентні імпульси від мозочка надходять до червоних ядер, ретикулярної формації, довгастого мозку, таламусу, кори та підкоркових ядер. Мозочок бере участь у регуляції рухової діяльності. Електричні подразнення поверхні мозочка викликає рухи очей, голови, кінцівок, які відрізняються від коркових моторних ефектів тонічним характером і великою тривалістю. Також мозочок регулює зміни і перерозподіл тонусу скелетних м'язів, що необхідно для організації нормальної постави та рухових актів.

Внаслідок порушення функцій мозочка виникають рухові розлади:

- *атонія* – різке падіння і неправильне розподілення тонусу м'язів;
- *астазія* – неможливість збереження нерухомого положення, неперервні гойдальні рухи, тремор;
- *астенія* – підвищена втома м'язів;
- *атаксія* – порушення координованих рухів, ходи;
- *дисметрія* – порушення амплітуди рухів, наприклад, при пальценосовій пробі людина не може із заплученими очима попасти вказівним пальцем у кінчик носа;
- *дистонія* – порушення тонусу м'язів.

При ушкодженні мозочка виникає також *ністагм* очних яблук, запаморочення.

У центральній частині стовбура мозку знаходиться нервеве утворення – *сітчастий утвір*. Його нервові клітини різної форми і розмірів, мають велику кількість відростків, які переплітаються між собою і утворюють велику кількість контактів. Характерною особливістю сітчастого утвору, а саме його нейронів є висока чутливість до дії хімічних речовин. На активність клітин

сітчастого утвору впливає кора півкуль головного мозку, гормони та продукти метаболізму.

Властивості нервових центрів

Нервовим центром називають сукупність нервових клітин, необхідних для здійснення функцій. Ці центри відповідають відповідними рефлексорними реакціями на зовнішнє подразнення, яке надходить від зв'язаних з ними рецепторів. Клітини нервових центрів реагують і на безпосереднє їх подразнення речовинами, які знаходяться в крові, яка протікає через них.

Фізіологічні властивості нервових центрів визначають характер відповідних реакцій. Ці властивості в значній мірі пов'язані з особливостями проведення нервових імпульсів через синапси, які з'єднують різні нервові клітини.

Одностороннє проведення збудження. На відміну від нервового волокна, в якому можливе двостороннє проведення хвилі збудження від місця нанесення подразнення, в нервових центрах хвиля збудження проводиться тільки в одному напрямку: від рецептора до ефектора. Це обумовлено особливостями синаптичної передачі збудження в окремих нервових клітинах.

Оскільки проведення хвилі збудження від одного нейрона до другого через синапс проходить хімічним шляхом – за допомогою медіатора, а медіатор міститься лише в пресинаптичній частині синапса та відсутній в постсинаптичній мембрані, – проведення нервових імпульсів через синапс можливо тільки від пресинаптичної мембрани до постсинаптичної і неможливе в зворотному напрямку.

Затримка проведення збудження. В основі проведення нервових імпульсів по ланцюгу нейронів лежать два механізми: електричний (проведення потенціалу дії по нервовим волокнам) та хімічний (передача через синапс за допомогою медіатора). Перший механізм здійснюється з великою швидкістю (до 100-140 м/с), а другий – в тисячу разів повільніше. Затримка проведення пов'язана із затратами часу на процеси, які проходять від моменту надходження пресинаптичного імпульсу в синапс до появи в постсинаптичній мембрані збуджуючих або гальмівних потенціалів. Цей інтервал називається *синаптичною затримкою* і складає в мотонейронах і в більшості інших клітинах центральної нервової системи приблизно 0,3 мс. У вегетативній нервовій системі тривалість синаптичної затримки не менше 10 мс. За цей час пресинаптичний імпульс викликає звільнення синаптичних пухирців, відбувається дифузія медіатора через синаптичну щілину, збільшення під його впливом іонної проникності постсинаптичної мембрани і виникає постсинаптичний потенціал. Після цього потрібно ще біля 1,2 мс на розвиток збуджуючого постсинаптичного потенціалу до максимуму, щоб виник потенціал дії. Таким чином, весь процес передачі нервового імпульсу (від потенціалу дії однієї клітини до потенціалу дії наступної клітини) через один синапс займає приблизно 1,5 мс. При втомі, охолодженні та інших впливах тривалість синаптичної затримки збільшується.

Оскільки проведення імпульсів по нервових волокнах від периферичних рецепторів у нервові центри і від нервових центрів до виконавчих органів займає порівняно невеликий час, загальний час від моменту нанесення зовнішнього подразнення до появи відповідної реакції організму (латентний період) визначається центральним часом проведення. Величина латентного періоду рефлексу служить важливим показником функціонального стану нервових центрів і широко використовується в практиці. Латентний період рухової реакції визначається від моменту подачі сигналу до моменту початку руху. При здійсненні людиною простих рухів у відповідь на зовнішні сигнали, наприклад натискання на кнопку при світловому сигналі, тривалість латентного періоду рухової реакції складає близько 120-220 мс, а при втомі, нестачі кисню вона може збільшуватися до 300-500 мс і більше. При більш складних рухах, наприклад виконання фехтувальником уколу в мішень з випадом у відповідь на світловий сигнал, цей період значно більший – 300-400 мс і більше.

Сумація. У відповідь на поодинокую аферентну хвилю, яка надходить від м'язів до мотонейронів, в пресинаптичній частині синапсу звільняється медіатор. При цьому в пресинаптичній мембрані мотонейрона виникає збуджуючий постсинаптичний потенціал підпорогової величини, недостатньої для виклику відповідної реакції клітини. Щоб величина збуджуючого постсинаптичного потенціалу досягла критичного рівня, потрібна сумація на мембрані клітини багатьох підпорогових збуджуючих постсинаптичних потенціалів.

Розрізняють просторову і часову сумацію. *Просторова сумація* спостерігається у випадку одночасного надходження декількох імпульсів у один і той самий нейрон по різних пресинаптичних волокнах. *Часова сумація* відбувається при активації одного і того ж аферентного шляху серією послідовних подразнень.

Явища сумації можуть спостерігатися при здійсненні окремих рефлексів (наприклад, рефлексів чхання і кашлю у відповідь на слабкі подразнення слизової оболонки дихальних шляхів). Вони лежать в основі формування нейронних комплексів, які визначають поведінку цілого організму, в основі розвитку умовних рефлексів.

Трансформація ритму. Під дією ритмічних подразнень викликається активність нейрону, яка може налаштуватися на ритм імпульсів, які надходять. Це налаштування діяльності нейрону на заданий ритм має велике значення для організації взаємодії між різними нервовими центрами і різними відділами нервової системи, в одному комплексі, не заважаючи одне одному різною за темпом імпульсацією. Нервові клітини мають властивість змінювати частоту імпульсів, які передаються, тобто властивістю трансформації ритму.

Явища післядії збудження. Після того як припиняється подразнення, збудження в ЦНС може тривати ще певний час. Це явище називають *рефлекторною післядією*. Вона може бути короткочасною 1-3 мс та тривалою – кілька секунд і більше. Короткочасна рефлекторна післядія пов'язана з слідовою деполаризацією мембрани клітини, а тривала післядія зумовлена надходженням збуджень по нервових ланцюгах нервового центру. В нервових

ланцюгах є велика кількість вставних нейронів, де збудження циркулює і тим самим підтримує себе. Таке явище називається *реверберацією*. Реверберація забезпечує електричну активність нервових центрів навіть тоді, коли відсутні аферентні сигнали.

Тонус нервових центрів. Завдяки реверберації нервові центри знаходяться в тонусі. Вони спонтанно посиляють імпульси до робочого органу без аферентних впливів. Тонус нервових центрів забезпечує тонус гладких і посмугованих м'язових волокон, а також стінок кровоносних судин.

Стомлюваність нервових центрів. Під час повторного виконання одного і того ж самого рефлексу через деякий час настає період зменшення сили рефлекторної реакції і навіть може бути повне її пригнічення, тобто настає стомлюваність. Під *стомленням* розуміють зниження працездатності, яке викликається працею. Якщо після цього нанести подразнення на м'яз або нервово волокно рухового нерва, м'яз знову почне скорочуватись. Це говорить про те, що стомлення розвивається у нервовому центрі. Воно пов'язане з порушенням передачі в синапсах, виснаженням запасів медіатора в пресинаптичних пухирцях і т.д. Нервові центри різних рефлексів мають різну швидкість стомлення. Найменше стомлюються центри пропріорецептивних тонічних рефлексів, що забезпечують підтримання тонусу посмугованих м'язів. Швидко стомлюються центри довільно швидких рухів.

Підвищена чутливість нервових центрів до нестачі кисню. Нервові центри чутливі до хімічного складу крові, тканинної рідини, нестачі кисню. Це пояснюється тим, що основним джерелом енергетичного забезпечення ресинтезу АТФ у ЦНС є окисне фосфорилування. Таким чином, нестача кисню призводить до виснаження енергетичних запасів. Повне або часткове припинення кровообігу мозку призводить до тяжких порушень його діяльності і навіть до загибелі нейронів. Клітини кіркової речовини головного мозку підлягають необоротним змінам і гинуть вже через 5-6 хв після повного припинення кровообігу.

Гальмування у центральній нервовій системі

Гальмування – це нервовий процес, який зумовлюється збудженням і зовнішньо проявляється пригніченням іншого збудження.

Явище гальмування в нервових центрах було вперше відкрито І. М. Сеченовим у 1862 році. Значення цього процесу було розглянуто ним у роботі «Рефлекси головного мозку».

Опускаючи кінцівку жаби в кислоту і одночасно подразнюючи деякі ділянки головного мозку (наприклад, накладаючи кристали солі на область проміжного мозку), І. М. Сеченов спостерігав затримку і навіть повну відсутність захисного рефлексу спинного мозку (посмикування кінцівки). Звідси, він зробив висновок, що одні нервові центри можуть істотно змінювати рефлекторну діяльність інших центрів, тобто вище розташовані нервові центри можуть гальмувати діяльність центрів, які лежать нижче. Описаний дослід ввійшов у історію фізіології під назвою «Сеченівське гальмування».

Гальмівні процеси є необхідним компонентом у координації нервової діяльності. По-перше, процес гальмування обмежує іррадіацію збудження, тим самим здійснює його концентрацію в необхідних ділянках нервової системи. По-друге, виникаючи в одних нервових центрах паралельно із збудженням у інших нервових центрах, процес гальмування тим самим виключає діяльність непотрібних у даний момент органів, здійснюючи координаційну функцію. По-третє, розвиток гальмування в нервових центрах попереджує їх від надмірної перенапруги при роботі, тобто виконує захисну роль. По-четверте, відновлює процес збудження.

Центральне гальмування поділяється за локалізацією на пресинаптичне та постсинаптичне; за характером поляризації на гіперполяризаційне та деполаризаційне; за будовою гальмівних нейронних ланцюгів – реципрокне (поєднане), зворотне та латеральне.

Пресинаптичне гальмування – виникає перед синаптичним контактом в пресинаптичній області. Закінчення аксонів однієї нервової клітини утворює аксоаксональний синапс на закінченні аксона другої нервової клітини, тим самим блокуючи передачу збудження в останньому. В області такого пресинаптичного контакту розвивається надзвичайно сильна деполаризація мембрани аксона, яка приводить до стану парабіозу. Гальмівне кінцеве закінчення аксону припиняє проведення нервових імпульсів до синапса, а також до наступної нервової клітини. Цей вид гальмування обумовлює обмеження притоку аферентних імпульсів до нервових центрів. Пресинаптичне гальмування досягає свого максимуму через 15-20 с і триває близько 150 мс, тобто більше, ніж триває постсинаптичне гальмування.

Постсинаптичне гальмування – виникає в постсинаптичній мембрані нейрона в результаті дії гальмівного медіатора. Цей процес пов'язаний з наявністю у ЦНС спеціальних гальмівних нейронів. Це особливий тип вставних нейронів, у яких закінчення аксонів виділяють гальмівний медіатор. Під впливом цього медіатора виникає короткочасна гіперполяризація постсинаптичної мембрани наступного нейрона і реєструється гальмівний постсинаптичний потенціал. У результаті гальмівні клітини не збуджують, а гальмують ті нейрони, на яких закінчуються їх аксони. Такий вид гальмування називають *прямим*, оскільки воно виникає відразу, без попереднього збудження.

Реципрокне (поєднане) гальмування здійснюється тоді, коли відбувається активізація аферентів, збуджуються, наприклад мотонейрони м'язів-згиначів і одночасно гальмуються мотонейрони м'язів-розгиначів, які діють на один і той самий суглоб. Відбувається цей процес тому, що аференти від м'язових веретен утворюють збуджуючі синапси на мотонейронах м'язів-антагоністів.

Зворотне гальмування – від аксона мотонейрона відходить одна або декілька колатералей, які прямують до вставних гальмівних нейронів. Під час збудження мотонейрона активізуються і вставні нейрони, внаслідок чого відбувається гіперполяризація мембрани мотонейрона та гальмується його діяльність. Цей вид гальмування виконує координаційну роль, тобто узгоджує

максимальну частоту розрядів мотонейронів зі швидкістю скорочення м'язових волокон, які вони іннервують та захисну – запобігає збудженню мотонейронів.

Латеральне гальмування – гальмівний ланцюг нейронів характеризується тим, що вставні гальмівні нервові клітини впливають не тільки на збуджену клітину, а й на сусідні нейрони, в яких збудження є слабшим або навіть відсутнім. Вище зазначене збудження називають латеральним, тому що ділянка гальмування, яка утворюється, міститься збоку від збудженого нейрона.

Відомо, що процеси старіння позначаються на процесі гальмування в ЦНС, послаблюється його координуюча роль, змінюється лабільність нервових процесів, знижується збудливість та знижується працездатність нервових клітин.

Координація функцій організму нервовою системою

У ЦНС від органів чуттів знаходиться велика кількість різноманітної інформації. В умовах надмірної подразливості нервова система організовує доцільну рефлекторну відповідь тільки при досягненні взаємоузгодженості між всіма фізіологічними процесами організму. В цьому і полягає координуюча роль ЦНС.

Взаємодія двох нервових процесів – збудження і гальмування, які лежать в основі всіх складних регуляторних функцій організму, закономірностей їх одночасного протікання в різних нервових центрах, а також послідовна зміна в часі визначає точність і своєчасність відповідних реакцій на зовнішні та внутрішні впливи.

Під координацією розуміють взаємодію нейронів, нервових процесів у ЦНС, направлену на об'єднання функцій різних органів і систем організму. Все це можливе завдяки морфологічним і функціональним принципам. Морфологічні принципи пов'язані з особливостями будови нервової системи. Вони включають конвергенцію – сходження нервових шляхів і дивергенцію – розходження нервових шляхів. До функціональних принципів належать іррадіація, концентрація процесів збудження, індукція та принцип доміанти.

Принцип конвергенції – концентрація збудження від різних нейронів на одному (Рис. 15). Даний принцип діє на різних рівнях ієрархії ЦНС – від великої кількості аферентних нейронів збудження йде на проміжні нейрони і від проміжних на еферентні нейрони.

Сходження імпульсів, які надходять по різних аферентних шляхах, в якому-небудь одному центральному нейроні або нервовому центрі, називається *конвергенцією*. У нижчих відділах нервової системи – спинному і довгастому мозку – конвергенція виражена дещо менше. Нейрони цих відділів отримують інформацію від рецепторів порівняно невеликих ділянок тіла – рецептивних полів одного і того ж рефлексу. В надсегментарних відділах, особливо в корі великих півкуль, відбувається конвергенція імпульсів різного походження від різних рефлекторних шляхів.

Виділяють мультисенсорну, мультибіологічну та сенсорнобіологічну форми конвергенції. Під час *мультисенсорної форми конвергенції* на нейрон надходять сигнали різної сенсорної модальності – слухові, зорові, больові і т.д.

При *мультибіологічній формі* – потоки збуджень різної біологічної модальності – статеві, харчові тощо. *Сенсорнобіологічна форма* являє собою сигналізацію – зорову, харчову.

Принцип дивергенції (розходження) – збудження по аферентних волокнах надходить до різних нейронів спинного мозку (Рис. 15). Від них збудження розповсюджується на вставні нейрони, які розташовані у всіх відділах спинного мозку, стовбурі та корі півкуль головного мозку. Завдяки дивергенції один і той самий нейрон може брати участь в організації різних видів реакцій та здійснювати контроль над великою кількістю нервових клітин. Одночасно кожен нейрон може забезпечити широкий перерозподіл імпульсів, що може призвести до іррадіації збудження.

Слід зазначити, що конвергенція та дивергенція взаємопов'язані.

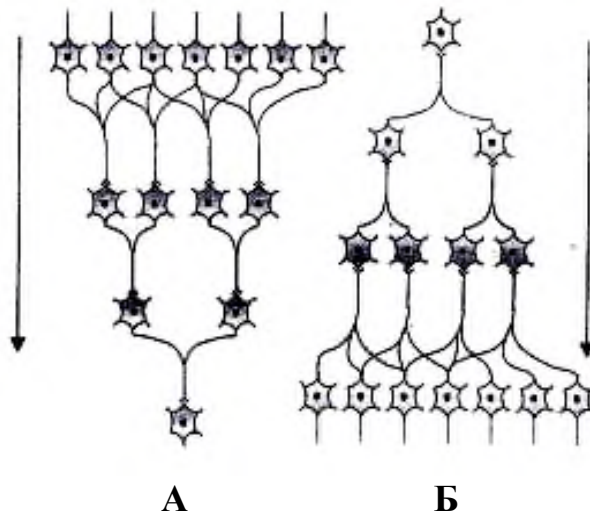


Рис. 15. Схематичне зображення процесів конвергенції (А) та дивергенції (Б)

Іррадіація – це активне розповсюдження збудження в ЦНС. Збудження, яке виникає у ЦНС, не тільки охоплює певний нервовий центр, а й поширюється на інші ділянки мозку. Цей процес називається іррадіацією, і він пов'язаний насамперед із різними порогоми збудливості окремих нейронів. Під час надходження аферентних імпульсів у ЦНС в першу чергу збуджуються нейрони, які мають найменші пороги деполяризації, згодом нейрони з високим порогом чутливості.

Іррадіація здійснюється завдяки численним взаємозв'язкам нейронів однієї рефлекторної дуги з нейронами інших рефлекторних дуг так, що при подразненні одного рецептора збудження може поширюватися в ЦНС у будь-якому напрямку і на будь-яку нервову клітину.

Процес іррадіації відіграє позитивну роль під час формування нових реакцій організму – орієнтувальних реакцій, умовних реакцій.

Процес індукції. Збудження певного нервового центру наводить протилежний процес – гальмування у зв'язаному з ним центрі – *негативна індукція*. Якщо в нервовому центрі виникає гальмування, то у функціонально зв'язаному – збудження – *позитивна індукція*. Зміни збудження в нервовому

центрі при зниженні або припиненні гальмування, називають *негативною послідовною індукцією*.

Реципрокна (взаємоузгоджена) іннервація – процес взаємодії між нервовими центрами, коли однонаправлені рефлексі посилюють дію один одного, а протилежні гальмуються. Цей процес можна спостерігати під час іннервації м'язів-антагоністів. При подразненні центрів, які викликають скорочення згиначів, відбувається розслаблення м'язів-розгиначів. Це зумовлено індуктивними взаємодіями між нервовими центрами згиначів і розгиначів, внаслідок чого збудження м'язів-синергістів призводить до гальмування центрів м'язів-антагоністів. Реципрокна іннервація м'язів-антагоністів лежить в основі ходіння, а також циклічних рухів (ходьба, біг).

Принцип домінантності. Нервові центри завжди знаходяться на різному ступені збудливості. Частина нервової системи або її окремі центри, що знаходяться в даний момент у більш вираженому збудженні, називаються *домінантним центром*. Він гальмує всі інші нервові центри, а при подразненні їх посилює свою збудливість. Цей принцип роботи нервової системи, виявив О. О. Ухтомський (1923). В домінантному центрі рівень деполяризації знижується настільки, що слабкі подразнення, які раніше не викликали збудження, тепер приводять до появи рефлекторної дії. А якщо збудження виникає в іншому центрі, то його розповсюдження відбувається по принципу іррадіації. Збудження викликає в першу чергу рефлекторну реакцію у домінантному центрі, який виникає внаслідок сумарної аферентних імпульсів від різних органів, а також дії на нейрони гормонів і деяких хімічних речовин.

Прикладом домінантності є: подразнення у тварин ділянок кіркової речовини головного мозку, яке супроводжується зазвичай згинанням кінцівок під час акту дефекації або сечовипускання такої реакції не спричиняє. Відбувається навіть посилення цих процесів (рефлекторних актів). Це відбувається тому, що в даний момент центри дефекації або сечовипускання перебувають у стані домінантного збудження.

Домінанта може виникати і під дією гормонів, які підвищують збудливість певних центрів. Наприклад, у самців жаб весною посилюється статевий (обнімальний) рефлекс під впливом сторонніх подразнень (при пощипуванні кінцівки). У той же час не виникає захисного згинального рефлексу цієї кінцівки.

У людини, при виразковій хворобі шлунка та дванадцятипалої кишки в стадії домінантності перебуває центр харчування, а при гіпертонії – судиноруховий, внаслідок чого різні збудження, особливо емоції, призводять до підвищення секреції шлунка або рівня кров'яного тиску.

Припинення домінантності можливе різними шляхами, а саме:

- внаслідок усунення подразнення або задоволення потреб – біологічної, соціальної, на підставі яких сформувалася домінанта;
- при виникненні в ЦНС сильнішої домінантності, яка гальмує ту, що є;
- внаслідок розвитку в домінантному центрі вторинного гальмування.

Отже, домінанта – це переважаючі в ЦНС осередки збудження, які змінюють і підпорядковують собі в даний момент діяльність інших нервових

центрів. Завдяки домінанті в ЦНС створюються не стабільні, а динамічні координаційні відносини між нервовими центрами та системами рефлексів.

Фізіологія лімбічної структури та базальних ядер

Виникнення емоцій пов'язують із діяльністю лімбічної системи, в склад якої входять деякі підкіркові утворення і ділянки кори. Корові відділи лімбічної системи представляють її вищий відділ, знаходяться на нижніх і внутрішніх поверхнях великих півкуль головного мозку (поясна закрутка, гіпокамп та ін.). До підкіркових структур лімбічної системи відносять гіпоталамус, деякі ядра таламуса, середнього мозку і ретикулярної фармації. Між всіма цими утвореннями наявні тісні прямі і зворотні зв'язки, які утворюють «лімбічне кільце».

Лімбічна система бере участь у різних проявах діяльності організму. Вона формує позитивні і негативні емоції з всіма руховими, вегетативними і ендокринними їх компонентами (змінює дихання, серцебиття). Від неї залежить емоційність психічних процесів і зміна рухової активності. Вона створює мотивацію поведінки, бере участь у формуванні орієнтувальних і умовних рефлексів. Завдяки центрам лімбічної системи можуть вироблятися навіть без участі інших відділів кори захисні і харчові умовні рефлекси. При патології цієї системи порушуються процеси пам'яті, втрачається вибірковість реакцій і відмічається їх посилення (надмірно підвищена рухова активність). Відомо, що психотропні речовини, змінюють психічну діяльність організму, впливають саме на структури лімбічної системи.

За допомогою ряду експериментів було виявлено, що існують центри задоволення – формують позитивні емоції, і центри незадоволення – формують негативні емоції.

Велика роль емоційних реакцій у спорті: позитивні емоції під час виконання фізичних вправ – «м'язова радість», радість перемоги і негативні – незадоволення спортивним результатом. Позитивні емоції можуть значно підвищувати, а негативні – знижувати працездатність людини.

Утвори лімбічної системи облямовують оточують закінчення стовбура мозку. Окрім вище згаданих процесів лімбічна система контролює стан тривоги, почуття гніву, задоволення, насолоди, статевих відчуттів. Керуючи всією сукупністю внутрішніх факторів, які мотивують діяльність людини, лімбічна система координує вегетативні і соматичні рефлекси відповідно до емоційного стану людини. Вона забезпечує загальну адаптацію організму до змін навколишнього середовища.

Базальні ганглії – це комплекс ядер, який розташований під корою півкуль головного мозку, в глибині мозку, тобто між лобними частками і проміжним мозком. Базальні ганглії включають смугасте тіло (хвостате ядро, шкаралупа (лушпина), огорожу, мигдалеподібне ядро) та бліду кулю. Вони функціонують у нерозривній єдності з середнім мозком та субталамічним ядром. Унаслідок зв'язків моторної зони таламуса з моторними центрами кори головного мозку, базальні ганглії відіграють важливу роль проміжної ланки в ланцюзі асоціативних і сенсорних зон кори з моторними її відділами.

Виділяють два види циркуляції збудження в базальних гангліях: цикл шкарлупи та цикл хвостатого ядра, тобто складових смугастого тіла.

Цикл шкаралупи забезпечує разом із моторними зонами кори головного мозку складні рухи. Наприклад, письмо, рухи рук хірурга, піаніста і т.д. Ці рухи потребують попереднього навчання і тренування. Цикл розпочинається в моторних зонах кори головного мозку, поширюється в напрямку шкарлупи, повз хвостате ядро, до внутрішньої частини блідої кулі, потім до таламусу і знову до кори головного мозку (Рис. 16). В разі ушкодження шкарлупи виникає спонтанне тремтіння різних частин тіла як у стані спокою, так і під час довільних рухів. Дане явище спостерігається у хворих на хорею. Якщо уражена бліда куля, виникає гіпокінез.

Під час *циклу хвостатого ядра*, збудження циркулює від лобних зон мозку через парієтальну та потиличну зони в скроневу ділянку. Хвостате ядро отримує імпульси від асоціативних зон кори головного мозку, далі імпульси надходять до шкарлупи, блідої кулі, таламусу і до рухових зон кори головного мозку (Рис. 17). Значення цього циклу полягає в синтезі сенсорних впливів та інформації, що зберігається в пам'яті.

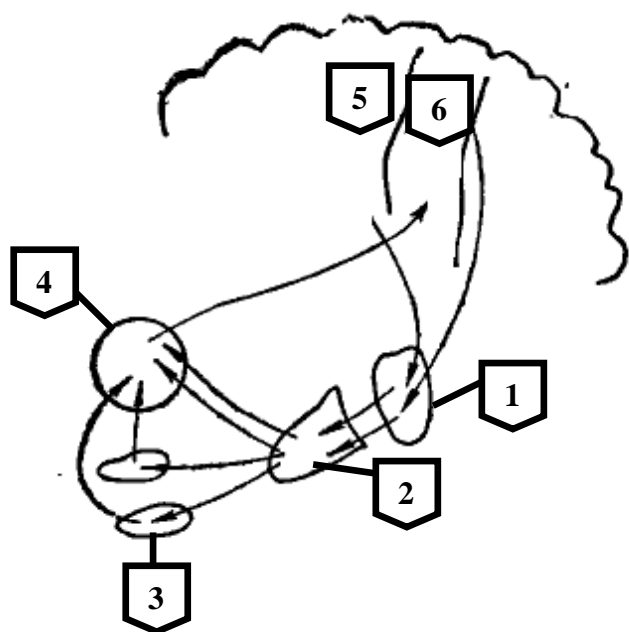


Рис. 16. Цикл шкаралупи
(А. Гайтон, 1991):

1 – шкаралупа; 2 – бліда куля; 3 – чорна субстанція; 4 – таламус; 5 – премоторна та додаткова зони; 6 – первинна моторна кора.

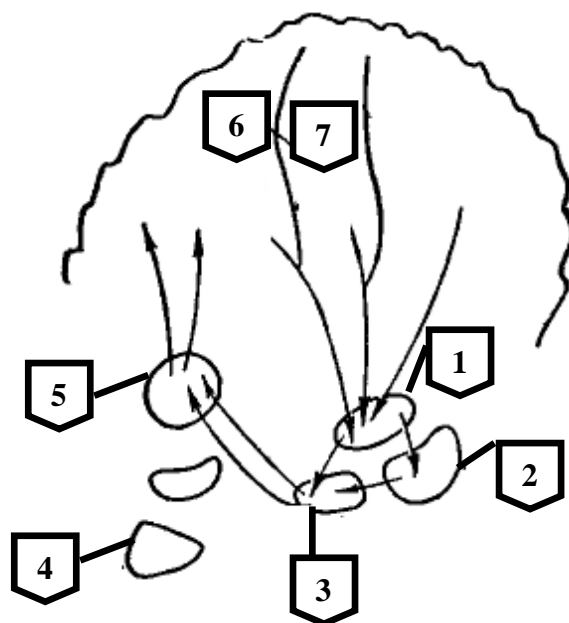


Рис. 17. Цикл хвостатого ядра
(А. Гайтон, 1991):

1 – хвостате ядро; 2 – шкаралупа; 3 – бліда куля; 4 – чорна субстанція; 5 – таламус; 6 – премоторна та додаткова зони; 7 – первинна моторна кора.

Патологічні зміни в базальних гангліях зазвичай супроводжуються серйозними порушенням довільних рухів. Найбільш відомим прикладом є їх обмеження (акінезія) при захворюванні Паркінсона.

Отже, базальні ганглії відіграють важливу роль у регуляції рухових функцій. Вони беруть участь у створенні програми дій, які мають конкретну мету.

Кора головного мозку

Кора великих півкуль головного мозку є вищим відділом ЦНС і є філогенетично наймолодша структура мозку. Вона представляє собою шар сірої речовини товщиною 2-4,5 мм, який вміщує в середньому близько 14 млрд нервових клітин, нервових волокон і нейроглію. На поперечному її розрізі згідно розташування нейронів і їх зв'язків розрізняють шість горизонтальних шарів (Рис. 18). Завдяки численним закруткам і борознам площа поверхні кори досягає 0,2 м². Безпосередньо під корою знаходиться біла речовина, яка складається з нервових волокон, що передають збудження в кору і з неї, а також від одних частин кори до інших.

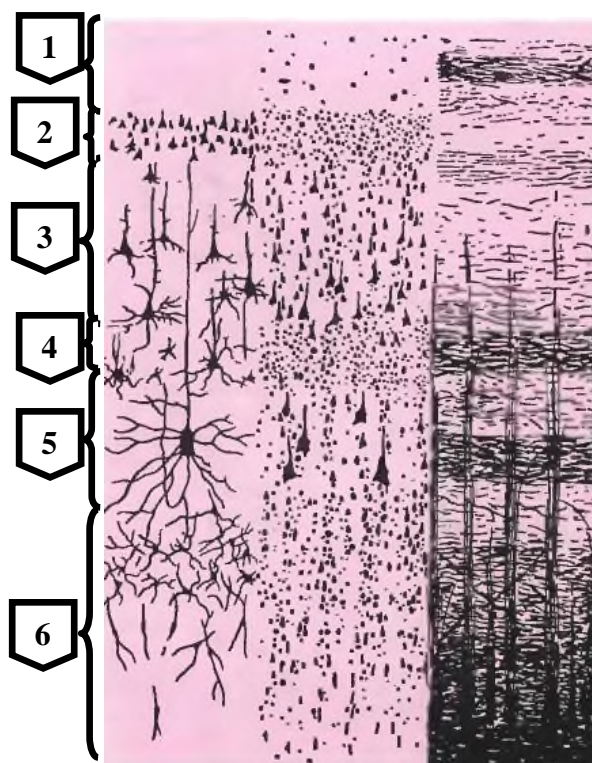


Рис. 18. Схематичне зображення шарів кори головного мозку (Шмідт Р., 2005):

- 1 – молекулярний;
- 2 – зовнішній зернистий;
- 3 – зовнішній пірамідний;
- 4 – внутрішній зернистий;
- 5 – внутрішній пірамідний;
- 6 – шар веретеновидних клітин.

Основними типами нейронів у корі головного мозку являються: пірамідальні та зірчасті. Назва клітин відображає характерну форму їх тіл. *Зірчасті нейрони* беруть участь у процесах сприйняття подразнень і об'єднання діяльності різних пірамідальних нейронів. Вони складають у людини більше половини всіх клітин кори. Ці клітини мають короткі розгалужені аксони, які не виходять за межі сірої речовини кори, і короткі розгалужені дендрити.

Пірамідальні нейрони здійснюють еферентну функцію кори. Вони діляться на великі піраміди, від яких починаються проєкційні або еферентні, шляхи до підкіркових утворень, і дрібні піраміди, які утворюють асоціативні шляхи до інших відділів кори. Найбільш великі пірамідальні клітини – гігантські піраміди Беца – знаходяться в передній центральній закрутці, в так

названій моторній зоні кори. Характерна особливість великих пірамід – їх вертикальна орієнтація в товщині кори. Від тіла клітини вертикально вгору до поверхні кори направлений найбільш товстий дендрит, через який в клітину надходять різні аферентні впливи від інших нейронів, а вертикально вниз відходить еферентний відросток – аксон.

Чисельність контактів забезпечує можливість широкої регуляції діяльності пірамідних клітин з боку багатьох інших нейронів. Це дозволяє координувати відповідні реакції кори, в першу чергу її моторну функцію.

Довгі апікальні дендрити пірамідальних клітин, перпендикулярні поверхні кори, особливо добре вони пристосовані для отримання інформації від самих різноманітних аферентних нейронів та інтернейронів. Більшість їх аксодендритних синапсів є збуджуючими. На базальних дендритах, які відходять поблизу аксона, багато гальмівних синапсів – ця зона важлива для регуляції потоку збуджуючих сигналів, які виходять із кори. Зірчасті клітини бувають як збуджуючі, так і гальмівні. Аксони збуджуючих зірчастих клітин, як правило, перпендикулярні поверхні кори, тобто паралельні апікальним дендритам пірамідальних клітин із якими вони утворюють чисельні синаптичні контакти. Аксони гальмівних зірчастих клітин проходять горизонтально, тобто паралельно поверхні кори. Їх синапси утворюють навколо ділянок пірамідальної клітини поблизу аксона сплетіння у вигляді кошика, тому такі зірчасті клітини часто називають кошиковими. Одна із їх функцій може полягати в ізоляції активної кіркової колони від оточуючих нейронів за рахунок навколоколонного гальмування.

Виділяють шари кори (з поверхні в глибину) (Рис. 18):

1. *Молекулярний або плексиформний* – міститься багато волокон, які утворюють густе паралельне поверхні сплетіння, але міститься мало клітин.

2. *Зовнішній зернистий або зовнішній гранулярний* – густо розташовані дрібні нейрони самої різної форми, серед яких знаходяться дрібні пірамідальні клітини. Нервові волокна тут орієнтовані переважно паралельно поверхні кори.

3. *Зовнішній пірамідальний* – складається в основному з пірамідальних нейронів середньої величини, більш великі клітини лежать у ньому глибше.

4. *Внутрішній зернистий або внутрішній гранулярний* – пористо розташовані дрібні нейрони різної величини (зірчасті клітини), між якими проходять щільні пучки волокон паралельних поверхні кори.

5. *Внутрішній пірамідальний* – складається в основному із середніх і великих пірамідальних клітин.

6. *Шар веретеноподібних клітин* – знаходяться переважно веретеноподібні нейрони. Глибинна частина цього шару переходить у білу речовину головного мозку.

Функціональною одиницею кори є вертикальна колона взаємозв'язаних нейронів. Витягнуті по вертикалі великі пірамідальні клітини з розташованими над ними і під ними нейронами утворюють функціональні об'єднання нейронів. Всі нейрони вертикальної колони відповідають на одне і теж аферентне подразнення (від одного і того ж рецептора) однаковою реакцією і разом формують еферентні відповіді пірамідальних нейронів.

Поширення збудження в поперечному напрямку від однієї вертикальної колони до іншої, обмежено процесами гальмування. Виникнення активності у вертикальній колонці призводить до збудження спинальних мотонейронів і скороченню зв'язаних з ними м'язів. Цей шлях використовується при довільному керуванні рухами кінцівок.

Розрізняють три основні групи зон у корі: первинні, вторинні і третинні.

Первинні зони пов'язані з органами чуття і органами руху на периферії, вони раніше інших розвиваються в онтогенезі, мають найбільш великі клітини. Їх ще називають *ядерні зони аналізаторів*. Ці зони здійснюють аналіз окремих подразнень, які надходять у кору від відповідних рецепторів. При патології первинних зон виникає кіркова сліпота та кіркова глухота і т.д. Поряд розташовані *вторинні зони* або *периферичні зони аналізаторів*, які зв'язані з окремими органами тільки через первинні зони. Вони служать для подальшої обробки інформації, яка надходить. При ураженні вторинних зон зберігається здатність бачити предмети, чути звуки, але людина їх не впізнає, не пам'ятає їхнього значення. Первинні і вторинні зони наявні і у людини, і у тварини.

Третинні зони або *зони перекриття аналізаторів* є тільки в людини. Вони займають майже половину території кори і мають широкі зв'язки з іншими відділами кори і з неспецифічними системами мозку. В цих зонах переважають найбільш дрібні і різнотипні клітини. Основними клітинними елементами тут є зіркові нейрони. Третинні зони знаходяться в задній половині кори – на межі тім'яних, вискових і потиличних її областей і в передній половині – в передніх частинах лобних областей. В цих зонах закінчується найбільша кількість нервових волокон, які з'єднують ліву і праву півкулю, тому їх роль особливо велика в організації налагодженої роботи двох півкуль. У третинних зонах проходять процеси вищого аналізу і синтезу. Тут на основі синтезу всіх аферентних подразнень виробляються мета і задачі поведінки. Завдяки їм проходить програмування рухової діяльності. Розвиток третинних зон у людини пов'язують із функцією мови. Мислення можливе тільки при спільній діяльності аналізаторів, об'єднання інформацією від яких проходить у третинних зонах.

Кора півкуль головного мозку виконує найбільш складні функції організації адаптаційної поведінки організму в зовнішньому середовищі. Це перш за все, функція вищого аналізу і синтезу всіх аферентних подразнень.

Аферентні сигнали надходять у кору по різноманітних каналах, в різні ядерні зони аналізаторів (первинні зони), а потім синтезуються у вторинних і третинних зонах, завдяки діяльності яких створюється цілісне сприйняття зовнішнього середовища. Цей синтез лежить в основі складних психічних процесів сприйняття, уяви та мислення. Важливою стороною діяльності кори головного мозку є замикаюча функція – утворення нових рефлексів і їх систем.

Зміни функціонального стану кори відображаються на характері її біопотенціалів. Реєстрація біопотенціалів кори головного мозку здійснюється за допомогою *електроенцефалографа*. В записі таких потенціалів у електроенцефалограмі (ЕЕГ) розрізняють певні діапазони частот, називаються вони ритмами ЕЕГ. У стані відносного спокою найчастіше реєструються *альфа-*

ритм (8-12 коливань в 1 с), в стані активної уваги – *бета-ритм* (вище 13 коливань в 1 с), під час засипання, деяких емоційних станах – *тета-ритм* (4-7 коливань в 1 с), під час глибокого сну, втрати свідомості, наркозі – *дельта-ритм* (1-3 коливання в 1 с) (Рис. 19).



Рис. 19. Схематичне зображення ритмів ЕЕГ

В ЕЕГ відображаються особливості взаємодії кіркових нейронів при розумовій і фізичній роботі. Відсутність належної координації під час виконання незвичної або важкої роботи призводить до десинхронізації ЕЕГ – швидкої асинхронної активності.

Під час спортивного тренування проходить перебудовування і вдосконалення функцій кори головного мозку. З ростом спортивної майстерності збільшується амплітуда і регулярність появи фонові активності – альфа-ритму в стані спокою. Під час розвитку якості швидкості (наприклад, у баскетболістів) підвищується частота хвиль альфа-ритму, що сприяє підвищенню довільних рухів.

При м'язовій роботі значно посилюється порівняно зі станом відносного спокою взаємопов'язаність електричної активності різних ділянок кори. Це полегшує функціональні взаємодії між різними кірковими центрами.

Кровозабезпечення різних відділів мозку різне. В білій речовині великих півкуль головного мозку воно значно слабше, ніж у корі. В стані спокою при типовому альфа-ритмі ЕЕГ кровоток у лобних частках значно більший, ніж в інших відділах кори. На фоні незначних больових подразнень шкіри максимум кровозабезпечення зміщується вже в тім'яну область, тобто в первинну сенсорну зону. Одночасно підвищується загальне кровозабезпечення головного мозку.

РОЗДІЛ V. ВЕГЕТАТИВНА (АВТОНОМНА) НЕРВОВА СИСТЕМА

Особливості будови вегетативної нервової системи

Вегетативна або автономна нервова система становить комплекс центральних і периферичних структур, які регулюють фізіологічні процеси внутрішніх органів (Рис. 20).

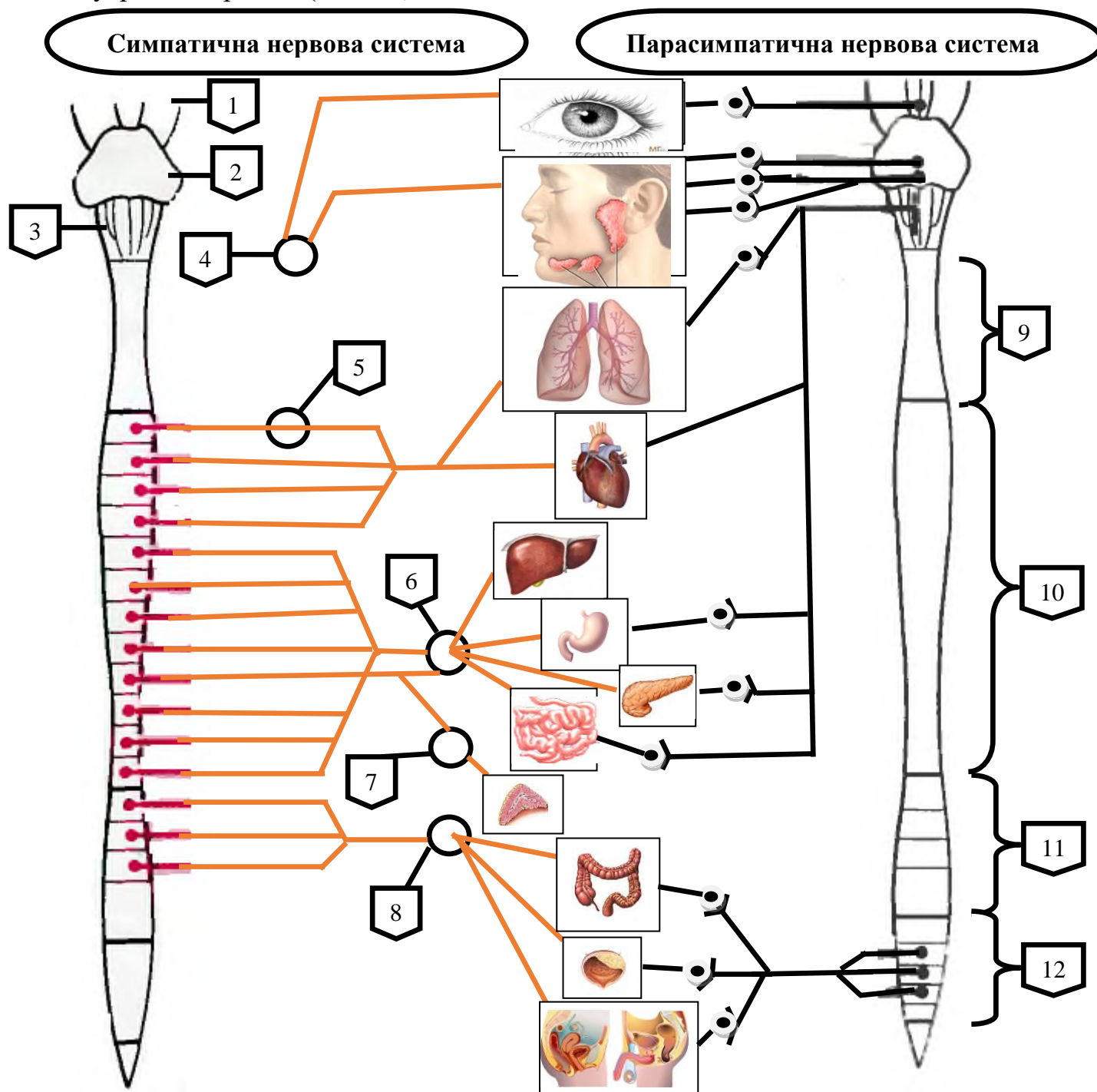


Рис. 20. Вплив симпатичної та парасимпатичної нервових система на внутрішні органи:

1 – середній мозок; 2 – міст; 3 – довгастий мозок; 4 – верхній шийний вузол; 5 – зірчастий вузол; 6 – черевний вузол; 7 – верхній брижовий вузол; 8 – нижній брижовий вузол; 9 – шийний відділ; 10 – грудний відділ; 11 – поперековий відділ; 12 – крижовий відділ.

До складу вегетативної нервової системи входять структури:

- ✓ нервові шляхи;
- ✓ периферичні нервові вузли (ганглії);
- ✓ центри в сірій речовині спинного мозку і стовбурі головного мозку (середній і довгастий мозок), від клітин яких починаються нервові волокна;
- ✓ вищі центри, які розташовані в проміжному мозку на рівні третього мозкового шлуночка та у великому мозку.

Кінцеві симпатичні та парасимпатичні нейрони винесені за межі ЦНС, їх тіла лежать у вегетативних гангліях. Ці нейрони називаються *постгангліонарними*, оскільки їх аксони виходять із гангліїв і йдуть до виконавчих органів. Нейрони, аксони яких надходять до вегетативних гангліїв і перемикаються на тілах і дендритах постгангліонарних нейронів, називаються *прегангліонарними* нейронами. Їх тіла лежать у спинному мозку і стовбурі головного мозку.

Більшість волокон вегетативної нервової системи є безмієліновими та тонкими. Тонкими волокнами збудження поширюється повільніше, вони характеризуються великим рефрактерним періодом. Волокна, які утворюють аферентний ланцюг вегетативної рефлекторної дуги, належать до груп А, В і С. У внутрішніх органах переважають закінчення аферентних волокон групи С, хоча і рідше зустрічаються груп В і А. Інформація від внутрішніх органів у ЦНС передається черевними нервами, а також тазовими і блукаючими нервами. Про хімічні та термічні подразнення внутрішніх органів інформація передається тоншими мієлінізованими (В) і безмієлінізованими (С) волокнами, а про дію механічних чинників – мієлінізованими (А).

Головна функція вегетативної нервової системи полягає у підтриманні гомеостазу при різних впливах на організм людини.

Існує два види реакцій вегетативної нервової системи: ерготропна і трофотропна.

Ерготропна реакція характеризується вибірковою активацією деяких внутрішніх органів під впливом симпатичної нервової системи. Наприклад, розширення кровоносних судин у працюючих м'язах і одночасне скорочення судин травного каналу сприяють поліпшенню м'язового кровотоку. Ерготропні реакції розвиваються на надмірні та екстремальні впливи – температурний дискомфорт (холод, спека), гіпоксія, біль та ін.

Під час *трофотропних реакцій* підвищуються процеси тканинного анаболізму, посилюються функції органів, які забезпечують процеси травлення, знижується м'язовий тонус, частота серцевих скорочень і артеріальний тиск, а також сповільнюється дихання. Така реакція розвивається під час сну і травлення, здійснюється вона через парасимпатичну нервову систему.

Спричинюють і регулюють ерготропні (адренергічні) реакції в організмі такі біологічно активні речовини як: катехоламіни – адреналін, норадреналін, дофамін; а трофотропні процеси – ацетилхолін, серотонін, гістамін.

Дані досліджень свідчать, що симпатична нервова система регулює метаболізм, трофіку та збудливість органів і тканин тіла, забезпечуючи тим

самим адаптацію організму до наявних умов середовища. Такий вплив нервової системи був названий – адаптаційно-трофічними. Активація симпатико-адrenalової системи сприяє усуненню втоми скелетних м'язів.

Співвідношення функції симпатичної і парасимпатичної частин вегетативної нервової системи в організмі у деяких випадках може бути дещо зміщене в бік переваги однієї з них. Тому поряд з *нормотонічним типом* організму, в якому збалансовані функції двох систем, існують ще *симпатотонічний* і *парасимпатотонічний типи*.

У багатьох органах, які мають симпатичну і парасимпатичну іннервацію, у фізіологічних умовах переважають регуляторні впливи парасимпатичних нервів. До таких органів відноситься сечовий міхур і деякі екзокринні залози. Існують також органи, які іннервуються тільки симпатичними або парасимпатичними нервами. До них відносяться майже всі кровоносні судини, селезінка, гладкі м'язи ока, деякі екзокринні залози та гладкі м'язи волосяних цибулин.

За звичайних умов, у здорової людини спостерігаються добові коливання тону вегетативної нервової системи. Вчені вважають, що вночі підвищується тонус парасимпатичної нервової системи, а вдень – симпатичної. У людей, які є фізично треновані, тонус симпатичної нервової системи під час фізичного навантаження, як і тонус парасимпатичної системи у стані спокою, зростає більшою мірою, ніж у нетренованих.

Під час великої фізичної роботи дуже важливе значення має симпатична нервова система, однак більша і тривала робота залежить від своєчасного вступу в дію парасимпатичної нервової системи. Тільки в результаті погодженої діяльності обох систем можлива тривала фізична робота. Погоджена діяльність парасимпатичної і симпатичної нервової системи обумовлює нормальне функціонування організму.

Симпатична частина вегетативної нервової системи

Симпатична нервова система (симпатична частина вегетативної нервової системи) складається з двох відділів: центрального та периферичного.

Центральний відділ знаходиться у бічних рогах сірої речовини спинного мозку, починаючи від восьмого шийного до третього поперекового сегментів, тобто у бічних рогах грудного і поперекового відділів спинного мозку.

Периферичний відділ утворений вузлами нервових клітин, які лежать біля хребетного стовпа і зв'язані між собою нервовими волокнами.

Аксони нервових клітин центрального відділу симпатичної нервової системи входять до складу корінців спинного мозку, а потім у вигляді окремих гілочок надходять до вузлів її периферичного відділу. Ці вузли називають передвузлові волокна. У них збудження «переключається» на іншу нервову клітину. Від вузлів симпатичного стовбура нервові імпульси надходять по післявузлових волокнах до робочого органу. У симпатичному стовбурі розрізняють шийний, грудний і тазовий відділи, які іннервують органи, що розташовані поблизу.

Кінцевими об'єктами симпатичної іннервації є гладкі м'язи кишок, сечового міхура, судин, статевих залоз та залозистих органів.

Під дією симпатичних нервів може посилюватися глікогеноліз у печінці та ліполіз в жирових клітинах, що призводить до збільшення концентрації глюкози і вільних жирних кислот у крові.

Симпатична частина інтенсифікує діяльність організму людини в умовах, які потребують мобілізації фізичних сил. При її подразненні збільшується частота і сила серцевих скорочень, звужуються судини шкіри, органів черевної порожнини, розширюються судини серця. З депо виходить кров, тобто з печінки та селезінки, підвищується кров'яний тиск.

Парасимпатична частина вегетативної нервової системи

Парасимпатична нервова система (парасимпатична частина вегетативної нервової системи) теж має два відділи: центральний та периферичний.

Центральний відділ знаходиться в середньому мозку, в дорзальній частині моста, в довгастому мозку, в сірій речовині 2–4-го крижових сегментів спинного мозку.

До *периферичного відділу* входять передвузлові волокна, що йдуть у складі нервів – очорухового, лицевого, язикоглоткового та блукаючого; вузли – війкові, крило-піднебінні, вушні, під'язикові, піднижньощелепні; тазові вісцеральні нерви, вузли та їхні зв'язки.

Вузли парасимпатичної нервової системи розташовуються біля іннервованих органів (екстрамуральні) або навіть у стінці органу (інтрамуральні).

Парасимпатичні нервові вузли, в яких закінчуються передвузлові аксони, знаходяться біля тих органів, які вони іннервують. Слід зазначити, що волокна парасимпатичної нервової системи іннервують тільки судини слинних і статевих залоз, а також язика.

Парасимпатична система забезпечує відновлення ресурсів, які були витрачені під час напруженої роботи. Під час її збудження гальмується діяльність серця, знижується кров'яний тиск, збільшується секреція інсуліну, що сприяє зниженню рівня глюкози в крові, проте зростає перистальтика кишківника і посилюється його секреторна функція.

Вплив вегетативної нервової системи на діяльність організму зображено в таблиці 3.

Таблиця 3.

Вплив симпатичної та парасимпатичної нервових систем на організм людини

Назва органу або фізіологічного показника	Симпатична нервова система	Парасимпатична нервова система
1	2	3
Око	розширення зіниці	звуження зіниці
Слинні залози	секреція густої слини	секреція водянистої слини
Залози шлунка	пригнічення секреції	стимулювання секреції

1	2	3
Моторика кишківника	пригнічується	посилюється
Сфінктери травного каналу	посилюється	ослаблюється
Жовчний міхур	розслаблення	скорочення
Бронхи	розширюються	звужуються
Частота серцевих скорочень	збільшується	зменшується
Сила серцевих скорочень	збільшується	зменшується
Селезінка	видаляє з неї кров	не впливає
Нирки	зменшує виділення сечі	не впливає
Потові залози	стимулює секрецію	не впливає
Судини	звужується просвіт	розширюються судини язика, слинних залоз, статевих органів

Вегетативні рефлексії

Вегетативні рефлексії – це рефлексії, які регулюють роботу внутрішніх органів, кровоносних судин, потових залоз.

Під час подразнення інтеро- та екстерорецепторів виникають вегетативні (автономні) рефлексії, серед яких виділяють вісцеровісцеральні та соматовісцеральні.

Вісцеро-вісцеральні рефлексії виникають під час подразнення рецепторів внутрішніх органів і викликають зміну їх функції – рефлекторні зміни функції серця, судинного тону, кровонаповнення селезінки та ін. До таких рефлексів належать: *вісцеро-кардіальні* (рефлекторні зміни серцевої діяльності при подразненні рецепторів шлунка, кишківника, жовчного та сечового міхурів), *кардіо-кардіальні*, *кишково-печінкові* та ін. У хворих із ураженням шлунка спостерігається гастрокардіальний синдром, одним із проявів якого є порушення роботи серця, до появи приступів стенокардії, зумовлених недостатністю коронарного кровообігу.

До **сомато-вісцеральних рефлексів** належать вісцеро-кутанні та кутано-вісцеральні. До цих рефлексів належать реакції внутрішніх органів чи систем органів на подразнення соматичних органів.

Вісцеро-кутанні (дермато-вісцеральні) рефлексії виникають під час подразнення внутрішніх органів і виявляються у змінах потовиділення, електропровідності шкіри та її чутливості на обмежених ділянках тіла.

Кутано-вісцеральні (вісцеро-дермальні) рефлексії виникають при подразненні певних ділянок шкіри, з'являються судинні реакції і змінюються функції певних внутрішніх органів. Під час захворювання внутрішніх органів підвищується тактильна (*гіперестезія*) і больова (*гіпералгезія*) чутливість у обмежених ділянках шкіри. Можливо, що больові та не больові шкірні аферентні волокна і вісцеральні аференти, які належать певному сегменту спинного мозку конвертують на одних і тих же нейронах спіноталамічного шляху. При цьому, в деякому ступені, втрачається інформація про те, від яких внутрішніх органів надійшло збудження, і кора головного мозку «приписує» це збудження подразненню відповідній області шкіри. Подібні шкірні болі, які

спостерігаються при захворюваннях внутрішніх органів, називають *відображаними болями*, а області, де виникають ці болі – зони Геда (Рис. 21).

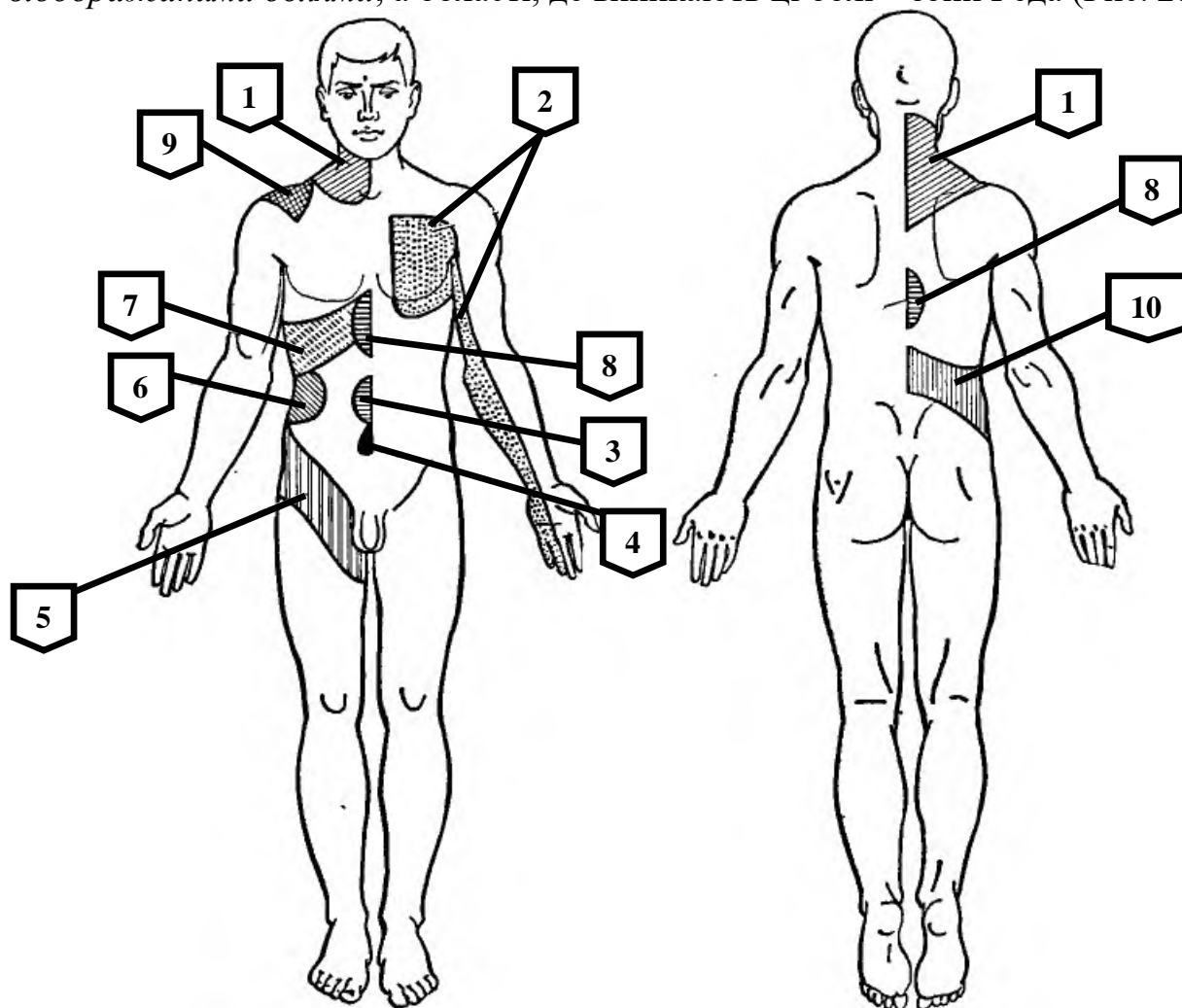


Рис. 21. Схема розташування на тілі зон Захар'їна-Геда, в яких можуть виявлятися підвищена чутливість або з'являтися відображений біль при захворюваннях внутрішніх органів (Філімонов В. І., 1994):

1 – зона легень та бронхів; 2 – зона серця; 3 – зона кишечника; 4 – зона сечового міхура; 5 – зона сечоводу; 6 – зона нирок; 7, 9 – зона печінки; 8 – зона шлунка та підшлункової залози; 10 – зона сечостатевих органів.

Вегетативні рефлекторні дуги відрізняються від соматичних. Якщо в соматичній рефлекторній дузі відцентровий шлях не переривається, то у вегетативній він має синаптичну перерву, тобто цей шлях складається з прегангліонарного і постгангліонарного волокон.

Багато хворих, які страждають захворюваннями внутрішніх органів (наприклад, стенокардією, пов'язаною із недостатністю коронарного кровообігу, холециститом, виразковою хворобою), скаржаться на болі в цих зонах, що допомагає в медицині. У деяких хворих спостерігаються постійні болі, які виникають у результаті неbolьових впливів на шкіру. Ці болі з'являються лише через тривалий латентний період після впливу і згасають також через деякий час після його закінчення. Вони поширюються на сусідні області шкіри і часто на всю кінцівку. Подібні стани носять назву *гіперпатії*.

Вони часто супроводжуються гіперстезіями, порушенням судинно-рухових реакцій, потовиділенням. Шкірні покриви у таких хворих можуть бути тонші, пітливі, холодними або гарячими. Інколи спостерігаються трофічні зміни підшкірної жирової клітковини і демінералізація кісток. Подібні симптоми можуть з'явитися після пошкодження сідничного та гомілкового нервів або шийно-плечового сплетіння у відділах, розташованих дистальніше місця травми.

Вегетативні рефлекси часто використовують у практичній медицині для дослідження стану вегетативної нервової системи – функціональні вегетативні проби. До них належать:

- 1) *окосерцевий рефлекс* – під час натискання на очні яблука сповільнюється серцебиття;
- 2) *зіничний рефлекс* – реакція зіниці на світло;
- 3) *ортостатична реакція (проба)* – прискорення серцебиття і підвищення артеріального тиску під час переходу з положення лежачи в положення сидячи;
- 4) *кліностатична реакція (проба)* – сповільнення серцебиття і зниження артеріального тиску під час переходу з положення стоячи в положення лежачи);
- 5) *дихально-серцевий рефлекс* – зменшення частоти серцевих скорочень у кінці видиху перед початком вдиху;
- 6) *дермографізм (білий та червоний)* – дозволяє визначити судинні реакції.

РОЗДІЛ VI. ФІЗІОЛОГІЯ ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ

Розвиток вчення про умовні рефлекси

Діяльність нервової системи умовно поділяють на нижчу та вищу. Функції нервової системи, які спрямовані на регуляцію життєдіяльності організму належать до нижчої нервової системи. Робота нервової системи, яка обумовлює поведінку індивіда в оточуючому середовищі і адаптація його до змінних умов середовища, належить до вищої нервової діяльності. Основною структурою вищої нервової діяльності є кора головного мозку та прилеглі до неї підкіркові утворення.

Вища нервова діяльність забезпечує індивідуальне пристосування організму до мінливих умов зовнішнього і внутрішнього середовища. Вона детермінована сукупною дією багатьох факторів. До них відносяться, з однієї сторони, аферентна імпульсація, яка надходить у ЦНС від рецепторів, які сприймають ендо- та екзогенні подразнення, тобто подразнення із внутрішнього і зовнішнього середовища, а з іншого боку – слідові явища від попередньої діяльності нервової системи, тобто пам'ять.

Вперше уявлення про рефлекторний характер роботи вищих відділів головного мозку було обґрунтовано І. М. Сеченовим у праці «Рефлекси головного мозку».

І. П. Павлов у вченні про умовні рефлекси не тільки експериментально підтвердив правильність праці І. М. Сеченова, але і зробив внесок в подальший розвиток ідей І. М. Сеченова. Він створив вчення про вищу нервову діяльність. Павлов І. П. звернув увагу на те, що діяльність вищих відділів головного мозку не тільки пов'язана з прямим впливом подразників, які мають біологічне значення для організму, а й залежить від умов, які супроводжують ці подразнення. Він запропонував метод умовних рефлексів.

Методику умовнорефлекторного слиновиділення вважають класичною. Такі дослідження проводять на собаках із фістулою вивідного протоку привушної слинної залози. На тварині застосовують два подразники: один має біологічне значення та викликає слиновиділення – їжа, другий подразник – індиферентний для процесу живлення – світло, звук. Якщо ці подразники поєднувати в часі так, щоб світло (звук) на кілька секунд випереджало приймання їжі, то після ряду повторень слина починає виділятися при сьйві лампочки і відсутності їжі. Якщо світло (індиферентний подразник) є умовою за якої проходило вживання їжі, воно викличе відповідну рефлекторну реакцію слиновиділення. Тому цей подразник назвали *умовним*. Подразник, який має біологічне значення (наприклад, їжа), називають *безумовним*, а фізіологічну реакцію слиновиділення, яка здійснюється внаслідок дії умовного подразника – умовним рефлексом. Отже, «психічне слиновиділення» є справжнім рефлексом, у якому наявна центральна і периферичні частини. Даний метод дозволяє вивчати нервові процеси, які відбуваються під час дії світла.

Умовні подразники можуть бути не тільки звук і світло, але й дотик до певної ділянки шкіри, тобто дотикові, зміна положення окремих частин тіла – пропріоцептивні, а також хімічні, фармакологічні і т. д.

Утворення умовних рефлексів

Умовними рефlekсами називають зміни діяльності організму або окремого органу відповідно до зміни навколишнього середовища. Вони утворюються протягом життя і мають попереджувальне сигнальне значення, оскільки організм починає реагувати цілеспрямовано до того, як почне діяти життєво важливий подразник. Якщо інтенсивність подразнення рецепторів досягає в різних рефлексогенних зонах порогової чи надпорогової сили, в них виникає збудження, яке, поширюючись по чутливих нервах, надходить у ЦНС і викликає відповідну рефлексорну реакцію.

Всі умовні рефлекси поділяють на дві групи:

Природні – це ті рефлексорні реакції, які виробляються у відповідь на зміни зовнішнього середовища і завжди супроводжують появу безумовного подразнення. Наприклад, запах їжі стає природним сигналом самої їжі.

Природні рефлекси характеризуються швидким утворенням і великою стійкістю. Вони можуть утримуватись все життя при відсутності наступних підкріплень. Це пояснюється тим, що природні умовні рефлекси мають велике фізіологічне значення, особливо на ранніх етапах адаптації організму до навколишнього середовища. Саме властивості безумовного подразника, наприклад, вигляд і запах їжі є тими першими сигналами, які діють на організм після народження.

Штучні – це рефлекси, що виробляються на подразнення, які не мають до безумовної рефлексорної реакції природного відношення. Наприклад, слиновидільний рефлекс на дзвоник.

Реакції, які утворюються на основі безумовних рефлексів, називають *умовними рефlekсами першого порядку*, а реакції, які виробляються на основі раніше набутих умовних рефлексів, – *умовні рефлекси вищих порядків – другого, третього*. Під час вироблення умовних рефлексів вищих порядків індіферентний сигнал підкріплюється умовними подразненнями. Якщо, наприклад, подразнення у вигляді дзвінка підкріплювати їжею (безумовна реакція), то виробляється умовний рефлекс першого порядку. Після зміцнення умовного рефлексу першого порядку можна виробити на його основі умовний рефлекс другого порядку, наприклад на світло. На базі умовного рефлексу другого порядку можна утворити умовний рефлекс третього порядку, а на базі рефлексу третього порядку – рефлекс четвертого і т.д.

Утворення умовних рефлексів вищих порядків залежить від досконалості організації нервової системи, її функціональних властивостей і біологічної ролі безумовного рефлексу, на базі якого виробляється умовний рефлекс першого порядку.

Слід зазначити, що умовні рефлекси виробляються на основі безумовних, при дотриманні певних умов, а саме:

- повторне поєднання дії раніше індіферентного умовного подразника з дією підкріплюючого безумовного або раніше добре виробленого умовного подразника;
- співвідношення в часі умовного і безумовного подразників;

- умовний, індиферентний подразник повинен випереджати не менш ніж на 0,1 с дію безумовного;
- сила подразнення повинна бути в межах оптимальних для організму величин: надзвичайно слабкі і надзвичайно сильні подразники умовну рефлексорну реакцію не викликають;
- відсутність сторонніх подразників.

Сполучення дії індиферентного подразника з дією підкріплюючого подразника (безумовного або добре раніше закріпленого умовного подразника), як правило, повинно повторюватися кілька разів. Під час утворення нових умовних рефлексів у одній і тій же обстановці, процес формування цих рефлексів прискорюється. Наприклад, у собаки під час дослідів у камері перший умовний рефлекс утворюється після 10-20 поєднань, наступні – значно швидше. У людини багато умовних рефлексів, особливо на словесні подразники, можуть утворюватися після одного поєднання.

Утворення умовнорефлексорних зв'язків, легко протікають в умовах стану бадьорості організму, утруднюється при його загальмованості. Так, у тварин, які знаходяться у сонливому стані, умовні рефлексии або не утворюються зовсім, або ж утворюються повільно. Загальмований стан утруднює формування умовних рефлексів і у людини.

Механізми утворення умовного рефлексу запропонував І. П. Павлов. Вони полягають у тому, що при одночасній дії на два різні аналізатори в різних чутливих частинах півкуль головного мозку виникає збудження, а з часом між ними утворюється новий зв'язок. Якщо умовний слиновидільний рефлекс виробляється на світло, то механізм цього процесу пояснюється так: подразнення рецепторів ротової порожнини їжею викликає збудження харчового центру кори півкуль головного мозку; під час спалахування лампочки виникає збудження в корковій частині зорового аналізатора, який знаходиться в потиличній частині кори. Під час спалаху лампочки і при підкріпленні цього подразника їжею виникає збудження в двох коркових центрах – зоровому і харчовому, між якими утворюється тимчасовий нервовий зв'язок, що під час багаторазового поєднання в часі цих подразників стає міцним.

У людини в механізмах утворення умовного рефлексу вирішальне значення належить корі головного мозку. Умовні рефлексии формуються внаслідок взаємодії кори головного мозку з підкорковими центрами. Структура рефлексорної дуги умовного рефлексу має складний характер.

Дослідами було доведено, що при умовному і безумовному подразненні активуються певні системи нейронів, які розташовуються на різних рівнях ЦНС. На нижчих рівнях нервових структур умовний і безумовний подразники сприймаються різними нейронами, тобто ці нейрони на подразнення відповідають мономодально, але в деяких підкоркових структурах і в корі головного мозку більшість нервових клітин реагує на обидва подразнення. Отже, процес замикання тимчасових зв'язків може здійснюватися не лише в різних ділянках кори головного мозку, а й в одній і тій же ділянці, до речі на

одних і тих же нервових клітинах. Існує гіпотеза, що цей механізм відіграє вирішальну роль в утворенні умовних рефлексів.

Обстановка спортивних змагань, багатократне поєднання з виконанням фізичних навантажень, також може стати умовним подразником, тобто сигналом, який викликає зміни частоти серцевих скорочень, кров'яного тиску, інтенсивності обміну речовин. Зміни фізіологічних функцій в організмі, які спостерігаються під час стартового стану, являють собою приклади умовних рефлексів, які утворюються при сполученні дії обстановки стадіону з виконанням фізичних навантажень в умовах змагань.

Утворення тимчасових умовно-рефлекторних зв'язків спричинене здатністю нервової системи фіксувати, накопичувати і зберігати інформацію.

Кожний рефлекс вміщує *аферентні – сенсорні та еферентні – виконуючі* компоненти. В одних випадках формування нових умовних рефлексів відноситься до утворення тільки нових сенсорних компонентів, а в інших – до утворення еферентних, тобто виконуючих компонентів рефлексу. Внаслідок цього умовні рефлекси можуть бути двох видів – сенсорні та оперантні (ефекторні).

В *сенсорних умовних реакціях*, названих Ю. Конорським *умовними рефlekсами 1-го роду*, відповідні акти є або спадковими (харчовими, захисними, орієнтовними, статевими та іншими безумовними рефlekсами), або раніше добре закріпленими умовними рефlekсами (умовні рефлекси вищих порядків). Умовні рефлекси цього роду не завжди можуть змінити в достатній мірі взаємовідношення організму з навколишнім середовищем і повноцінно забезпечити адекватне пристосування, оскільки при цьому не організовуються нові форми самих відповідних реакцій. Більш адекватне пристосування забезпечується тим, що тварина і людина здатні кардинально змінювати характер своїх еферентних реакцій під час взаємовідношень з навколишнім середовищем.

Оперантні умовні рефлекси, згідно класифікації Ю. Конорського – *рефлекси 2-го роду*, характеризуються новою (не наслідуючи від предків або не існуючі раніше індивідуально набутому фонді) формою відповідної реакції. Ці рефлекси також називаються *інструментальними*. Вони складають основу рухових навичок.

Умовні рефлекси, в динаміці яких проявляється активність організму у вигляді рухових або секреторних реакцій, називаються *позитивними*. Умовні рефлекси, які не супроводжуються зовнішніми руховими і секреторними ефектами у зв'язку з їх пригніченням, відносять до *негативних* або *гальмівних рефлексів*. У процесі адаптації організму до мінливих умов середовища обидва види рефлексів мають велике значення. Вони тісно взаємопов'язані, оскільки поява одного виду діяльності поєднується з пригніченням діяльності другого. Наприклад, під час захисних рухових умовних рефлексів гальмуються умовні харчові реакції і навпаки. Під час умовного подразника у вигляді команди «Струнко!» викликається діяльність м'язів, які обумовлюють стан в певному положенні і гальмуванні умовних рухових реакцій, які здійснювались до цієї команди – ходьба, біг.

Така важлива якість як дисципліна, завжди пов'язана з одночасним поєднанням позитивних і негативних (гальмівних) умовних рефлексів. Наприклад, під час виконання деяких фізичних вправ – стрибки у воду з вишки, гімнастичне сальто, для пригнічення реакцій самозбереження і почуття страху потрібне гальмування сильних негативних захисних умовних рефлексів.

Складна форма пристосувальної поведінки здійснюється завдяки взаємодії процесів збудження і гальмування. Збудження забезпечує активність відповідних центрів і рефлекторних реакцій, а гальмування її затримку.

Виділяють дві форми гальмування: безумовне – зовнішнє та умовне – внутрішнє. *Зовнішнє гальмування* викликає затримку одного умовного рефлексу іншим безумовним або умовним. Наприклад, слиновидільний умовний рефлекс може бути загальмований дією, яка викликає біль, або появою будь-якого нового подразника. Така форма взаємодії між нервовими центрами дозволяє зосередити увагу на більш важливі у даний час події.

Внутрішнє гальмування – це такий вид затримки нервового процесу, який розвивається в тому ж самому нервовому центрі, до якого направлений подразник. Гальмування розвивається у тому випадку, коли умовний подразник не підкріплюється безумовним. Особливим видом внутрішнього гальмування є *замежове гальмування*. Воно розвивається внаслідок стомлення після тривалої роботи, виникає відразу і формується в механізмі самого рефлексу, що вказує на його безумовний характер. Даний вид гальмування спрямований на збереження нервових структур від функціонального виснаження та морфологічного руйнування. Нейронам потрібен такий механізм у зв'язку з високою їх обмінною активністю.

Вчення про першу і другу сигнальні системи

Взаємовідношення організму зі середовищем здійснюється на основі сигналів, які надходять у нервову систему в результаті непосредної дії предметів і явищ зовнішнього середовища на рецептори.

Сприймання органами чуття сигналів із зовнішнього та внутрішнього середовища і фіксація їх мозком людини і тварини, відомий фізіолог І. П. Павлов назвав ***першою сигнальною системою***, а відображення навколишньої дійсності шляхом узагальнення абстрактних понять з допомогою слів – ***другою сигнальною системою***.

У тваринному світі *перша сигнальна система* є основним каналом інформації про стан навколишнього середовища. Різноманітні предмети зовнішнього світу, їх фізичні та хімічні властивості набувають значення умовних сигналів, які сповіщають організм про наступ за ними явищ, викликаючи тим самим пристосувальні реакції. Наприклад, дрімаюча трав'яниста тварина при звуці кроків або запаху хижака рятується бігом, оскільки ці подразнення сигналізують про небезпеку.

Друга сигнальна система характерна тільки для людини. Вона включає мовлення, слово і складає фізіологічну основу абстрактного словесного мислення, яке притаманне тільки людині.

Слово діє на ЦНС не тільки як звуковий подразник, а є ще смисловим значенням, тому поява другої сигнальної системи в людини набагато збільшує обсяг інформації. Значення мови колосальне: вона сприяє спілкуванню, абстрактному мисленню, інтелектуальній діяльності та ін. Друга сигнальна система функціонує завдяки інформації, яка надходить від першої сигнальної системи, перетворюючи її у специфічні мовні поняття.

Виділяють *три форми мови*:

- *слухова* – звуковий потік розділяється на елементи – слова, кожен із яких утримується в чутливій пам'яті близько 0,01 с, а потім відбувається консолідація слів у поняття.
- *зорова* – забезпечується як і слухова функціонуванням відповідного аналізатора.
- *кінестетична* – здійснюється за допомогою письма, жестів.

У процесі мовлення беруть участь значна кількість функціональних структур кори півкуль головного мозку, але окремі її ділянки відіграють істотну роль у здійсненні цієї функції, тому їх називають *мовними аналізаторами*, або *центрами мови*. В задніх відділах нижньої лобової закрутки розміщений *центр артикуляції і мови*, або *центр Брока*. Більше 100 років тому Брока вперше виявив, що лівостороннє ураження нижніх відділів третьої лобової звивини призводить до втрати мови – *афазія*. Такі хворі розуміють звернені до них слова, однак спонтанно говорити практично не можуть. Якщо їх попросити щонебудь сказати, вони невпевнено і з великим зусиллям промовляють короткі фрази, які складаються із самих необхідних іменників, дієслів та прикметників. У задній частині верхньої вискової закрутки розміщений *слуховий центр Верніке*. При його пошкодженні втрачається здатність розуміти зміст слів. На присередній поверхні потиличної ділянки знаходиться *зоровий центр*, ураження якого викликає втрату здатності впізнавати написане (Рис. 22).

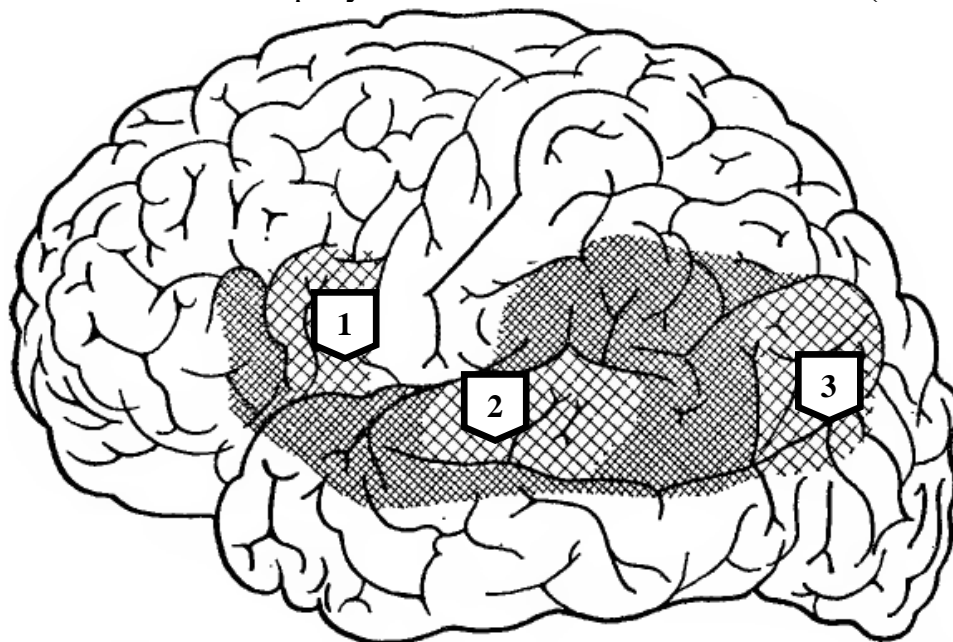


Рис. 22. Ділянки кори головного мозку, які пов'язані з мовними функціями:

1 – центр Брока; 2 – центр Верніке; 3 – зоровий центр.

Мовна (аналізаторна) функція здійснюється, як правило, лівою півкулею головного мозку. Це виявлено у всіх правшів і у 70 % лівшів, а зони кори, які контролюють артикуляцію, локалізуються в обох півкулях головного мозку.

Таким чином, людина сприймає навколишнє середовище на основі першої сигнальної системи, а абстрактне, понятійне мислення пов'язане з другою сигнальною системою.

Механізми сну і неспання організму

Практично у всіх живих істот від найпростіших до людини стан і функції фізіологічних систем ритмічно змінюються. Ці зміни часто відповідають добовому ритму, який пов'язаний із обертанням Землі, хоч існують і інші періодичні коливання, які відповідають припливно-відпливним, місячним або річним циклам.

У минулому була поширена думка, що добові ритми людини і тварини – це пасивна реакція організму на періодичні зміни навколишніх умов. Однак, під час багатьох експериментів було продемонстровано збереження цієї ритмічності навіть при відсутності всіх зовнішніх факторів. Період таких вільно текучих ритмів часто складає менше або більше 24 годин, що також свідчить про залежність їх не від зовнішніх впливів, а від ендогенних процесів. Природа останніх невідома, разом всі вони отримали назву – *біологічного годинника*.

Оскільки ендогенні ритми приблизно відповідають добовим, то їх називають – *циркадними*. У людини близько 100 різних фізіологічних параметрів, які циклічно змінюються з періодом 24 години. Так, температура тіла вранці мінімальна, а у вечері досягає максимуму, становить приблизно на 1-1,5° вище. Найбільш виражений добовий цикл – *сон/бадьорість*, тому не дивно, що багато функціональних змін організму, зазвичай наступають під час настання сну (наприклад, зниження температури тіла, частоти скорочень серця і дихання).

Ритмоводії, які відповідають за циркадні ритми знаходяться в ядрах гіпоталамуса.

Виділяють чотири групи чинників, які зумовлюють періодичний добовий сон:

- 1) *ендогенні* – пов'язані зі стомленням і гіпногенними речовинами – серотонін, норадреналін;
- 2) *«внутрішній годинник»*;
- 3) *безумовні* – темрява, спокій, положення тіла та ін.;
- 4) *умовнорефлекторні* – звикання до певного часу сну, його тривалості.

Бадьора людина активно взаємодіє з навколишнім середовищем, відповідаючи на зовнішні подразники адекватними реакціями. В стані сну цей зв'язок із навколишнім середовищем у значній мірі послаблюється, хоч і не зникає повністю. Спляча людина може проснутися під дією зовнішніх подразнень, особливо, які мають для неї важливе значення. Так, мати миттєво прокидається, почувши плач дитини, хоча може спокійно спати під значно більший вуличний шум. Слід пам'ятати, що цей шум, як і будь-який інший,

негативно впливає на сон, порушуючи його глибину, послідовність фаз і тим самим погіршує загальне самопочуття.

Простий показник глибини сну це порогова сила подразнення, яка є необхідною для прокидання. Вона є тим більшою, чим глибший сон.

Для оцінки глибини сну використовують ЕЕГ (Рис. 23).

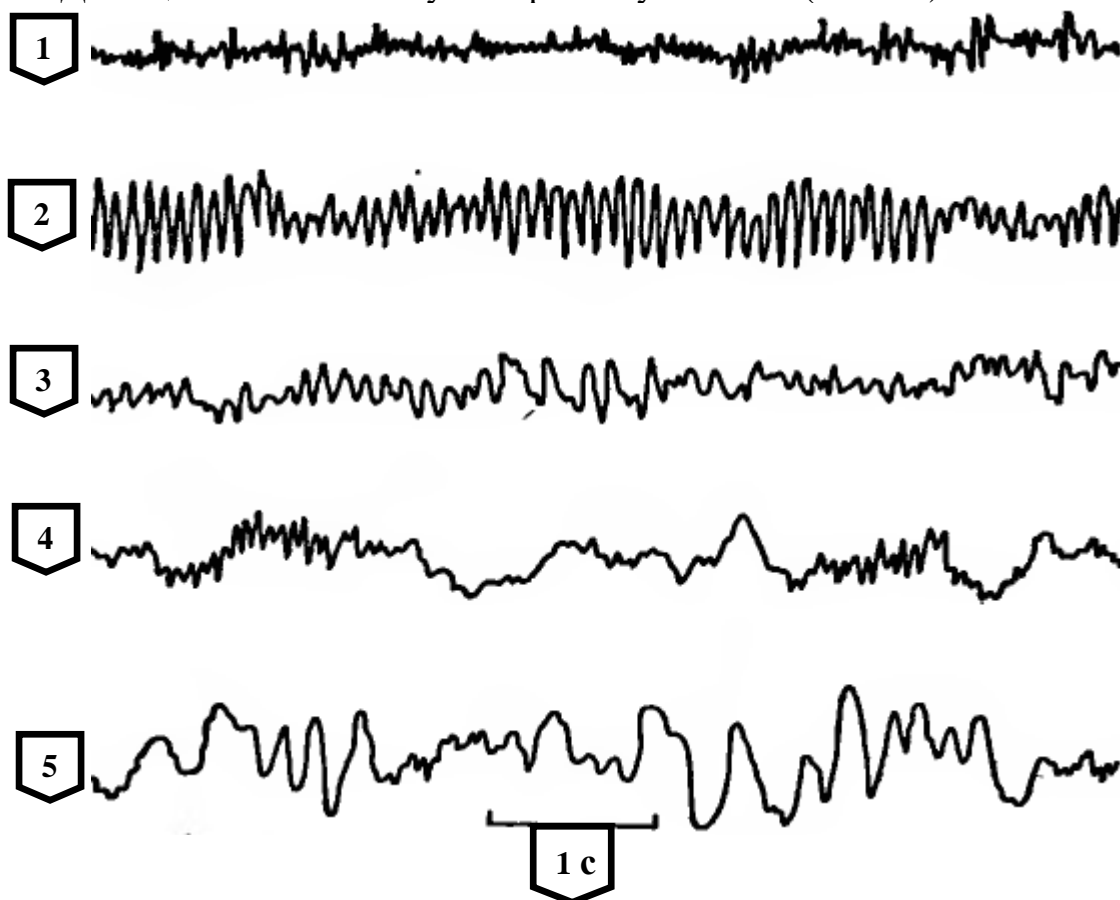


Рис. 23. ЕЕГ людини при різних рівнях її активності:

1 – у стані збудження; 2 – у стані спокою; 3 – під час дрімоти; 4 – під час засинання; 5 – у стані глибокого сну.

По особливостям ЕЕГ виділяють чотири або п'ять стадій сну. В стані розслабленої бадьорості переважає альфа-ритм. Під час *стадії сну* – *A*, він поступово зникає – це відповідає переходу від бадьорості до сну, причому багато науковців відносять стадію *A* ще до бадьорості. Для *стадії B* – засинання і самий поверхневий сон. Потім настає *стадія C* – поверхневий сон, спляча людина не розрізняє слабкі зовнішні подразнення. Згодом настає *стадія D* – помірно глибокий сон, і остання *стадія E* – це глибокий сон. Перед просинанням спляча людина зазвичай проходить ще одну, особливу фазу сну з епізодами швидких рухів очей. Їх можна спостерігати зі сторони через зімкнуті повіки сплячої людини або записати методами електроокулографії. Швидкі рухи очей настільки характерні для даної фази, що її називають сном із швидкими рухами очей. М'язи в цей період, як і в період глибокого сну є практично атонічними, якщо не рахувати інколи виникаючих судомних скорочень м'язів обличчя та пальців. Протягом ночі послідовність стадій сну

повторюється в середньому три-п'ять разів. Як правило, максимальна глибина сну під час кожного циклу, знижується до ранку. В нормі швидкі рухи очей повторюються приблизно через кожні 1,5 години і триває в середньому 20 хв, причому з кожним разом все більше.

З віком співвідношення між часом бадьорості та сном, а також між фазами швидких і не швидких рухів очей змінюється. Значна доля фази швидких рухів очей в самому ранньому віці наводить на думку, що сон, який супроводжується підвищеною активністю нервових клітин, відіграє важливу роль у онтогенетичному розвитку ЦНС, оскільки грудні діти отримують значно менше інформації про навколишнє середовище, чим дорослі, їх сновидіння забезпечують внутрішню стимуляцію, яка компенсує недолік зовнішньої.

Дітям і дорослим значно легше згадати зміст щойно побаченого сну, якщо їх розбудити під час або після закінчення фази швидких рухів очей. На зміст сновидіння впливають попередні події. Так, при позбавленні води (спразі) фази швидких рухів очей і супутні їм сновидіння становляться більш виражені та тривалі. Напевно, цей ефект аналогічний, якщо людина дивиться на ніч захоплюючий фільм.

Із всіх проявів активності мозку під час сну запам'ятовується лише останнє сновидіння. Це також свідчить про те, що сплячий мозок здатен менше до запам'ятовування, чим бадьорий. З іншої сторони, сон полегшує закріплення матеріалу, який вивчався напередодні. Якщо яка-небудь інформація заучувалась безпосередньо перед засипанням, то через 8 годин вона згадується краще, ніж матеріал, який засвоювався напередодні. Цьому може бути декілька пояснень, і яке з них вірне досі ще не з'ясовано. По-перше, вдень діє багато відволікаючих подразників, які заважають процесу закріплення нових даних у пам'яті. По-друге, забування може бути пасивним процесом, який під час сну протікає повільніше, ніж у стані бадьорості.

Мозкові структури, які беруть участь в організації сну, чисельні й локалізуються на різних рівнях мозкового стовбура. Основними структурами, які забезпечують повільний сон є серотонінергічні нейронні утворення ядер шва у стовбурі головного мозку і таламічна синхронізуюча система, а також деякі гіпоталамічні структури – ядра перегородки. Система, за участю якої здійснюється швидкий сон, включає ретикулярні ядра моста головного мозку (варолієвого моста) і лімбічної структури мозку.

Слід зазначити, що енергетичний метаболізм мозку в швидкому сні значно вищий, ніж у стані спокійного неспання. В літературних джерелах наводяться дані про взаємозв'язок деяких гормонів і циклу сон – неспання. Залежність виявлена для гормону соматотропіну (гормон росту), який секретується в основному у фазі дельта-сну. З нічним сном тісно пов'язаний гормон пролактин, секреція якого різко підвищується, особливо у другій половині ночі. Існують гормони, секреція яких під час нічного сну знижується. До них належать: тиреотропін, адренотропін, кортизол. Отже, під час сну збільшується секреція анаболічних гормонів і зменшується секреція катаболічних.

Деякі види порушень сну стосуються не тільки самого сплячого, але і людей, які його оточують. Відомий приклад – хропіння, яке виникає у людини, коли під час сну, зазвичай лежачи на боку, вона дихає відкритим ротом, і її язик западає в глотку. Інколи це супроводжується *сонним апноєм* – спонтанна зупинка дихання та *бруксизмом* – скреготіння зубами під час сну. *Сноходіння* або *сомнамбулізм* не можна вважати патологією. Воно спостерігається в будь-якому віці, хоча найбільш поширено в дитячому віці та молодих людей. Очі сомнамбули широко відкриті, а погляд зосереджений вперед, ніби в пустоту. Зовнішні подразнення не викликають у нього ніякої реакції. Сноходіння вважають особливою формою бадьорості, під час якої перетворення сенсорної інформації в рухові акти в загальному зберігається, однак свідомість вимкнена.

Нічне нетримання сечі – *енурез* – зустрічається приблизно в 10 % дітей старше двох років і практично завжди у фазі повільного сну. Причини енурезу невідомі, можуть бути як психологічні фактори так і фізіологічні. У дітей віком від 3-х до 8-ми років, у рідких випадках після пубертатного періоду, зустрічаються нічні страхи. Дещо подібне зустрічається в дорослих – *жахи*, особливий їх різновид – *сонний ступор* під час просинання чи засинання, протягом короткого періоду людина не може рухатись. Часто такий стан настає на фоні ясної свідомості і викликає не стільки страх як шок. Однак, під час такого стану, можуть спостерігатися галюцинації. Якщо в такий момент заговорити з людиною, то всі симптоми раптово зникають.

Біля 15 % дорослих людей страждають *безсонням*. При цьому їм здається, що вони не сплять чи сплять дуже мало. Таке суб'єктивне відчуття недосипання не обов'язково означає дійсну недостачу сну і його пагубний вплив на здоров'я. Спеціальні дослідження показали, що люди, які скаржаться на безсоння сплять більше, ніж самі це усвідомлюють.

Пам'ять, її види

Накопичення, зберігання і відтворення інформації – це загальні властивості нейронних ланцюгів. Неможливо переоцінити біологічне значення цих процесів для адаптації індивідуальної поведінки в навколишньому середовищі. Без здатності до навиків та пам'яті ні окрема особистість, ні вид в цілому не змогли б вижити, оскільки стало б неможливе планування успішних дій, так і попереднє уникнення помилок. Без таких механізмів як відбір та забування інформації ми могли б буквально потонути в її неперервному потоці. Результати цього були б такими катастрофічними як відсутність здатності до навиків і пам'яті.

Пам'ять – це здатність головного мозку сприймати, відбирати, закріплювати, зберігати і забувати тимчасові зв'язки, що утворилися внаслідок навчання.

Вивчення пам'яті було розпочато в 1885 році німецьким психологом Г. Ебінгхаусом, який досліджував здатність людей запам'ятовувати безглузді склади. Він виділив *миттєву* і *природну* пам'ять. В наш час їх називають *короткочасною* і *довготривалою*. Якщо інформація з короткочасної пам'яті,

наприклад, щойно прочитаний номер телефону, в процесі практики не передається в довготривалу, вона швидко забувається.

Протягом декількох сот мілісекунд із моменту своєї дії сенсорні сигнали автоматично зберігаються в *сенсорній пам'яті*, де проходить їх кодування для передачі в короточасну пам'ять і виділення їх найбільш істотних ознак.

Первинна пам'ять відповідає за тимчасове зберігання вербально кодованої інформації. Її ємність менша, ніж у сенсорної. Інформація в ній накопичується в порядку її надходження, а забування проходить у результаті витіснення старих відомостей новими. Оскільки обробка сигналів у мозку проходить безперервно, середня тривалість їх перебування в первинній пам'яті невелика – декілька секунд. Ця пам'ять відповідає короточасній.

Об'єм короточасної первинної пам'яті становить сім, тобто людина може відразу після сприйняття інформації відтворити сім одиниць (біт) інформації. Для тривалішого збереження інформації необхідне її кількаразове повторення.

Вторинна пам'ять характеризується значною ємністю та стійкістю. Інформація, яка перейшла у вторинну, може бути вилучена через великий проміжок часу. Вона являє собою тривалу форму збереження інформації (місяці, роки) за допомогою утворення зв'язків між окремими елементами, тобто шляхом формування асоціацій (асоціативна пам'ять). Така пам'ять найбільш властива людині.

Наше власне ім'я, вміння читати і писати, інші повсякденні навички, які закріплені багаторічною практикою, ніколи не зникають, навіть якщо внаслідок захворювання або пошкодження мозку в тій чи іншій степені, стираються інші види пам'яті. Вони зберігаються в особливій *третинній пам'яті*. Вторинна і третинна пам'ять разом відповідають довготривалій пам'яті.

Основні форми пам'яті людини є *чуттєво-образна* і *логічно-смілова*. Перша з них оперує переважно уявленнями, а друга поняттями. *Чуттєво-образну пам'ять* поділяють на зорову, слухову, смакову, нюхову, рухову (моторну), тактильну. Зорова і слухова пам'ять лежать в основі теоретичного навчання, а моторна є основою утворення різних рухових навичок.

Загальну схему утворення пам'яті можна уявити так: всі подразнення, які надходять у кору головного мозку через першу і другу сигнальні системи, кодуються у мовну форму, на основі чого за допомогою мислення формується ідея, яка передається в довготривалу пам'ять для зберігання. Під час вилучення інформації з довготривалої пам'яті відбувається зворотний процес: спочатку вилучається загальне положення, яке потім втілюється в мовну форму.

Отже, основним місцем тривалого зберігання слідів минулого досвіду є кора півкуль головного мозку, причому особливе значення мають асоціативна зона скроневої кори, скронетім'яна та лобні ділянки мозку. Для передавання слідів збудження з проміжної пам'яті в довготривалу істотну роль відіграє гіпокамп. У процесах пам'яті також беруть участь деякі таламічні ядра і ретикулярна формація стовбура мозку.

Антероградна амнезія – це неможливість засвоєння нової інформації, тобто до її зберігання в доступному для вилучення вигляді. В клініці її називають амнестичний синдром або синдром Корсакова. У таких хворих, часто

хронічних алкоголіків, вторинна і третинна пам'ять майже не порушена, первинна також працює, але зникає здатність передавати інформацію з первинної пам'яті до вторинної.

Ретроградна амнезія – це неможливість вилучити із пам'яті інформацію, яка накопичувалась до моменту враження мозку. Відомі її причини: струс мозку, інсульт і наркоз. Будь-яка із її причин видаляє вміст первинної пам'яті. Вражає те, що в подальшому випавший із пам'яті шматок часу поступово скорочується і в деяких випадках все забуте відновлюється. Більш того, згадати його дозволяють спеціальні методи (наприклад, гіпноз).

Вкрай рідко спостерігається повна втрата пам'яті, при якій хворі не можуть згадати, хто вони такі та чим займалися по життю. У таких випадках мова йде про чисто функціональне психічне порушення, його називають *істеричною амнезією*. Пам'ять про минулі події не повертається, хоч нова інформація добре запам'ятовується.

Слід зазначити, що з віком знижується продуктивність розумової діяльності, слабшає пам'ять.

Типологічні особливості людини

Під час аналізу індивідуальних особливостей людини, які проявляються в її соціальній поведінці, зазвичай користуються такими термінами: темперамент, характер. *Темперамент* – характеризує природжені властивості та особливості психічної діяльності індивіда. У його структурі виділяють три головні компоненти: загальну активність індивіда, його рухові прояви та емоційність. *Характер* – це індивідуальний склад психічного життя, форма поведінки, норов людини, який проявляється в її звичках, манерах, емоціях. Він є основою поведінки людини і формується під впливом певного соціального середовища, умов виховання.

На основі вивчення умовних рефлексів і співставлення їх з динамікою зовнішньої поведінки І. П. Павлов виділив чотири основні типи нервової системи, які співпадають із класифікацією темпераментів, яку запропонував більше 2 тисяч років назад Гіппократ (Табл. 4). В основу класифікації покладено три функціональні показники властивостей процесу збудження і гальмування: сила, урівноваженість і рухливість.

Сила – пов'язана з працездатністю клітин кори головного мозку. *Врівноваженість* – співвідношення між збудженням і гальмуванням. Інколи ці два процеси бувають розвинені однаково, але буває, що один із них переважає над іншим. Частіше всього таким переважаючим процесом є збудження. *Рухливість* – ця ознака пов'язана з тим, на скільки швидко в коркових клітинах збудження може змінитися гальмуванням і навпаки.

Сильний неврівноважений тип характеризується сильним нервовими процесами з різко вираженим переважанням збудження. Представники цього типу дуже активні. В них швидко виробляються позитивні та повільно гальмівні умовні рефлекси. Останні є недостатньо стійкими.

У представників ***сильного врівноваженого рухомого і сильного врівноваженого інертного типів*** швидко виробляються і стабілізуються

позитивні та гальмівні умовні рефлекси. Різниця між цими типами з'ясовується при зміні сигнального значення позитивних і гальмівних подразників, коли позитивні перестають підкріплюватися, а гальмівні підкріплюються безумовними або добре виробленими умовними рефлексами. Представники сильного урівноваженого рухомого типу швидко пристосовуються до змінного значення подразників і виробляють відповідно зміненим умовам нові умовні рефлекси. Для представників сильного врівноваженого інертного типу перебудова є більш складним процесом і здійснюється повільніше.

Слабкий тип характеризується легкою загальмованістю навіть при незначних зовнішніх впливах. Представників цього типу відрізняє повільне вироблення і нестійкість позитивних умовних рефлексів. Гальмівні рефлекси виробляються у них швидко та характеризуються стабільністю.

Класифікація типів темпераментів, запропонована Гіппократом, найближча до класифікації Павлова І. П. Під час оцінки сильного типу потрібно враховувати, що сильний врівноважений тип із рухомою нервовою системою відповідає сангвінічному темпераменту, сильний врівноважений тип із інертною нервовою системою – флегматичному, сильний, неуврівноважений тип – холеричному, а слабкий тип – меланхолічному темпераменту.

Таблиця 4.

Чотири типи нервової системи за І. П. Павловим та Гіппократом

Тип нервової системи за І.П. Павловим	Характеристика			Відповідність темпераментам по Гіппократу
	сила	врівноваженість	рухливість	
сильний неуврівноважений (нестримний)	сильний	неуврівноважений, переважає збудження над гальмуванням	рухливий	холерик
сильний врівноважений рухливий	сильний	врівноважений	рухливий	сангвінік
сильний врівноважений інертний	сильний	врівноважений	інертний	флегматик
слабкий	слабкий	неуврівноважений, переважає гальмування над збудженням	не рухливий	меланхолік

Сангвінічний тип темпераменту (сангвінік) характеризується жвавістю, енергійністю, працездатністю, швидкою зміною станів, на зовнішні подразники (впливи) реагує хоч і швидко, але неглибоко, добре пристосовується до життєвих умов.

Холеричний тип темпераменту (холерик) рухливіший за сангвініка, дуже енергійний, але його енергія швидко вичерпується і почата справа рідко доводиться до кінця. Він легко переходить із стану сильного збудження до млявості, часто вступає в конфлікти з людьми.

Флегматичний тип темпераменту (флегматик) працездатний, але повільний. У нього на стільки слабка активність, що іноді межує з байдужістю.

Меланхолічний тип темпераменту (меланхолік) характеризується загальною слабкістю життєдіяльності, невпевненістю в собі, нерішучістю, відсутністю ініціативи та активності, постійною незадоволеністю. Його працездатність залежить від конкретних умов.

При формуванні типів нервової системи особливого значення набуває взаємодія між першою і другою сигнальними системами та рівновага між ними. І. П. Павлов поклав цей принцип в основу класифікації спеціальних типів людини. Він виділив три основні типи: художній, мислячий, середній.

Людина, яка відноситься до *художнього типу*, добре сприймає навколишню дійсність – звуки, запахи, барви. У такої людини яскраво виявлена діяльність першої сигнальної системи, хоча у неї домінує вплив другої сигнальної системи. Людина *мислячого типу* кожне явище аналізує, розбирає до найменших деталей, створює абстрактні уявлення про явища й події, які відбуваються. В неї чітко виражена робота другої сигнальної системи. В *середнього типу* певною мірою діють обидві сигнальні системи.

За допомогою спеціальних психологічних тестів Г. Айзенк виділив три основні параметри: 1) екстра- та інтроверсивність; 2) емоційна стійкість і невротизм; 3) психотизм.

Екстраверт – відкритий, балакучий, соціальний; *інтроверт* – замкнутий, пасивний, мовчазний. *Невроїдний* суб'єкт тривожний, схильний до гніву, емоційно нестійкий. Йому протистоїть емоційно стійка особистість. *Високопсихойдний тип* є егоцентричним, холодним, байдужим до всіх.

Вважають, що в дитинстві, юності оптимальною формою взаємодії людини з оточуючим середовищем є *амбіверсія* (середина між екстра- та інтроверсією). Соціальне середовище формує психологічні риси особистості в бік екстра- та інтроверсії. З віком ці особливості стають більш виразними, яскравіше проявляється дратівливість, збудливість, емоційна нестійкість, невпевненість, тривога.

РОЗДІЛ VI. ФІЗІОЛОГІЯ СЕНСОРНИХ СИСТЕМ

Органи рецепції як джерело інформації про подразники зовнішнього і внутрішнього середовища

Організм людини постійно отримує інформацію як від зовнішнього середовища, в якому знаходиться, так і про стан всіх частин тіла: внутрішніх органів, м'язів, шкіри і т.д. Фізіологічні апарати, які сприймають інформацію, отримали назву *органів чуття*.

Із багатьох факторів навколишнього середовища, які діють на організм людини, деякі уловлюються сенсорними органами. Такі фактори називаються *сенсорними стимулами*. Під їх впливом рецепторні клітини генералізують потенціали, які активують аферентні нервові волокна. Імпульсація багатьох аферентів проводиться до сенсорних центрів у мозку, де відбувається обробка інформації.

Сенсорні внутрішні органи можна поділити на три групи:

- I. Органи та рецептори, які стимулюються навколишнім середовищем, називаються *екстерорецепторами*.
- II. Органи, які визначають довжину м'язів, розтягнення сухожилків та інші параметри положення і рухливості тіла, називають *пропріорецепторами*.
- III. Сенсорна інформація надходить від внутрішніх органів тіла, а аференти, які від них надходять, називаються – *інтерорецепторами*.

У залежності від характеру подразників можна умовно поділити всі сенсорні системи на декілька груп, які реагують на наступні види подразнень:

- *механічні* – тактильний, больовий, пропріоцептивний, вестибулярний аналізатор;
- *хімічні* – смаковий, нюховий аналізатори;
- *світлові* – зоровий аналізатор;
- *звукові* – слуховий аналізатор;
- *температурні* – температурний аналізатор.

За середовищем, із якого сприймаються подразнення, сенсорні системи поділяються на дві групи: зовнішні та внутрішні. До *зовнішніх сенсорних систем* належать – зорова, слухова, нюхова, смакова і тактильна. До *внутрішніх* – хімічна, яка реагує на зміни хімічного складу крові та тканин і баростатична – реагує на зміни тиску, наприклад, у кровоносних судинах. Температурна, больова, вестибулярна і рухова сенсорна системи можуть збуджуватись при дії подразників як зовнішнього, так і внутрішнього середовища. Відчуття, які забезпечує шкіра, створює зв'язок із зовнішнім середовищем. *Терморецепція* – це сприйняття тепла і холоду, відчуття болю – *ноцицепція*, вони слугують для розпізнавання потенційно небезпечних стимулів.

Велика частина інформації, яка надсилається в ЦНС інтерорецепторами і пропріорецепторами, дуже рідко надходить до нашої свідомості або взагалі ніколи нею не сприймається. Наприклад, ми навіть не підозрюємо про сигнали барорецепторів, розташованих у каротидному синусі, які безперервно контролюють артеріальний тиск крові. Тобто, вісцерорецепція дозволяє

визначати деякі аспекти нашого внутрішнього стану, а пропріорецепція дає можливість спостерігати за положенням і рухами суглобів.

У кожному сенсорному органі є рецептори із збудженням яких розпочинається сенсорний процес. На жаль, термінологія в останній час стала неоднозначною. Раніше під рецептором розуміли сенсорну клітину, однак зараз так називають у молекулярній біології комплекси молекул на клітинних мембранах. Анатоми вважають рецептором морфологічно цільну сенсорну клітину, а фізіологи – частину мембрани такої клітини або нервово закінчення, спеціалізоване для сприйняття стимулів. Часто рецепторами служать закінчення периферичних аксонів або дендритів аферентних нервових волокон. Рецептори перетворюють енергію стимулу так, щоб вона проникла через мембрану. Цей процес називають *трансдукцією*. Разом з проникністю мембрани змінюється і її потенціал, він стає «рецепторним».

Рецептори, які сприймають подразник при безпосередньому контакті з ним, називають *контактними*, а ті, які не потребують такого контакту – *дистантними*. Структура рецепторів залежить від подразника, а також від значення для організму інформації, яка отримується за допомогою певної сенсорної системи. Це можуть бути вільні закінчення коротких відростків нейрона – дендритів або складні структури, які утворюють органи чуття (вухо, око).

Структура і діяльність сенсорних систем складні. Збудження, яке виникає в будь-якому рецепторі, проводиться у вищі відділи ЦНС декількома шляхами. По-перше, через *специфічний шлях*, який включає в себе:

- 1) *рецептор*;
- 2) *перший чутливий нейрон* – розташований завжди поза ЦНС у спинномозкових гангліях та гангліях черепно-мозкових нервів;
- 3) *другий нейрон* – у спинному, довгастому або середньому мозку;
- 4) *третій нейрон* – у зорових горбах;
- 5) *четвертий нейрон* – у проєкційній зоні даного аналізатора кори півкуль головного мозку.

Крім того, в середньому, спинному і довгастому мозку виникає перемикання на шляхи, які ведуть в інші відділи головного мозку, в тому числі і мозочок, ретикулярну формацію та ін. Із ретикулярної формації збудження може направлятися по *неспецифічним шляхам* у всі відділи кори головного мозку.

Таким чином, збудження, яке виникає у будь-якому одному рецепторі, поширюється по нервовому волокну першого нейрона, в подальшому, в різних відділах нервової системи, перемикається на цілий ряд нейронів і надходить у вищі відділи, в тому числі і в кору головного мозку.

Тобто, аналізатор складається з трьох частин: периферичних рецепторів, провідникової системи нервових клітин і волокон та центрального мозкового центру. Роль кожної частини цієї єдиної системи полягає в наступному. Периферична частина – рецептори – спеціалізована до сприйняття певного виду подразника. Провідникова частина проводить збудження по периферії в ЦНС. Мозкова, або коркова частина аналізатора, особливо його ядро є вищим

відділом аналізатора. Саме сюди надходить збудження і тут проходить його аналіз.

Аналіз подразників проходить у всіх ланках аналізатора. *Первинний аналіз* здійснюється вже в рецепторах, які реагують тільки на адекватні подразники середовища: рецептори сітківки – на світло, рецептори внутрішнього вуха – на звукові коливання і т.д. *Більш складний аналіз* проходить у спинному мозку, завдяки чому на тактильні або інші подразники у спінальної тварини можна отримати локальні відповідні реакції. *Найбільш складний аналіз* здійснюється в коркових закінченнях сенсорних систем, у різних проекційних зонах кори головного мозку.

Багатьом рецепторам притаманна адаптація (пристосування) до постійно діючого подразника. Вона полягає в зміні чутливості рецептора. Адаптація може знижуватися внаслідок того, що на рецептор тривалий час діє сильний подразник, або підвищуватися піз діє слабкого. Наприклад, чутливість до світла знижується під час яскравого освітлення, а в темряві – підвищується. Вважають, що в основі механізму адаптації більшості рецепторів лежить зміна проникності мембрани рецепторів для іонів натрію або іонів калію, через що поріг деполяризації переміщується ближче до рівня мембранного потенціалу або далі від нього.

При виконанні фізичних навантажень завжди одночасно функціонує декілька сенсорних систем. У результаті між ними по механізму умовного рефлексу складаються певні взаємовідношення, які мають специфічний характер при кожній новій комбінації комплексу подразників. Суб'єктивно це сприймається у вигляді особливих відчуттів, які мають спеціалізований характер.

У результаті систематичного фізичного тренування функції багатьох аналізаторів покращуються. Це виражається, наприклад, у зниженні порогів пропріоцептивної чутливості. Так, у важкоатлетів і боксерів спостерігається висока чутливість рухового аналізатора при рухах у ліктьовому і плечовому суглобах, у лижників – при рухах у голіностопних суглобах. Досконалість функцій зорового апарату (збільшення поля зору, покращення балансу очних м'язів) відмічається у представників спортивних ігор. Функції вестибулярної сенсорної системи покращуються в результаті тренування гімнастичними вправами, плаванні.

У деяких випадках відбувається зниження чутливості сенсорних систем. Наприклад, у боксерів знижується больова і тактильна чутливість у тих частинах тіла, які часто піддаються ударам.

Зорова сенсорна система

Електромагнітне випромінювання в діапазоні довжини хвиль від 400 до приблизно 750 нм сприймаються людиною як світло. Важливим його джерелом є сонце. У випадку веселки ми бачимо, як його жовтувато-білий колір поділяється на свої складові – спектр різних довжин хвиль. Довгі хвилі сприймаються людиною як червоний колір, а короткі хвилі – як синьо-фіолетовий.

Більшість навколишніх предметів поглинають або відбивають різну кількість світла в залежності від довжини його хвилі. Якщо спектральна відбиваюча здатність об'єкта розподілена у видимому діапазоні хвиль нерівномірно, то ми сприймаємо його поверхню як різнокольорову.

Зоровий аналізатор є найважливішим із органів чуттів людини, він дає більше 90 % інформації, що надходить до мозку від усіх рецепторів. Оптична система ока представляє собою складну систему лінз, яка формує на сітківці перевернуте і зменшене зображення навколишнього світу. Діоптричний апарат складається з прозорої рогівки, передньої і задньої камер, заповнених водянистою речовиною, райдужної оболонки, зіниці, кришталика, склоподібного тіла, яке займає більшу частину очного яблука. Склоподібне тіло – це прозорий гель, який складається з позаклітинної речовини з колагеном і гіалуроновою кислотою в колоїдному розчині. На дні ока, його внутрішня частина вистелена сітківкою. Проміжок між сітківкою і склерою заповнений сіткою кровоносних судин – судинною оболонкою. У задньому полюсі ока в сітківці є невелике заглиблення – центральна ямка – місце, де гострота зору при денному освітленні максимальна.

Зовнішня поверхня рогівки покрита тонким шаром слізної рідини, за рахунок чого покращуються оптичні властивості цієї поверхні. Слізна рідина в малих кількостях постійно виробляється слізними залозами. За рахунок руху повік вона рівномірно розподіляється по рогівці. Частина її випаровується, а та, що залишилася стікає по слезових протоках у порожнину носа. Слізна рідина запобігає висиханню рогівки і одночасно виконує роль мастила між очним яблуком і повіками. Якщо між повіками і оком потрапляє іногороднє тіло, воно подразнює механорецептори рогівки, які пов'язані з волокнами трійчастого нерва, що рефлекторно збільшує секрецію слезової рідини. В цьому випадку вона сприяє видаленню чужорідного тіла із ока за допомогою частих кліпань. Слізна рідина на смак солена, вона містить ферменти з бактерицидною дією, таким чином захищає око від інфекцій. У людини виділення слізної рідини бере участь у вираженні емоцій – плач. Підвищення її секреції проходить також при стимуляції механорецепторів і ноцицепторів епітелію носової порожнини, під впливом різкого запаху або смаку, при зубній болі, а також при подразненні гортані та глотки, яке викликається кашлем. Секрецією слізної рідини керує еферентна вегетативна нервова система.

При переході світлових променів із одного середовища в інше проходить їх заломлення – *рефракція*. Основними заломлюючими структурами ока є рогівка і кришталик. Заломлююча здатність кришталика і діаметр зіниці змінюються під час скорочення гладких м'язів ока, які здійснюються за допомогою нейронних механізмів. У нормі зіниці обох очей круглі і їх діаметри однакові. Середній діаметр зіниці зменшується з віком. При постійному освітленні кількість світла, яка потрапляє в око за одиницю часу, пропорційна площі зіниці. Під час зниження зовнішньої освітленості зіниця рефлекторно розширюється. Якщо при денному освітленні людина закриє очі на 10-20 с, її зіниці збільшуються. Коли вона знову відкриє повіки – зіниці звужуться.

Діаметр зіниці людини залежить також від відстані до фіксованого предмета. Якщо піддослідний спочатку дивиться в далечінь, а потім переводить погляд на об'єкт, розташований в 30 см від нього, зіниці звужуються. Оскільки осі очей при цьому зазвичай зводяться одна до одної, така реакція називається *конвергентною*.

Зінична реакція здійснюється за допомогою двох систем гладких м'язів у райдужній оболонці. Під час скорочення колового м'яза-сфінктера зіниця звужується – *міоз*, при скороченні м'яза-розширювача, волокна якої проходять у райдужній оболонці радіально, вона розширюється – *мідріаз*. Сфінктер іннервується парасимпатичними нервовими волокнами, які виходять із війчастого ганглію, який розташований позаду ока. Розширювач, навпаки, іннервується симпатичними нервовими волокнами, які збуджуються нейронами ціліоспінального центру, який розташований на рівні восьмого шийного і першого та другого грудних сегментів спинного мозку.

Діаметр зіниці та зіничні реакції – важливі діагностичні ознаки, оскільки по них можна виявити ураження сітківки, зорового нерва, стовбура мозку (окорухової зони), шийного відділу спинного мозку та ін.

Людина не може одночасно чітко бачити предмети, які знаходяться на різних відстанях від очей. Для того щоб добре бачити предмет, потрібно щоб промені, які відходять від цього предмета, зібрались на сітківці. Тільки в цьому випадку, коли промені падають на сітківку, людина бачить чітке зображення предмета. Пристосування очей до отримання чітких зображень предметів, які знаходяться на різних відстанях, називається *акомодацією*.

Діапазон акомодації – це інтервал зміни заломлюючої сили при фіксації об'єкта наближаючого з нескінченності на максимально близьку відстань чіткого бачення. Самий широкий діапазон у молодому віці. З віком за рахунок деформації кришталика змінюється його заломлююча сила.

Зовнішня форма ока і відносне розташування окремих його частин майже незмінні через наявність жорсткої склери і постійності внутрішньоочного тиску. Тиск всередині очного яблука залежить в основному від кількості безперервно синтезованої водяної рідини. За рахунок ультрафільтрації рідина плазми із кровоносних капілярів циліарного тіла переходить у його міжклітинний проміжок. Потім епітеліальні клітини циліарного тіла секретують її у вигляді водянистої вологи в задню камеру ока.

Звідти водяниста волога перетікає в передню камеру ока, а потім у венозну систему через трабекулярну сітку, яка знаходиться на краю камери в місці з'єднання радужної оболонки і рогівки в шлемів канал. Внутрішньоочний тиск залишається постійний, якщо кількість водянистої вологи, яка виводиться з шлемового каналу і утворюється у війковому тілі за той же відрізок часу точно відповідає одне одному. Якщо швидкість утворення водянистої вологи нормальна, а її відтік утруднений, внутрішньоочний тиск підвищується. Його патологічне підвищення називається *глаукомою*. Під час *хронічної глаукоми* механічно найбільш слабка частина стінки ока – решітчаста пластинка – вип'ячується назовні, погіршується кровозабезпечення волокон зорового нерва. У випадку *гострої глаукоми* різко підвищується внутрішньоочний тиск і

порушується кровотік у сітківці. Це веде до її або часткового, або повного ураження – сліпоти.

Сітківка побудована з кількох шарів. *Перший шар* складається з пігментних клітин, які містять чорний пігмент – фуксин (поглинає світло та перешкоджає відбиттю і розсіюванню зображення). *Другий шар* – фоточутливий, складається з колбочок і паличок (Рис. 24). *Третій шар* займають ядра колбочок і паличок. Наступні шари складають гангліозні й біполярні нервові клітини та їхні відростки з синаптичними контактами. Одна біполярна клітина контактує з багатьма паличками і колбочками, а одна гангліозна – з багатьма біполярними і вона є рецептивним полем сітківки, а її відростки утворюють зоровий нерв.

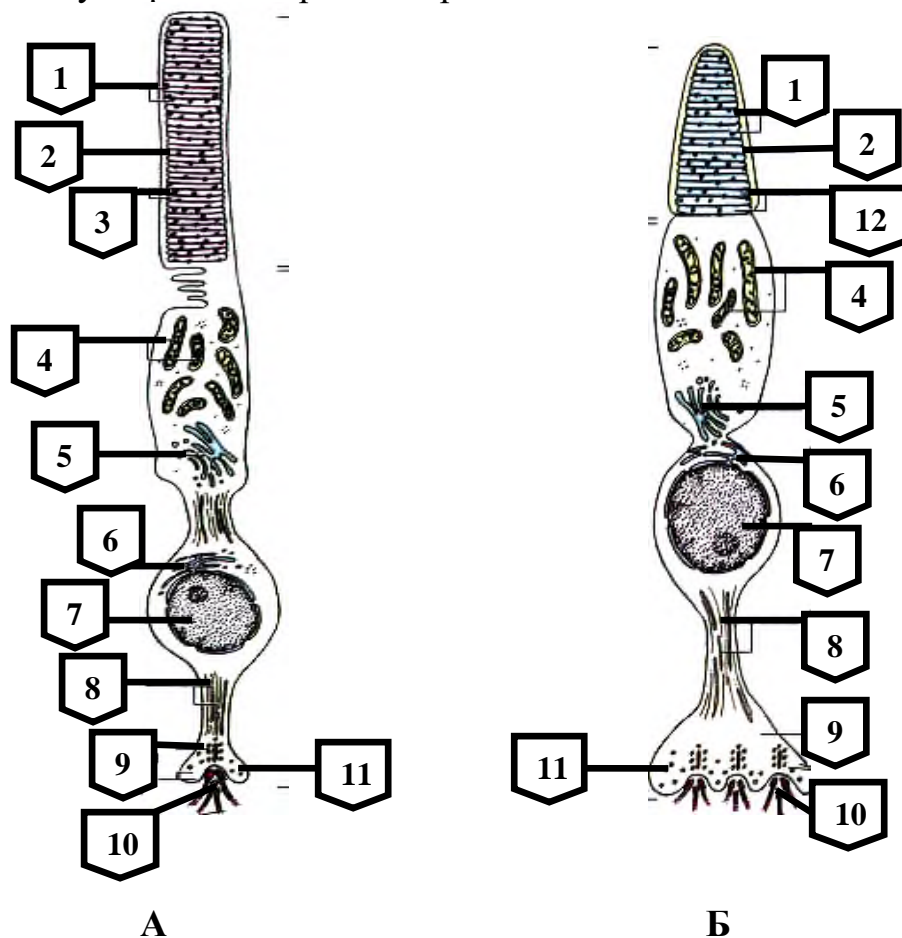


Рис. 24. Схема будови рецепторних клітин сітківки
(Гжегоцький М. Р., 2005):

А – паличка; Б – колбочка; 1 – диски; 2 – плазматична мембрана; 3 – родопсин; 4 – мітохондрії; 5 – комплекс Гольджі; 6 – ендоплазматичний ретикулум; 7 – ядро; 8 – нейротрубочки і нейрофіламенти; 9 – синаптичне закінчення; 10 – дендрити біполярних і зовнішніх горизонтальних клітин; 11 – синаптичні везикули; 12 – йодопсин.

У людини шар рецепторів сітківки складається приблизно із 130 млн. паличок і 7 млн. колбочок. Щільність колбочок максимальна в середині центральної ямки, а паличок – навколо цієї ямки; в ній самій вони повністю відсутні. В місці виходу зорового нерва в сітківку немає світлочутливих

елементів – ні паличок, ні колбочок. У зв'язку з цим це місце називається *сліпою плямою*. Два типи рецепторів схожі за структурою, тобто в них є зовнішній сегмент, який складається приблизно із тисячі мембранних дисків (палички) або мембранних складок (колбочки). Вони з'єднуються з рештою клітини вузькою «війкою» (Рис. 24).

У зовнішньому сегменті паличок міститься зоровий пурпур, а у зовнішньому сегменті колбочок – йодопсин. Окрім йодопсину, колбочки мають ще два типи пігментів: хлоролаб і еритролаб. До складу вище згаданих хімічних сполук входить білок опсин і ретинол. Під дією світлової енергії зоровий пігмент із неактивної форми переходить у активну, розщеплюється на опсин і ретинол, що приводить до зміни проникності мембрани. На поперечному зрізі сітківки зовнішні сегменти фоторецепторів утворюють правильну мозаїку.

У сітківці розташовані нервові клітини – перший і другий нейрони зорового аналізатора. Нервові волокна другого нейрона в складі зорового нерва виходять із очного яблука, прямуючи до зорових горбів проміжного мозку, де розташований третій нейрон цього аналізатора. Нервове волокно третього нейрона закінчується в корі півкуль головного мозку, в потиличній частині якої знаходиться четвертий, останній, нейрон зорової сенсорної системи.

Зорова інформація передається в головний мозок по аксонах гангліозних клітинах сітківки, які утворюють зоровий нерв. У людини останній складається приблизно з 1 млн. волокон – мієлінових, слабо мієлінових і немієлінових аксонів. Правий і лівий зорові нерви зливаються в основі черепа, утворюючи зоровий перехрест – *хіазму*.

Слід зазначити, що нейрони сітківки містять чотири типи клітин: горизонтальні, біполярні, амакринові та гангліозні (Рис. 25).

Фоторецепторні клітини передають сигнали за допомогою синаптичних контактів на горизонтальні й біполярні клітини. Останні клітини передають імпульси на дендрити горизонтальних клітин, хоча в цьому процесі можуть брати участь й амакринові клітини. Як уже вище згадувалось, гангліозні клітини дають початок зоровому нерву.

Під час передавання сигналів у нейронах сітківки відбуваються процеси конвергенції та дивергенції. Сполучають кілька рецепторів біполярні клітини. Кожна гангліозна клітина отримує імпульси від кількох біполярних клітин. У результаті цього виникає дивергенція зорових стимулів.

Процес конвергенції залежить від величини дендритної площі та клітин, що контактують із нею. Під час здійснення конвергенції головна роль належить горизонтальним і амакриновим клітинам, які відповідають за передавання сигналів латерального гальмування. Чим ближче до периферії сітківки, то більше виражена конвергенція гангліозних клітин.

У центральній ямці та поблизу неї, колбочки і палички через біполярні клітини контактують із гангліозними індивідуальними клітинами. Це забезпечує високу гостроту зору даного відділу сітківки. Інтенсифікація процесів дивергенції та конвергенції на периферії сітківки призводить до зниження гостроти зору, але і одночасно підвищується чутливість гангліозних клітин.

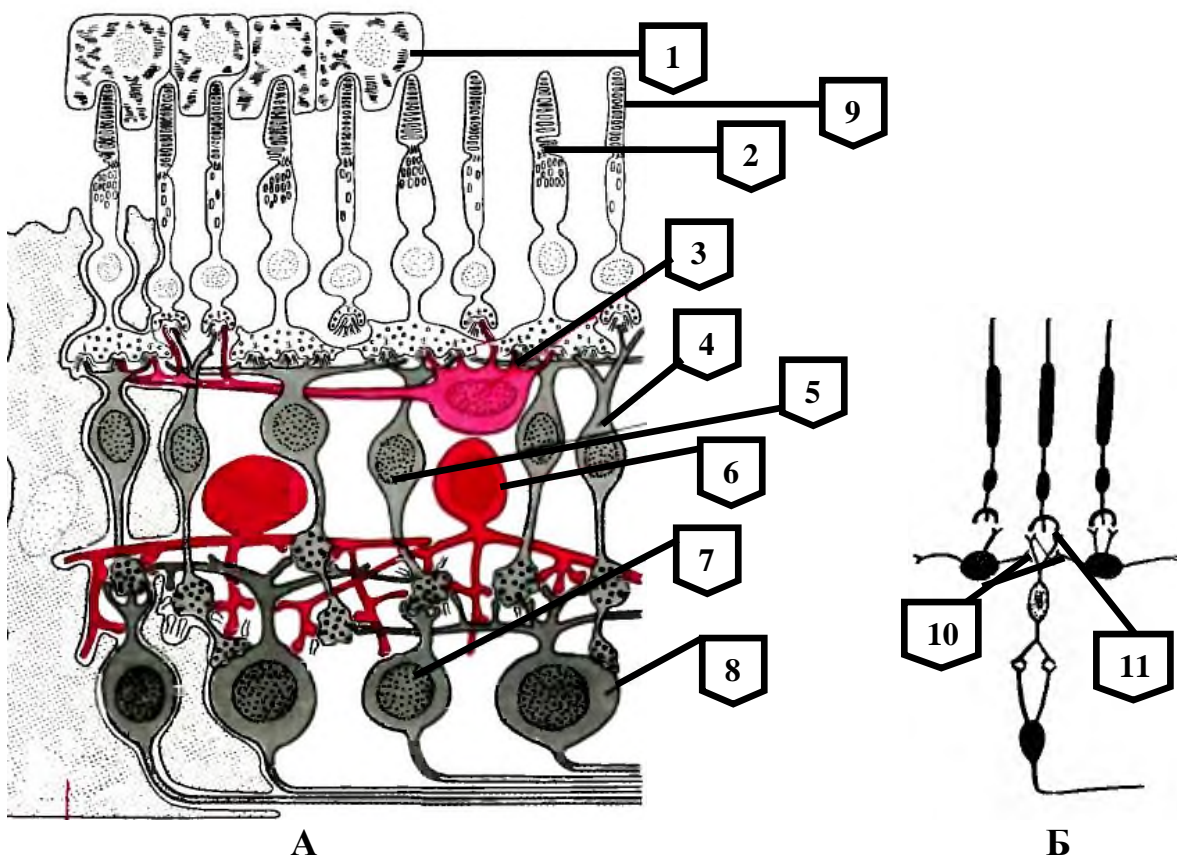


Рис. 25. Схематичне зображення організації сітківки:

А – периферія сітківки; Б – взаємодія клітин у сітківці; 1 – пігментний епітелій; 2 – колбочка; 3 – горизонтальна клітина; 4, 5 – біполярні клітини; 6 – амакринова клітина; 7, 8 – гангліозні клітини; 9 – паличка; 10 – гальмування; 11 – збудження.

Відомо, що на периферії приблизно 300 паличок конвергують до однієї гангліозної клітини, що забезпечує підвищення чутливості до слабкого освітлення. Вцілому, в сітківці переважають процеси конвергенції над процесами дивергенції. Про це свідчить невідповідність рецепторних клітин (125 млн) аферентним нейронам (1 млн).

Зі зменшенням освітленості чутливість зорового аналізатора підвищується – *темнова адаптація*. Із збільшенням освітленості чутливість зорового аналізатора знижується – *світлова адаптація*. Тому людина, потрапляючи, наприклад, із яскраво освітленого в слабо освітлене приміщення, спочатку цілковито не розрізняє навколишні предмети, а згодом, через декілька десятків секунд вони стають добре помітними.

Чутливість зорових рецепторів до дії світла обумовлена наявністю в них особливих світлочутливих речовин – пігментів. Так, в паличках сітківки міститься *родопсин* – зоровий пурпур. При дії світла він розкладається, що викликає різке зниження їх чутливості. В темряві проходить відновлення – ресинтез родопсину. В процесах ресинтезу важлива роль належить вітаміну А (ретинолу).

Межі видимого простору при нерухомому стані очного яблука називають *полем зору*. Якщо поле зору падає на жовту пляму, то виникає *центральный зір*,

а якщо на інші місця сітківки – *периферичний*. *Центральний зір* – це ділянка чіткого розрізнення деталей предмету, а *периферичний* розпливчато окреслює лише окремі контури.

Якщо при фіксації об'єкт проектується на центральну ямку одного ока, а в другому зображення фокусується в навколишній її області, виникає косоокість – *страбізм*.

Менше 0,01 % всіх людей є повністю світлосліпими. Це *монохромати* – бачать навколишній світ чорно-білим, тобто розрізняють лише відтінки сірого кольору. У таких людей зазвичай порушена світлова адаптація у фотопічних умовах. Їх очі легко засліплюються навіть при відносно несильному світлі, тому вони дуже погано розрізняють форму при денному освітленні, що приводить до *фотофобії*. Навіть у звичайний день такі люди носять сонцезахисні окуляри.

Люди з аномальною паличковою системою сприймають кольори нормально, однак їх здатність до темної адаптації обмежена. Причиною такої «курчячої сліпоти» – *нікталопії*, може бути нестача в їжі вітаміну А.

Слухова сенсорна система

Вухо представляє собою орган з двома функціями. Воно включає не тільки власний орган слуху, за допомогою якого ми отримуємо слухові відчуття, а й спеціальний апарат, із діяльністю якого пов'язано збереження рівноваги тіла людини.

Звук – це коливання молекул пружного середовища, яке поширюється в ньому у вигляді поздовжньої хвилі тиску. Звукові хвилі направляються в слухову систему через зовнішнє вухо – зовнішній слуховий прохід – до барабанної перетинки. Це тонка, з перламутровим блиском, мембрана відокремлює слуховий прохід від середнього вуха, в якому теж знаходиться повітря. В порожнині середнього вуха розташований ланцюжок із трьох рухомо з'єднаних слухових кісточок: молоточка, коваделка та стремінця (Рис. 26).

Молоточок міцно з'єднаний з барабанною перетинкою, а основа стремінця входить у основу кам'яної кістки – овальне вікно. Тут стремінце межує з внутрішнім вухом. Енергія звуку передається у нього від барабанної перетинки через коливання синхронно з нею молоточка, коваделка та стремінця. Порожнина середнього вуха з'єднана з глоткою євстахієвою трубою. Під час ковтання і позіхання цей прохід відкривається, вентилуючи середнє вухо і вирівнюючи тиск у ньому з атмосферним. При запальному процесі слизові оболонки тут набухають, закриваючи просвіт труби.

Якщо зовнішній тиск змінюється (наприклад, у літаку) або повітря із порожнини середнього вуха виходить, виникає різниця тиску – закладає вуха. Тиск у цьому повітряному просторі слід враховувати і при пірнанні. Пірнальник повинен старатися нагнітати повітря в ротовій порожнині або робити ковтальні рухи, зрівнюючи його з підвищеним зовнішнім тиском. Якщо це не вдається, виникає небезпека розриву барабанної перетинки.

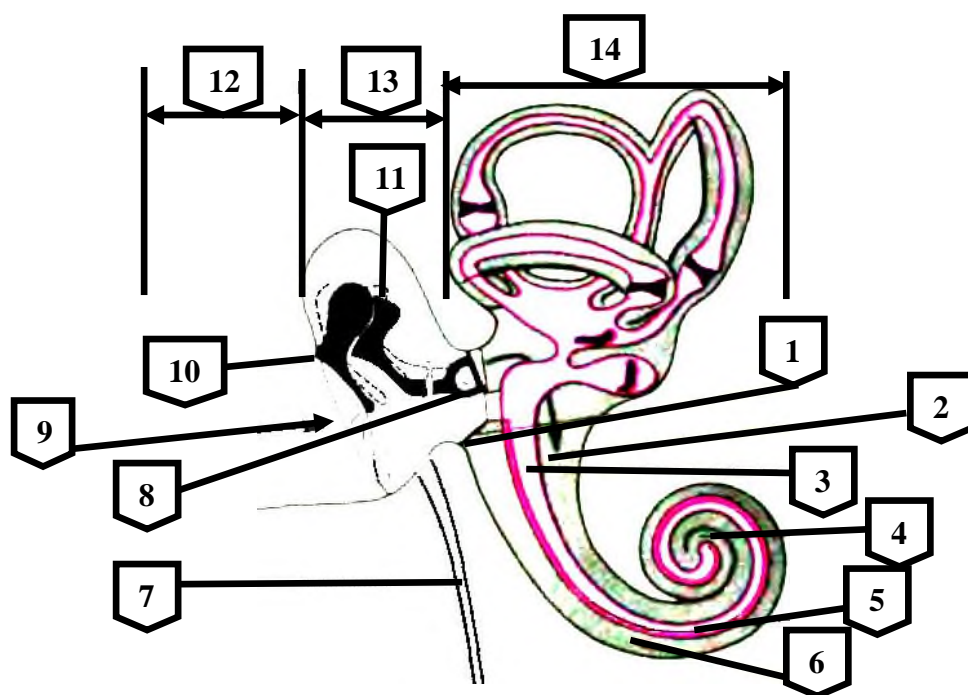


Рис. 26. Схема розташування зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха:

1 – кругле вікно; 2 – вестибулярна драбина; 3 – середня драбина; 4 – гелікотрема; 5 – основна мембрана; 6 – барабанна драбина; 7 – євстахієва труба; 8 – стремінце; 9 – слуховий прохід; 10 – молоточок; 11 – коваделко; 12 – зовнішнє вухо; 13 – середнє вухо; 14 – внутрішнє вухо.

Нормальне коливання барабанної перетинки можливе тільки в тому випадку, коли тиск у порожнині середнього вуха рівний тиску зовнішнього повітря. Урівноваження тиску по дві сторони барабанної перетинки утворюється завдяки євстахієвій трубі. Коли між тиском барабанної порожнини і тиском атмосферного повітря є різниця, порушується гострота слуху. Барабанна перетинка під більш високим тиском трохи вигинається в сторону меншого тиску. Якщо утворюється дуже велика різниця в тиску по дві сторони перетинки, вона може розірватися. Подібні травми бувають у людей, які знаходяться поряд зі стріляючими гарматами. Сильні коливання повітря, якими супроводжується артилерійська стрільба, може викликати розрив барабанної перетинки. Уникнути цього можна, якщо під час стрільби відкрити ротову порожнину, тоді через євстахієву трубу повітря проникне в барабанну порожнину і по обидва боки барабанної перетинки виникає однаковий тиск. Вдавлювання барабанної перетинки спостерігається у льотчиків і пасажирів літака під час посадки на землю. Причина цього порушення полягає в тому, що під час перебування на великих висотах у порожнині середнього вуха встановлюється тиск, рівний тиску навколишнього повітря, який нижчий ніж тиск на поверхні землі. Під час швидкого спуску тиск у порожнині середнього вуха не встигає вирівнятися і в момент посадки на землю виявляється нижче атмосферного. В результаті у вухах з'являється біль, слух знижується. Декілька ковтальних рухів, здійснених під час спуску або після посадки літака, сприяють

відкриванню євстахієвої труби, приводять до вирівнювання тиску і зниження больових відчуттів.

У порожнині середнього вуха є два м'язи. Впливаючи на натяг барабанної перетинки, вони обмежують рух стремінця і тим самим беруть участь у процесах адаптації слухового рецептора до інтенсивності звуку. Рефлекторна реакція м'язів проявляється через 10 мс після початку дії сильного звуку – 30-40 дБ. Проте у зв'язку з деяким відставанням рефлекторної відповіді, як уже зазначалося вище, у робітників деяких галузей, які працюють в умовах інтенсивного шуму, розвивається глухота.

Внутрішнє вухо розміщене в кам'янистій частині скроневої кістки разом із органом рівноваги. Із-за своєї форми слуховий орган називається завиткою. Він складається із трьох паралельно згорнутих разом каналів – барабанної, середньої і вестибулярної драбин. Драбини з'єднуються між собою через гелікотрему, а відокремлюються мембранами (Рис. 26). Барабанна і вестибулярна драбини заповнені перилімфою, а середня – ендолімфою. Ендолімфа відрізняється від перилімфи тим, що в ній міститься в 100 раз більше іонів калію і в 10 разів менше іонів натрію. Порожнина перетинчастого лабіринту – завиткова протока – починається в переддвер'ї і продовжується до купола завитки, де закінчується сліпо. В основі мембран розташований кортієв орган, який містить рецептори, які оточені опорними клітинами. Слухові рецептори є волосковими клітинами (Рис. 27). Розрізняють внутрішні та зовнішні волоскові клітини, які розташовані відповідно в один і три ряди. У людини приблизно 3500 внутрішніх і 12 000 зовнішніх волоскових клітин.

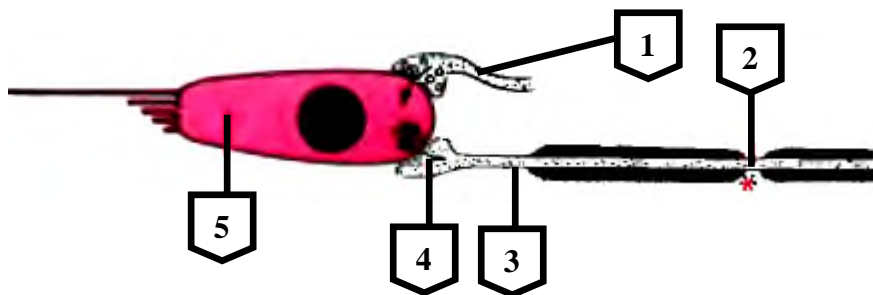


Рис. 27. Волоскова клітина в завитці
(Шмідт Р., 2005):

1 – еферентний аксон; 2 – потенціал дії; 3 – аферентний аксон; 4 – постсинаптичний потенціал; 5 – рецепторний потенціал.

Біля 90 % нервових волокон спірального ганглію закінчуються на внутрішніх волоскових клітинах, кожна із яких утворює контакти з більшістю з них. Останні 10 % іннервують значно більше багаточисельні зовнішні волоскові клітини. Щоб досягти їх всіх, ці волокна сильно галузяться, хоча іннервуючі одним волокном рецептори розташовуються поблизу один від одного. Всього в слуховому нерві приблизно 30 000-40 000 аферентних волокон. До кортієвого органу підходять і еференти, які можуть гальмувати активність аферентів.

Людина сприймає звуки з частотою коливань від 15-20 до 20 000 Гц. Звуки, які використовуються в мовленні, містять частоти звукових коливань від

150 до 2500 Гц. У похилому віці погіршується в першу чергу сприйняття звуків високої частоти.

Гучність звуку визначається в белах. У практиці, однак, розрахунки ведуться в децибелах (Дб) – 0,1 бел. Діапазон гучності звуків, які сприймає людина – від 1 до 140 Дб. Наприклад, гучність звуків, які сприймає людина в звичайному житті, наступна: тихий шепіт на відстані 1,5 м – 10 Дб, цокання годинника – 20 Дб, тиха розмова – 40 Дб, гучна розмова – 60 Дб, крик – 80 Дб, шум трамваю – 70-75 Дб, грім – 120 Дб. Звуки понад 100 Дб при тривалій дії приводять до травми слухового апарату людини і зниження слухової чутливості.

Слухова орієнтація в просторі можлива лише при бінауральному слухові. Велике значення має та особливість, що одне вухо перебуває далі від джерела звуку, тобто має значення фактор розподілення звуку за часом та інтенсивністю.

Нюхова сенсорна система

Поверхня слизової оболонки носа збільшена за рахунок носових раковин. Нюхова область, яка містить більшість сенсорних клітин, обмежена верхньою носовою раковиною, хоча у середній теж є невеликі острівці нюхового епітелію. Поверхня слизової оболонки, де знаходяться нюхові клітини, не перевищує 5 см².

Нюховий рецептор – це первинна біполярна сенсорна клітина, від якої відходять два відростки: зверху – дендрит, який несе війки, від основи – аксон (Рис. 28). Війки, занурені в шар покриваючий нюховий епітелій слизу і не здатні активно рухатися.

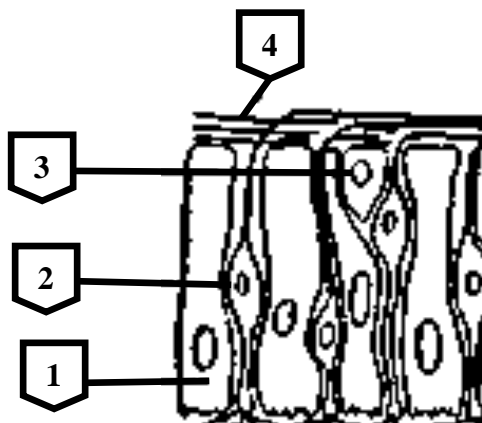


Рис. 28. Нюховий аналізатор:

1 – опорна клітина; 2 – біполярна клітина; 3 – базальна клітина; 4 – гілка нюхового нерва.

Пахучі речовини, які переносяться вдихнутим повітрям, вступають у контакт із їх мембраною – найбільш ймовірне місце взаємодії між стимулюючою молекулою та рецептором. Аксони, які направляються в нюхову цибулину, об'єднанні в пучки. По всій слизовій носа знаходяться вільні закінчення трійчастого нерва, і деякі з них також реагують на запахи. Молекули

пахучих речовин поступають до рецепторів періодично: під час вдиху ніздрями і в меншій степені із порожнини рота, дифундуючи через хоани. Таким чином, під час їди у людини виникає змішане відчуття, в яких поєднуються смак і запах їжі.

Всього у людини в нюховій області площею приблизно 10 см^2 близько 10^7 рецепторів. Людина здатна розрізняти запахи тисячі різних речовин.

Існує велика кількість різноманітних запахів. Деякі автори вважають, що існує п'ять основних запахів: гнилий, горілий, квітковий або запашний, смолистий та пряний. Інші запахи представляють собою суміш основних запахів. Частина пахучих речовин, діючи на слизову оболонку носа, викликає не тільки відчуття запаху, але і рефлекторну зміну дихання. При вдиханні деяких речовин виникає рефлекторна зупинка дихання. До таких речовин відноситься ефір, хлороформ, нашатирний спирт та ін. Інші запашні речовини, наприклад гвоздика, діють тільки на нюхові клітини і яких-небудь рефлекторних змін в організмі не викликають.

Орган нюху, як і інші органи чуття, відповідає на тривале діюче подразнення зниженням збудження, тобто явищем адаптації. Чутливість при цьому різко падає і людина перестає відчувати запах. Після недовгого перебування на чистому повітрі чутливість відновлюється.

У медичній практиці зустрічаються пацієнти з різноманітними порушеннями нюху, починаючи від зниження чутливості (*гіпо-* або *аносмія*) і закінчується різними нюховими галюцинаціями та *паросмією* – неправильне сприйняття запахів.

Смакова сенсорна система

У дорослих сенсорні смакові клітини розташовані на поверхні язика. Разом з опорними клітинами вони утворюють у епітелії його сосочків групи із 40-60 елементів – смакові бруньки (Рис. 29). Великі, оточені валиком сосочки в основі язика містять до 200 смакових бруньок кожний. У більш дрібних грибоподібних і листоподібних сосочках на передній і бокових поверхнях їх лише по декілька. Всього у дорослої людини декілька тисяч смакових бруньок. Залози, розташовані між сосочками, виділяють омиваючу смакові бруньки речовину. Чутливі до стимуляції дистальні частини рецепторних клітин утворюють мікроворсинки, які виходять у загальну камеру, яка через пору на поверхні сосочка сполучається із зовнішнім середовищем. Стимулюючі молекули, дифундуючи через цю пору, досягають смакових клітин – рецепторів.

Заміщуються смакові рецептори дуже швидко. Тривалість життя кожного становить біля 10 днів, після чого із базальної клітини формується новий рецептор. Поодинокі смакові клітини в більшості випадків реагують на речовини, які представляють різні смакові якості. Багато волокон IX пари черепно-мозкових нервів особливо сильно реагують на речовини з гірким смаком. Волокна VII пари сильно збуджуються при дії солоного, солодкого і кислого. Ці смакоспецифічні особливості різних груп аферентів забезпечують інформацію

про смакові якості. Смакові волокна VII і IX пар черепно-мозкових нервів закінчуються в довгастому мозку.

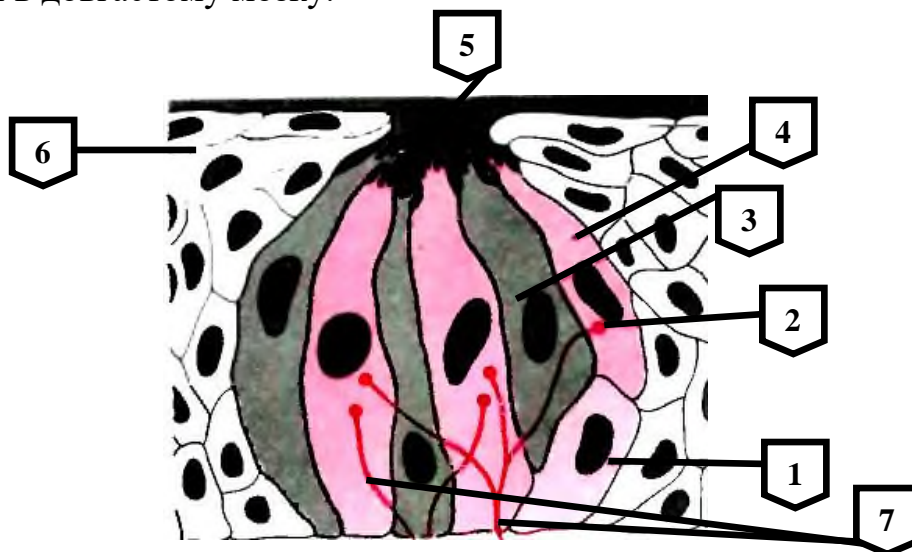


Рис. 29. Схема будови смакової бруньки:

1 – базальна клітина; 2 – синапс; 3 – опорна клітина; 4 – сенсорна клітина; 5 – поря мікробруньки; 6 – епітелій; 7 – аферентні волокна.

Людина розрізняє чотири основні смакові якості: солодке, кисле, гірке та солоне, які достатньо добре характеризуються типовими для них речовинами. Смак солодкого асоціюється головним чином із природними вуглеводами типу сахарози і глюкози, хлорид натрію – солоний, інші солі, наприклад KCl, які сприймаються як солоні та гіркі одночасно. Такі змішані відчуття характерні для багатьох природних смакових стимулів і відповідають природі їх компонентів. Наприклад, апельсин – кисло-солодкий, а грейпфрут – кисло-солодко-гіркий. У кислот смак кислий.

На поверхні язика можна виділити зони специфічної чутливості. Гіркий смак сприймається головним чином основою язика, інші смакові якості діють на його бокові поверхні і кінчик, при чому ці зони взаємоперекриваються.

Між хімічними властивостями речовини і його смаком не існує однозначної кореляції. Наприклад, не тільки цукри, але і солі свинцю солодкі, а самий солодкий смак у штучних замінників цукру типу сахарину. Більш того, сприймаюча якість речовини залежить від її концентрації. Кухонна сіль у низькій концентрації здається солодкою і стає солоною при її підвищенні. Чутливість до гірких речовин істотно вища. Тому що вони часто отруйні, ця їх особливість попереджує небезпеку, навіть якщо їх концентрація у воді або їжі дуже низька. Сильні гіркі подразники легко викликають блювоту.

Для того, щоб речовина могла діяти на смаковий рецептор, необхідно розчинити її у рідині. В звичайних умовах таким розчинником є слина. Якщо фільтрувальним папером просушити частину язика і на висушену ділянку покласти шматок цукру, то людина не буде відчувати солодкий смак до тих пір, доки шматочок цукру не буде змочений водою. Для сприйняття смакового відчуття важливе значення має температура. Гаряча і холодна їжа знижує

смакові відчуття. Це можна спостерігати в повсякденному житті. Солодкий чай, якщо він гарячий, здається позбавленим смаку; по мірі охолодження він стає все більш солодким. Відомо також, що якщо взяти у ротову порожнину шматок цукру і запити його холодною водою, то солодкого смаку майже не відчувається.

Пробу смакових якостей їжі проводять тільки при визначеній температурі. Найбільш сприятливою температурою їжі, коли смак стає особливо гострим, є 24⁰. Саме при такій температурі спеціалісти розпізнають якості і різні сорти вин і сиру на основі їх смакових якостей.

Сенсорні функції шкіри

Шкіра є великим рецептивним полем, яке сприймає три основні види подразнень: механічні (тиск, дотик, вібрація), температурні та больові. Кожен вид подразнення сприймається окремим типом нервових закінчень. Шкіра всяєна спеціальними рецепторами, подразнення яких викликає відчуття дотику та тиску. На всій шкірній поверхні є приблизно 500 000 рецепторів, які сприймають дотик і тиск. У середньому на 1 см² припадає близько 25 рецепторів. Однак ці рецептори нерівномірно розподілені по всій поверхні тіла.

Тільця Мейснера є рецепторами швидкості, тобто подразнення сприймається під час руху об'єкта. Розташовуються вони у позбавленій волоссяного покриву шкірі – на пальцях, долонях, губах. *Диски Меркеля* – рецептори, які сприймають інтенсивність (силу) тиску. *Тільця Пачіні* – це рецептори тиску та вібрації. Вони знаходяться в шкірі, сухожилках та м'язах (Рис. 30).

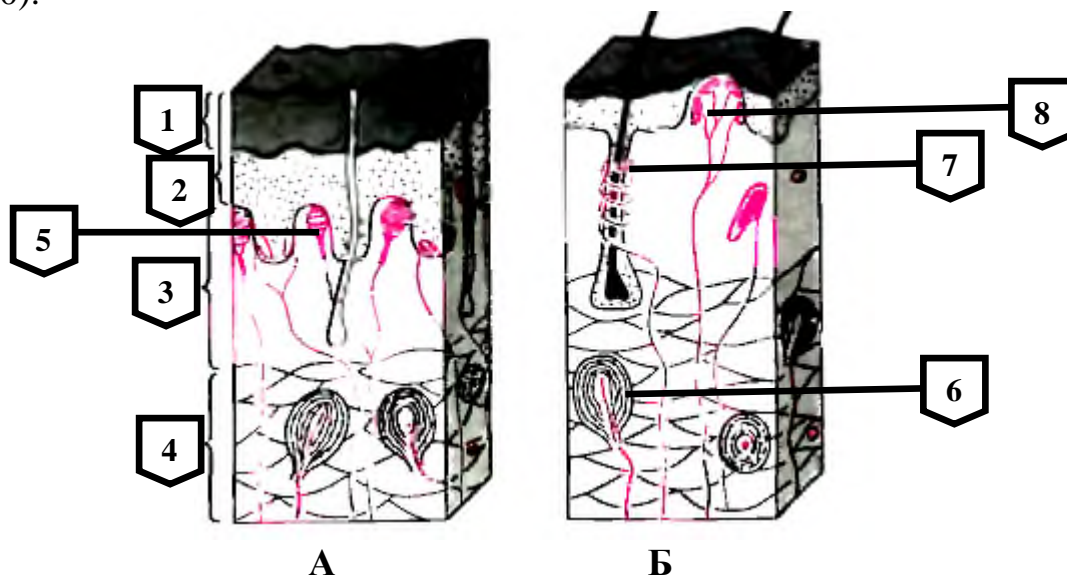


Рис. 30. Схема розташування шкірних рецепторів (Шмідт Р., 2005):

А – шкіра на якій відсутнє волосся; Б – шкіра на якій присутнє волосся; 1 – роговий шар епідермісу; 2 – ростковий шар епідермісу; 3 – власне шкіра; 4 – підшкірна клітковина; 5 – тільце Мейснера; 6 – тільце Пачіні; 7 – рецептор волоссяного фолікула; 8 – тактильне тільце.

Тактильна чутливість різко підвищена на ділянках тіла, які покриті волоссяним покривом. Це пояснюється тим, що волосся відіграє роль важеля і посилюють передачу подразнення в декілька разів. Подразнення при цьому передається нервовому сплетінню, яке знаходиться в основі волосини і оточує його. Ділянки шкіри, які найбільш чутливі до дотику і тиску, це кінчик язика та пальці, найменша чутливість виявлена на спині та шиї.

Всі вище названі утвори є закінченням дендритів мієлінових волокон, швидкість проведення збудження в яких дорівнює 30-70 м/с. Хоча у кожному нерві поряд з ними можна виявити немієлінізовані волокна. Частина їх передає сигнали від терморецепторів, інші реагують на слабкі тактильні імпульси.

Терморецепція шкіри включає два якісних типи – відчуття холоду та відчуття тепла. Відомо, що в шкірі людини є специфічні холодкові і теплові точки, в кожній із них можна викликати відчуття тільки холоду або тільки тепла. Холодових точок більше, ніж теплових.

Загальна кількість рецепторів, які сприймають тепло і холод, складає 280 000, з них 30 000 реагують на тепло, а 250 000 – на холод.

Наприклад, на 1 см² долоні 1-5 холодкових точок і тільки 0,4 теплових. Найбільша щільність цих точок виявлена в самій чутливій до температури області – на обличчі. Тут на 1 см² шкіри 16-19 холодкових точок. Теплові і холодкові рецептори знаходяться також у слизових оболонках. Слід зазначити, що холодкові рецептори знаходяться більш поверхнево в епідермісі і відразу під ним, а теплові – у верхніх і середніх шарах власне шкіри. Найбільш чутливою до змін температури є шкіра живота, причому з'ясовано, що кінцівки менш чутливі до тепла, ніж тулуб.

Під час тривалої дії температурного подразника терморецептори адаптуються. Тому, якщо охолодження відбувається повільно, обмороження тіла можна не помітити.

Тривале відчуття тепла при температурі шкіри вище 36°C тим сильніше, чим вища ця температура. При температурі біля 45°C відчуття тепла змінюється болем від гарячого. Біль від холоду виникає при температурі шкіри 17°C і нижче.

Відчуття болю сприймається спеціальними рецепторами. Ці рецептори розсіяні по всьому тілі людини. На 1 см² шкіри припадає біля 100 таких рецепторів.

Відчуття болю виникає в результаті подразнення не тільки шкіри, але і ряду внутрішніх органів. Часто єдиним сигналом, який попереджує про патологію в стані того чи іншого органу є біль. Відчуття болю супроводжується рядом змін в організмі: підвищується виділення адреналіну в кров і концентрація цукру в кров, збільшується сила і частота серцевих скорочень, згортання крові теж підвищується, затримується дихання, кров'яний тиск підвищується.

Виділяють види болю: *фізичний* і *психогенний*. Залежно від причини виникнення, *фізичний біль* поділяють на три різновиди: 1) зумовлений зовнішнім впливом; 2) зумовлений внутрішнім процесом; 3) зумовлений

ушкодженням нервової системи. *Психогенний біль* пов'язаний із психологічним станом людини, виникає з відповідним її емоційним станом.

Біль буває *соматичним* і *вісцеральним*. *Соматичний біль* буває *поверхневим* – виникає у шкірі та *глибоким* – виникає у м'язах, суглобах, кістках, сполучній тканині. У внутрішніх органах виникає *вісцеральний біль*. Він може виникати в результаті різкого розтягування органу (наприклад, кишківника, жовчного та сечового міхурів), також за умови утруднення відтоку крові (ішемія), на тлі спазмів непосмугованих м'язів.

Вестибулярна сенсорна система

Вестибулярний апарат є органом сприйняття положення і руху тіла, а також збереження рівноваги, він є однією з частин перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха. Будь-яка зміна рівноваги тіла викликає подразнення рецепторів вестибулярного апарату і як наслідок цього рефлекторне скорочення або розслаблення певних м'язових груп, які сприяють випрямленню тіла.

Рецептори вестибулярного аналізатора знаходяться в різних відділах лабіринту, розташованого в піраміді скроневої кістки. Лабіринт має кісткові і перетинчасті стінки. Порожнина між кістковими і перетинчастими стінками заповнена рідиною – *перилімфою*. Рідина, яка знаходиться в порожнині перетинчастого лабіринту, називається *ендолімфою*. Вестибулярний орган складається з двох морфологічних субодиниць – отолітового апарату і півколових каналів (передній і задній вертикальні та горизонтальний канали) (Рис. 31).

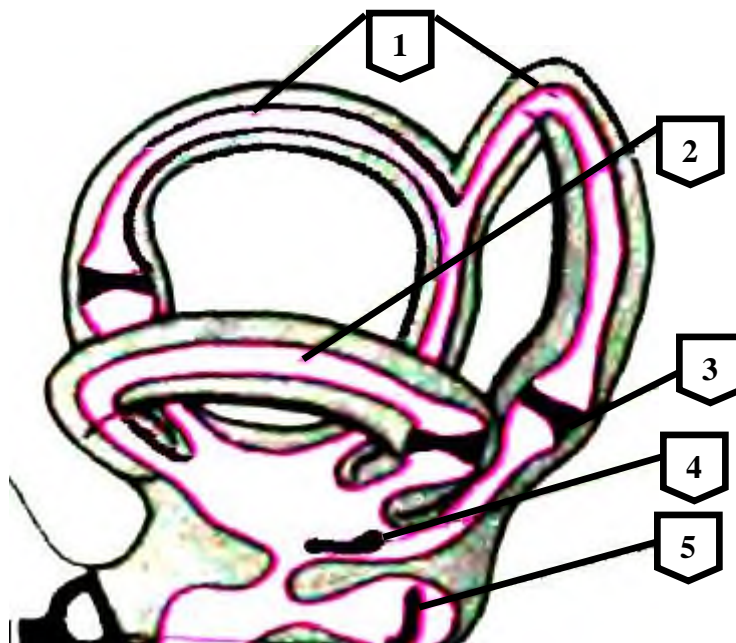


Рис. 31. Вестибулярний лабіринт:

1 – вертикальні напівколові канали; 2 – горизонтальний півколовий канал;
3 – купула; 4, 5 – макула (чутлива пляма).

В області *макул* і півколових каналів розташований сенсорний епітелій, який містить рецептори. Він вкритий желеподібною масою, утворений в

основному мукополісахаридами. В отолітовому апараті ця маса ніби подушка покриває сенсорні клітини і вміщує відкладення карбонату кальцію у формі дрібних кристалів кальциту. Завдяки наявності цих включень вона носить назву отолітової мембрани. В півколових каналах желеподібна маса більше нагадує мембранну перегородку. Ця структура – *купула* – кристалів не містить (Рис. 31).

В сенсорному епітелії і півколових каналах знаходяться два морфологічно різних типів рецепторних клітин. Вони на поверхні мають субмікроскопічні війки, тому їх називають війчасті. За допомогою електронного мікроскопа можна побачити стереоцилії – по 60-80 на кожній рецепторній клітині та кіноцилії – по одній.

Первинні аференти вестибулярного нерва закінчуються головним чином у області вестибулярних ядер довгастого мозку. Вестибулярні ядра також отримують додаткову аферентацію від шийних рецепторів. Нервові волокна, які виходять із цих ядер, пов'язані з іншими відділами ЦНС, що забезпечує рефлексі підтримання рівноваги.

Вертикальна поза і хода визначається отолітовим апаратом, тоді як півколові канали керують в основному напрямком погляду. Саме аферентація від півколових каналів разом із окоруховими механізмами забезпечує зоровий контакт з навколишнім середовищем при рухах голови. При її обертанні або нахилі очі рухаються в протилежному напрямку, тому зображення на сітківці не змінюється. Горизонтальний компенсаторний рух очей контролюється горизонтальним півколовим каналом, вертикальні – переднім вертикальним каналом, їх обертання – в основному заднім вертикальним каналом. Ще одна важлива структура ЦНС, яка бере участь у вище згаданих процесах – мозочок, в який направляються деякі первинні вестибулярні аференти.

Зміна положення тіла тягне за собою зміну положення отолітів, які лежать на рецепторах переддвер'я. Ці рецептори пов'язані з вестибулярними волокнами слухового нерва.

Рівновага підтримується рефлекторно, без принципової участі в цьому свідомості. Виділяють *статичні* та *статокінетичні рефлексі*.

Статичні рефлексі забезпечують адекватне взаєморозташування кінцівок, а також стійку орієнтацію тіла в просторі, тобто рефлексі постави. Вестибулярна аферентація надходить у даному випадку від отолітових органів. Статичний рефлекс, легко можна спостерігати у кішки завдяки вертикальній формі її зіниці, – компенсаторне обертання очного яблука при повороті голови навколо довгої осі тіла. Зіниці при цьому весь час зберігає положення, дуже близьке до вертикального. Такий рефлекс можна спостерігати в людини.

Статокінетичні рефлексі – це реакції на рухові стимули. Вони викликаються збудженням рецепторів півколових каналів і отолітових органів. Їх приклади – обертання тіла кішки під час падіння та приземлення її на чотири лапи або рухи людини, яка відновлює рівновагу після того, як спіткнулася.

Сильні подразнення вестибулярного апарату часто викликають неприємні відчуття: головокружіння, блювоту, посилене потовиділення, тахікардію та ін. В таких випадках говорять про *кінетоз* – закахування, морська хвороба. Більш

за все це результат дії комплексу незвичних для організму стимулів. У новонароджених і хворих із видаленими лабіринтами кінетоз не спостерігається.

Природним подразником вестибулярної системи є важливий компонент фізичних навантажень – рухи. Тому тренування функцій цього аналізатора має в спорті велике значення.

Під час виконання рухів у спорті, особливо пов'язаних із збереженням рівноваги, сигналізація з боку вестибулярного аналізатора забезпечує інформацію про різні переміщення тіла людини. Ця інформація, яка надходить у ЦНС, покращує програмування рухів і тим самим їх координацію.

У результаті тренування і виконання гімнастичних вправ, стрибків на батуті, у воду знижуються пороги вестибулярної чутливості. Це дозволяє визначити навіть дрібні переміщення тіла, при яких відбувається зміщення голови.

Підвищенню стійкості організму до закачування особливо сприяють фізичні навантаження, які пов'язані з різними обертаннями і швидкими поворотами (кругові рухи тулуба, обороти на перекладині, обертання на кільцях, стрибки на батуті, на лижах із трампліну та ін.). Дуже ефективні запропоновані О. І. Яроцьким вправи з швидкими рухами головою: 1) повороти голови вправо-вліво, 2) нахили голови вправо-вліво, 3) повороти голови вниз-вверх, 4) обертання голови з права на ліво і 5) обертання голови з ліва на право.

Організм погано переносить не тільки надлишок подразнення, але і відсутність подразнення вестибулярного апарату. Наприклад, у космічному польоті внаслідок відсутності сили тяжіння вестибулярний апарат не подразнюється. Якщо немає відповідного тренування, це призводить до розладу нормального протікання фізіологічних функцій і різкому погіршенню самопочуття.

Глухонімі, у яких зазвичай буває уражений і вестибулярний апарат, при пірнанні втрачають орієнтацію в просторі, і деякі з них, не зумівши визначити положення тіла, не можуть впливати і часто гинуть.

Рухова сенсорна система

Рухова сенсорна система пов'язана з діяльністю різних ланок рухового апарату. При збереженні якого-небудь положення тіла і при рухах цей аналізатор здійснює зворотні зв'язки, інформуючи ЦНС про ступінь скорочення м'язів, а також про натяг сухожилків і зв'язок, про положення суглобів.

Імпульсація, яка надходить через руховий аналізатор, необхідна також для підтримки тону м'язів. При перериві чутливих шляхів рухової сенсорної системи у відповідних м'язах зникає тонус. Під час рухів відсутність зворотних зв'язків через рухову сенсорну систему різко порушує координацію рухів.

Механорецептори рухової сенсорної системи розташовані у м'язах, сухожилках і суглобово-зв'язковому апараті. Пропріорецептори поділяються на основні три типи. *Перший тип – тільки Гольджі*. Вони складають прості розгалуження закінчень аферентного нерва, вільно лежачі або обплітають

сухожильні і частково м'язові волокна. *Другий тип – тільця Паччіні.* Вони розташовані у фасціях, суглобах і сухожилках. *Третій тип –* представлений більш складними, покритими капсулою утвореннями довгастої форми – *особливими м'язовими веретенами.* Це інтрафузальні волокна, які відрізняються від звичайних – екстрафузальних волокон – менш вираженою поперечною смугастістю.

Рецептори першого і другого типів збуджуються при скороченні м'яза, рецептори третього типу – переважно при розслабленні. Таким чином, потік аферентних імпульсів поступає в ЦНС при будь-якому положенні м'яза, тобто зворотні зв'язки безперервно сигналізують про стан рухового апарату.

Явище адаптації у волокнах рухового апарату виражені дуже слабо. Це має важливе біологічне значення, оскільки ряд м'язів безперервно працює на протязі багатьох десятків хвилин і навіть годин. Якщо би руховий аналізатор швидко адаптувався, то зниження порогів чутливості порушило б нормальне здійснення зворотних зв'язків і координацію рухів.

Чутливість рецепторів у веретенах регулюється ЦНС. До м'язів підходять два види аферентних нервових волокон: *альфа-волокна – 70 % і гама-волокна – 30 %.* Через перші надходять ті імпульси, які викликають скорочення м'яза. Другі не викликають загального м'язового скорочення. Вони скорочують тільки інтрафузальні м'язові веретена, пригнічуючи збудження рецепторів рухового аналізатора.

Збудження, яке виникає в рецепторах рухової сенсорної системи, іде по волокнах перших нейронів пропріоцептивної чутливості (розташованих у спинальних гангліях) до других нейронів у довгастому мозку. Треті нейрони знаходяться в зорових горбах. У вищому відділі ЦНС – в передній центральній закрутці кори півкуль головного мозку – локалізуються четверті нейрони рухового аналізатора.

М'язова діяльність є одним із важливих стимуляторів функцій вегетативних органів. Під час м'язової роботи посилюються функції серцево-судинної, дихальної, видільної та інших систем. Після її закінчення підвищується потреба в їжі та посилюється діяльність органів травної системи. Таким чином, імпульсація, яка надходить у ЦНС через рухову сенсорну систему, впливає на роботу різних вегетативних органів.

ЦНС відіграє неабияку роль у регуляції рухових функцій організму. Спинний мозок забезпечує можливість різноманітних рухів, від діяльності заднього та середнього мозку залежить підтримання пози тіла, а перерозподіл тону м'язів залежить від інформації, яка надходить від рецепторів вестибулярного апарату. Проміжний мозок забезпечує рухові функції потрібною кількістю поживних речовин, виводить метаболіти. Мозочок взаємодіє з усіма рівнями регуляції рухових функцій, координуючи та узгоджуючи їх впливи.

Особливістю рухової діяльності людини є здатність до стояння. Ця особливість можлива за рахунок рівноваги. Ходьба є наслідком координованої діяльності скелетних м'язів опорно-рухового апарату. Крок людини складається з двох фрагментів – опору і перенесення. Тіло людини під час

ходьби по черговому опирається то на праву ногу, то на ліву. Кожна нога перебуває і у фазі опору, і у перенесенні. Наприклад, доки права – опорна нога підтримує тіло, ліва переноситься вперед. Коли занесена вперед нога торкається п'яткою опори, права ще не відірвана від опори і тулуб певний проміжок часу опирається на обидві ноги. Згодом, маса тіла переноситься на передню, тобто ліву ногу, яка стає опорною (Рис. 32).

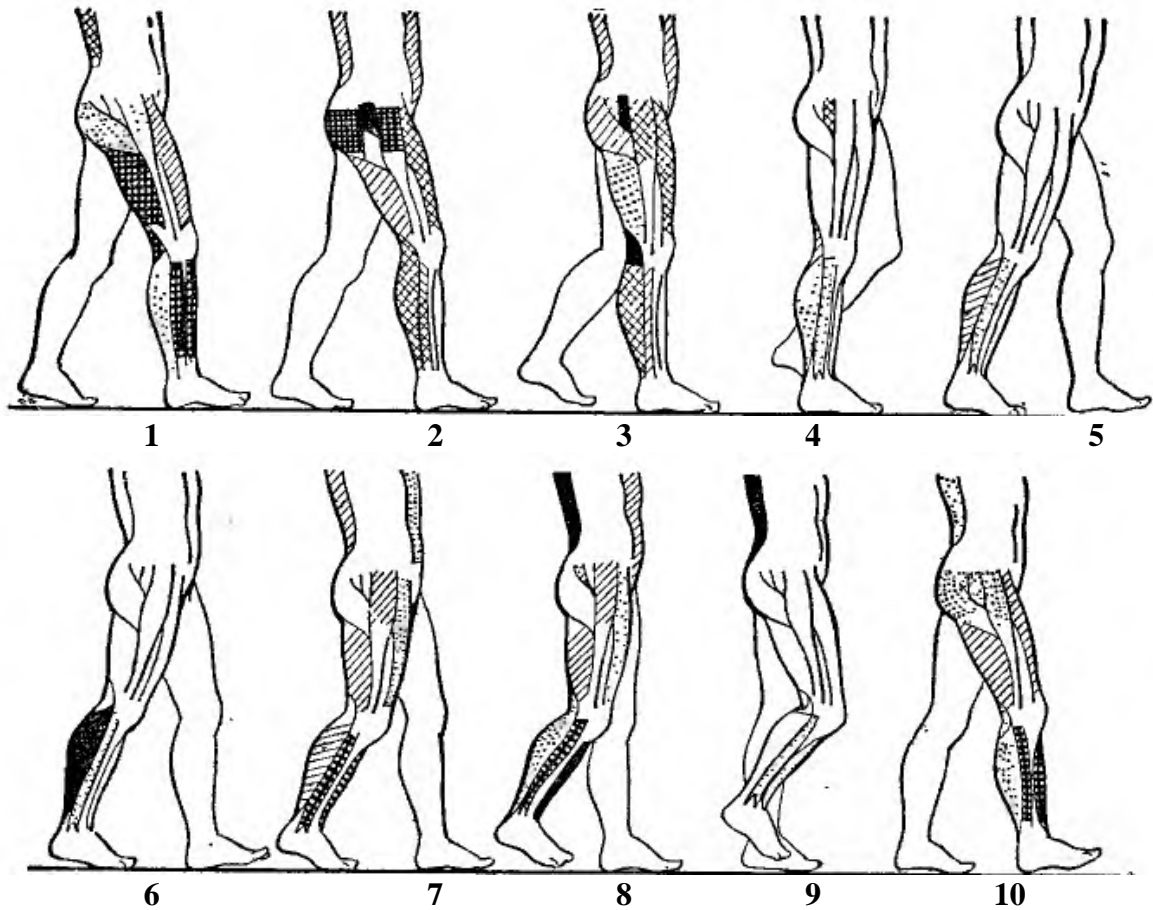


Рис. 32. Послідовне положення ніг при ходьбі (Гурфінкель В. С., 1970)
(інтенсивність штриховки м'язів відповідає силі їх скорочень):

1, 2 – двоопорний період першого кроку; 3-5 – 8-10 – одноопорні періоди;
 6, 7 – двоопорний період другого кроку.

Слід зазначити, що під час ходьби беруть участь і верхні кінцівки, тільки вони здійснюють рухи в протилежному напрямку.

ТЕСТОВИЙ КОНТРОЛЬ ЗНАНЬ

З вибором однієї правильної відповіді

1. Наука, що вивчає закономірності функціонування живих організмів, їхніх окремих систем, органів, тканин і клітин – це:
 - а) фізіологія;
 - б) анатомія;
 - в) біологія;
 - г) ботаніка;
 - д) зоологія.
2. Який з перелічених видів експерименту є короткотривалим від кількох годин до 1-2 діб:
 - а) гострий експеримент;
 - б) хронічний експеримент;
 - в) тривалий експеримент;
 - г) хронологічний експеримент;
 - д) немає правильної відповіді.
3. Який з перелічених видів експерименту триває впродовж тижнів, місяців навіть років:
 - а) гострий експеримент;
 - б) хронічний експеримент;
 - в) тривалий експеримент;
 - г) хронологічний експеримент;
 - д) немає правильної відповіді.
4. Вперше в історії фізіології описав судинозвужувальну функцію симпатичних нервів:
 - а) Вальтер О. П.;
 - б) Чаговець В. Ю.;
 - в) Динилевський В. Я.;
 - г) Веріго Б. Ф.;
 - д) Мечніков І. І.
5. Вперше в світі зробив спробу з'ясувати механізми виникнення електричних потенціалів у живих тканинах:
 - а) Вальтер О. П.;
 - б) Чаговець В. Ю.;
 - в) Динилевський В. Я.;
 - г) Веріго Б. Ф.;
 - д) Мечніков І. І.
6. Встановив наявність електричної активності кори головного мозку:
 - а) Вальтер О. П.;
 - б) Чаговець В. Ю.;
 - в) Динилевський В. Я.;
 - г) Веріго Б. Ф.;
 - д) Мечніков І. І.
7. Виявив вплив кисню на здатність крові зв'язувати вуглекислий газ:
 - а) Вальтер О. П.;
 - б) Чаговець В. Ю.;
 - в) Динилевський В. Я.;
 - г) Веріго Б. Ф.;
 - д) Мечніков І. І.
8. Автор фагоцитарної теорії імунітету:
 - а) Вальтер О. П.;
 - б) Чаговець В. Ю.;
 - в) Динилевський В. Я.;
 - г) Веріго Б. Ф.;
 - д) Мечніков І. І.
9. Здатність організму під впливом подразнення переходити від стану фізіологічного спокою до стану активності – це:
 - а) збудження;
 - б) гальмування;
 - в) анабіоз;
 - г) подразливість;
 - д) подразнення.
10. Мінімальна сила подразнення, під впливом якої виникає специфічна реакція, називають:
 - а) пороговою;
 - б) максимальною;
 - в) субмаксимальною;
 - г) понадмаксимальною;
 - д) немає правильної відповіді.
11. Силу подразнення, що викликає найбільшу реакцію живої системи, називають:
 - а) пороговою;
 - б) максимальною;
 - в) субмаксимальною;
 - г) понадмаксимальною;
 - д) немає правильної відповіді.
12. У відповідь на один нервовий імпульс відбувається швидке скорочення, за яким настає швидке розслаблення м'яза – це:
 - а) поодинокі скорочення;
 - б) тетанічне скорочення;
 - в) латентний період;
 - г) тонічне скорочення;
 - д) несум.

13. Час від нанесення подразнення до початку скорочення – це:

- а) поодинокі скорочення;
- б) тетанічне скорочення;
- в) латентний період;
- г) тонічне скорочення;
- д) песимум.

14. За ритмічного подразнення м'яза, коли хвилі скорочення накладаються одна на одну, розвивається тривале скорочення м'яза, яке називають:

- а) поодинокі скорочення;
- б) тетанічне скорочення;
- в) латентний період;
- г) тонічне скорочення;
- д) песимум.

15. Виникає за такої частоти імпульсації, коли кожний наступний імпульс надходить у період розслаблення м'яза:

- а) суперпозиція;
- б) зубчастий тетанус;
- в) повний тетанус;
- г) песимум;
- д) латентний період.

16. Відбувається, коли нова хвиля скорочення починається на максимальній амплітуді попереднього скорочення:

- а) суперпозиція;
- б) зубчастий тетанус;
- в) повний тетанус;
- г) песимум;
- д) латентний період.

17. Тривале скорочення м'яза, яке відбувається з незначними енергетичними витратами і дуже повільним розвитком втоми:

- а) поодинокі скорочення;
- б) тетанічне скорочення;
- в) латентний період;
- г) тонічне скорочення;
- д) песимум.

18. Запис електричної активності функціонуючого м'яза:

- а) електроміографія;
- б) електроенцефалографія;
- в) кардіографія;
- г) фонокардіографія;
- д) енцефалографія.

19. Яку назву носить індукційна котушка для подразнення струмом:

- а) Шлейдена – Шванна;
- б) Будюа – Реймона;

в) Веріго – Щелкова;

г) Дюбуа – Реймона;

д) немає правильної відповіді.

20. Структурно-функціональною одиницею м'яза є:

- а) м'язове волокно;
- б) міобласти;
- в) сарколема;
- г) саркоплазма;
- д) саркоплазматичний матрикс.

21. Первинні м'язові клітини – це:

- а) м'язове волокно;
- б) міобласти;
- в) сарколема;
- г) саркоплазма;
- д) саркоплазматичний матрикс.

22. Зовні м'язове волокно вкрите:

- а) сарколемою;
- б) саркоплазматичним матриксом;
- в) міофібрилами;
- г) міоглобіном;
- д) міофіламентами.

23. Знижується скоротлива здатність м'язів:

- а) міастенія;
- б) міотонія;
- в) м'язова дистрофія;
- г) астенія;
- д) неврастенія.

24. Неконтрольовані сильні м'язові скорочення:

- а) міастенія;
- б) міотонія;
- в) м'язова дистрофія;
- г) астенія;
- д) неврастенія.

25. Дегенеративні зміни в м'язових волокнах:

- а) міастенія;
- б) міотонія;
- в) м'язова дистрофія;
- г) астенія;
- д) неврастенія.

26. Складається з саркоплазматичного матриксу і агранулярної ендоплазматичної сітки:

- а) м'язове волокно;
- б) міобласти;
- в) сарколема;
- г) саркоплазма;
- д) саркоплазматичний матрикс.

27. Рідина, в якій містяться скоротливі елементи м'язового волокна – міофібрили:

- а) *актин*;
 б) *міобласти*;
 в) *сарколема*;
 г) *саркоплазма*;
 д) *саркоплазматичний матрикс*.
28. Міофібрили містяться в:
 а) *актині*;
 б) *міобластах*;
 в) *сарколемі*;
 г) *саркоплазмі*;
 д) *саркоплазматичному матриксі*.
29. Міоглобін міститься в:
 а) *актині*;
 б) *міобластах*;
 в) *сарколемі*;
 г) *саркоплазмі*;
 д) *саркоплазматичному матриксі*.
30. Товсті міофіламенти – це:
 а) *міозин*;
 б) *актин*;
 в) *міобласти*;
 г) *саркомера*;
 д) *міомер*.
31. Тонкі міофіламенти – це:
 а) *міозин*;
 б) *актин*;
 в) *міобласти*;
 г) *саркомера*;
 д) *міомер*.
32. Тонкий міофіламент у центральній частині перетинається з:
 а) *телофрагмою*;
 б) *міомером*;
 в) *міоцитом*;
 г) *саркомером*;
 д) *міофібрилою*.
33. Ділянка міофібрили, розміщена між двома телофрагмами, називається:
 а) *міомером*;
 б) *актином*;
 в) *міозином*;
 г) *міоглобіном*;
 д) *міобластами*.
34. Вкажіть типи м'язових волокон людини:
 а) *покривні, посмуговані*;
 б) *посмуговані, гладенькі*;
 в) *покривні, непосмуговані*;
 г) *опорні, покривні*;
 д) *гладенькі, опорні*.
35. Реакція організму на дію подразників зовнішнього чи внутрішнього середовища, яка здійснюється через нервову систему:
 а) *рефлекс*;
 б) *сприйняття*;
 в) *дія*;
 г) *збудження*;
 д) *гальмування*.
36. Складна сукупність нейронів, необхідних для здійснення рефлекторного акту або регуляції певної функції організму:
 а) *нервовий центр*;
 б) *нервовий ганглій*;
 в) *нейрон*;
 г) *нервовий орган*;
 д) *базальні ядра*.
37. Активний фізіологічний процес, яким нервові клітини відповідають на зовнішню дію:
 а) *збудження*;
 б) *гальмування*;
 в) *рефлекс*;
 г) *рецептор*;
 д) *рефлекторна дуга*.
38. Активний нервовий процес, який призводить до зменшення чи припинення збудження в локальній ділянці нервової тканини:
 а) *збудження*;
 б) *гальмування*;
 в) *рефлекс*;
 г) *рецептор*;
 д) *рефлекторна дуга*.
39. Процес, коли збудження від кількох аферентних нейронів спрямовується на один ефекторний:
 а) *конвергенція*;
 б) *дивергенція*;
 в) *оклюзія*;
 г) *іrrадіація*;
 д) *лабільність*.
40. Часткове перекривання збудження, що виявляється зменшенням рефлекторної реакції у разі надмірного аферентного збудження:
 а) *конвергенція*;
 б) *дивергенція*;
 в) *оклюзія*;
 г) *іrrадіація*;
 д) *лабільність*.

41. Природжена видова реакція організму, яка здійснюється через нервову систему у відповідь на дію адекватного подразника:

- а) умовний рефлекс;*
- б) безумовний рефлекс;*
- в) інстинкт;*
- г) безумовний подразник;*
- д) умовний подразник.*

42. Сукупність стереотипних видоспецифічних рухових актів і складних форм поведінки, які здійснюються на фоні високої збудливості нервових центрів:

- а) умовний рефлекс;*
- б) безумовний рефлекс;*
- в) інстинкт;*
- г) безумовний подразник;*
- д) умовний подразник.*

43. Набута протягом індивідуального життя реакція організму, що здійснюється завдяки утворенню у вищих відділах ЦНС тимчасових змінних рефлекторних шляхів у відповідь на дію сигнального подразника:

- а) умовний рефлекс;*
- б) безумовний рефлекс;*
- в) інстинкт;*
- г) безумовний подразник;*
- д) умовний подразник.*

44. Подразник, що спричинює здійснення безумовного рефлексу:

- а) умовний рефлекс;*
- б) безумовний рефлекс;*
- в) інстинкт;*
- г) безумовний подразник;*
- д) умовний подразник.*

45. Будь-який індіферентний подразник, який після кількаразового поєднання з безумовним набуває сигнального значення:

- а) умовний рефлекс;*
- б) безумовний рефлекс;*
- в) інстинкт;*
- г) безумовний подразник;*
- д) умовний подразник.*

46. До вегетативних умовних рефлексів належать рефлекси:

- а) серцево-судинні;*
- б) захисні;*
- в) харчодобувні;*
- г) складні поведінкові реакції;*
- д) немає правильної відповіді.*

47. До вегетативних умовних рефлексів належать рефлекси:

- а) статеві;*
- б) захисні;*
- в) харчодобувні;*
- г) складні поведінкові реакції;*
- д) немає правильної відповіді.*

48. До соматорухових умовних рефлексів належать рефлекси:

- а) захисні;*
- б) харчові;*
- в) серцево-судинні;*
- г) видільні;*
- д) статеві.*

49. До соматорухових умовних рефлексів належать рефлекси:

- а) складні поведінкові реакції;*
- б) харчові;*
- в) серцево-судинні;*
- г) видільні;*
- д) статеві.*

50. Здатність нервової системи зберігати у закодованому вигляді інформацію, яка за певних умов може бути розкодована, тобто відтворена:

- а) пам'ять;*
- б) увага;*
- в) сприйняття;*
- г) мислення;*
- д) свідомість.*

51. Тимчасове збереження інформації, за тривалістю вона є короточасною пам'яттю:

- а) первинна пам'ять;*
- б) вторинна пам'ять;*
- в) третинна пам'ять;*
- г) образна пам'ять;*
- д) емоційна пам'ять.*

52. Вона реалізується за допомогою утворення зв'язків між окремими елементами, тобто шляхом формування асоціацій:

- а) первинна пам'ять;*
- б) вторинна пам'ять;*
- в) третинна пам'ять;*
- г) образна пам'ять;*
- д) емоційна пам'ять.*

53. Забезпечує тривале зберігання інформації першочергової ваги – персональних даних, навичок читання й писання:

- а) *первинна пам'ять;*
 - б) *вторинна пам'ять;*
 - в) *третинна пам'ять;*
 - г) *образна пам'ять;*
 - д) *емоційна пам'ять.*
54. Вона є природженою властивістю нервової системи, що лежить в основі процесу навчання:
- а) *первинна пам'ять;*
 - б) *вторинна пам'ять;*
 - в) *третинна пам'ять;*
 - г) *образна пам'ять;*
 - д) *емоційна пам'ять.*
55. Здатність організму відтворювати пережитий раніше емоційний стан разом з елементами ситуації, що його викликала:
- а) *первинна пам'ять;*
 - б) *вторинна пам'ять;*
 - в) *третинна пам'ять;*
 - г) *образна пам'ять;*
 - д) *емоційна пам'ять.*
56. Одна з форм відображення мозком об'єктивної дійсності, коли домінує суб'єктивний характер психічного процесу:
- а) *емоції;*
 - б) *увага;*
 - в) *сприйняття;*
 - г) *мислення;*
 - д) *свідомість.*
57. Оборотної функціональної розлад вищої нервової діяльності, зумовлений неузгодженням кірково-підкіркових чи міжпівкульних взаємодій:
- а) *невроз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
58. Виявляється насамперед підвищеною збудливістю і втомлюваністю:
- а) *невроз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
59. Спостерігається у вигляді нав'язливих згадувань про сумні, неприємні події, пов'язані з соромом:
- а) *невроз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
- г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
60. Характерне переважання функції підкіркових структур і загальна слабкість кори, що виявляється підвищеною чутливістю щодо зовнішніх подразнень:
- а) *невроз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
61. Викликається хворобливим переважанням, що виявляється беземоційним сприйманням зовнішніх подразнень:
- а) *невроз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
62. Глибоке порушення свідомості й різкі зміни поведінки, які виявляються розладами пізнавальної, емоційної та вольової діяльності:
- а) *психоз;*
 - б) *неврастенія;*
 - в) *невроз нав'язливих станів;*
 - г) *істерія;*
 - д) *психастенія.*
63. Тривалість у людини коливається до кількох тижнів і не залежить від навколишньої обстановки:
- а) *сноходіння;*
 - б) *гіперсомнія;*
 - в) *гіпосомнія;*
 - г) *летаргія;*
 - д) *істерична гіперсомнія.*
64. Сон, під час якого на фоні повної м'язової нерухомості зберігаються до певної міри психічна активність, зір, слух:
- а) *сноходіння;*
 - б) *гіперсомнія;*
 - в) *гіпосомнія;*
 - г) *летаргія;*
 - д) *істерична гіперсомнія.*
65. Розвивається у людей з підвищеною здатністю до навіювання, яскравим емоційним життям або виникає в небезпечних чи критичних ситуаціях:
- а) *сноходіння;*
 - б) *гіперсомнія;*
 - в) *гіпосомнія;*
 - г) *летаргія;*

- д) істерична гіперсомнія.
66. Виникає внаслідок порушення системи висхідної неспецифічної активізації мозку:
- а) сноходіння;
 - б) гіперсомнія;
 - в) гіпосомнія;
 - г) летаргія;
 - д) істерична гіперсомнія.
67. Пригнічення рефлекторної діяльності центрів спинного мозку, в результаті перерізування спинного мозку – це:
- а) спінальний шок;
 - б) спинний шок;
 - в) нервовий шок;
 - г) рефлекторний шок;
 - д) рефлексогенний шок.
68. Кінцеві спеціалізовані нервові, нейроепітеліальні або епітеліальні утвори, призначені для трансформації енергії різних подразнень на специфічну активність нервової системи:
- а) рецептори;
 - б) нервові клітини;
 - в) органи чуття;
 - г) сенсорні системи;
 - д) аналізатори.
69. Комплекс рецепторів з іншими неререцепторними клітинами чи тканинами, що виконують допоміжні функції, які сприймають подразнення певного виду:
- а) рецептори;
 - б) нервові клітини;
 - в) органи чуття;
 - г) сенсорні системи;
 - д) аналізатори.
70. Анатомо-фізіологічний утвір, до якого входять певні структури центральної нервової системи, рецепторний апарат і провідні нервові шляхи, який сприймає, передає інформацію і створює специфічне відчуття:
- а) рецептори;
 - б) нервові клітини;
 - в) органи чуття;
 - г) сенсорні системи;
 - д) чуттєва клітина.
71. До екстерорецепторів належать:
- а) органи зору;
 - б) барорецептори кровоносних судин;
 - в) рецептори розтягання легень;
 - г) тканинні хеморецептори;
 - д) пропріорецептори м'язів.
72. До екстерорецепторів належать:
- а) органи слуху;
 - б) барорецептори вен;
 - в) рецептори легень;
 - г) тканинні рецептори;
 - д) пропріорецептори.
73. До екстерорецепторів належать:
- а) орган смаку;
 - б) барорецептори артерій;
 - в) рецептори розтягання легень;
 - г) тканинні хеморецептори;
 - д) пропріорецептори сухожилків.
74. До інтерорецепторів належать:
- а) органи слуху;
 - б) орган смаку;
 - в) органи зору;
 - г) органи нюху;
 - д) барорецептори кровоносних судин.
75. До інтерорецепторів належать:
- а) органи слуху;
 - б) орган смаку;
 - в) органи зору;
 - г) органи нюху;
 - д) рецептори розтягання легень.
76. До інтерорецепторів належать:
- а) органи слуху;
 - б) орган смаку;
 - в) органи зору;
 - г) органи нюху;
 - д) тканинні хеморецептори.
77. До інтерорецепторів належать:
- а) органи слуху;
 - б) орган смаку;
 - в) органи зору;
 - г) органи нюху;
 - д) пропріорецептори м'язів.
78. До контактних рецепторів належать рецептори:
- а) смакові;
 - б) слухові;
 - в) зорові;
 - г) нюхові;
 - д) дотикові.
79. До контактних рецепторів належать рецептори:
- а) дотикові;
 - б) слухові;
 - в) зорові;
 - г) нюхові;
 - д) дотикові.

80. Пристосування рецептора до сили подразнення називають його:

- а) адаптацією;
- б) акомодациєю;
- в) астигматизмом;
- г) аберацією;
- д) патологією.

81. Короткозорість – це:

- а) міопія;
- б) акомодация;
- в) астигматизм;
- г) аберація;
- д) патологія.

82. Далекозорість – це:

- а) гіперметропія;
- б) акомодация;
- в) астигматизм;
- г) аберація;
- д) патологія.

83. Колбочки і палички – це рецептори:

- а) зору;
- б) нюху;
- в) слуху;
- г) смаку;
- д) дотику.

84. Колбочки і палички розміщуються на:

- а) сітківці;
- б) зоровому нерві;
- в) кришталіку;
- г) зіниці;
- д) склері.

85. Якщо в сітківці бракує колбочкових пігментів, а функціонують лише паличкові фоторецептори, розрізнення кольорів неможливе і це захворювання називається:

- а) паличкова монохроматія;
- б) колбочкова монохроматія;
- в) фотофобія;
- г) «куряча» сліпота;
- д) дихроматія.

86. Є лише один колбочковий пігмент:

- а) паличкова монохроматія;
- б) колбочкова монохроматія;
- в) фотофобія;
- г) «куряча» сліпота;
- д) дихроматія.

87. Порушення світлової адаптації при фотопічному освітленні, внаслідок чого при яскравому світлі такі люди погано розрізняють форми предметів:

- а) паличкова монохроматія;
- б) колбочкова монохроматія;

в) фотофобія;

г) «куряча» сліпота;

д) дихроматія.

88. Нормально сприймаються кольори, але значно знижена здатність до темної адаптації:

- а) паличкова монохроматія;
- б) колбочкова монохроматія;
- в) фотофобія;
- г) «куряча» сліпота;
- д) дихроматія.

89. Якщо випадає тільки один колбочковий пігмент, то розрізнення кольорів можливе, хоча й обмежене:

- а) паличкова монохроматія;
- б) колбочкова монохроматія;
- в) фотофобія;
- г) «куряча» сліпота;
- д) дихроматія.

90. Хворі не сприймають червоного кольору, а синьо-блакитне проміння їм видається безбарвним:

- а) протанопія;
- б) дейтеронопія;
- в) тританопія;
- г) міопія;
- д) гіперметропія.

91. Хворі не відрізняють зелений колір від червоного і блакитного:

- а) протанопія;
- б) дейтеронопія;
- в) тританопія;
- г) міопія;
- д) гіперметропія.

92. Хворі не бачать синього і фіолетового кольорів:

- а) протанопія;
- б) дейтеронопія;
- в) тританопія;
- г) міопія;
- д) гіперметропія.

93. Здатність ока розрізняти найменшу відстань між двома точками:

- а) гострота зору;
- б) бінокулярний зір;
- в) поле зору;
- г) глибина простору;
- д) монокулярний зір.

94. Бачення обома очима – це:

- а) гострота зору;
- б) бінокулярний зір;
- в) поле зору;

- г) глибина простору;
 д) монокулярний зір.
95. Простір, що сприймається оком за фіксації зору на одну точку:
 а) гострота зору;
 б) бінокулярний зір;
 в) поле зору;
 г) глибина простору;
 д) монокулярний зір.
96. Є звукосприймальним рецепторним апаратом слухового аналізатора:
 а) вушина раковина;
 б) слуховий хід;
 в) барабанна перетинка;
 г) слухові кісточки;
 д) кортіїв орган.
97. Мінімальна сила звуку, який чує людина у 50% випадків його подачі:
 а) абсолютна слухова чутливість;
 б) абсолютний слух;
 в) фізіологічна гучність;
- г) фон;
 д) бінауральний слух.
98. Суб'єктивно сприйнята сила звуку, яка виражається у фонах:
 а) абсолютна слухова чутливість;
 б) абсолютний слух;
 в) фізіологічна гучність;
 г) фон;
 д) бінауральний слух.
99. Корінь язика сприймає смак:
 а) солодкий;
 б) кислий;
 в) солоний;
 г) гіркий;
 д) гострий.
100. Кінчик язика сприймає смак:
 а) солодкий;
 б) кислий;
 в) солоний;
 г) гіркий;
 д) гострий.

На встановлення правильної послідовності

- Назвіть послідовно сили подразнення починаючи від найменшої і закінчуючи найбільшою:
 А. Субмаксимальна
 Б. Порогова
 В. Понадмаксимальна
 Г. Максимальна
- Назвіть послідовно нерви згідно їх порядкового номеру:
 А. Зоровий
 Б. Нюховий
 В. Блоковий
 Г. Окоруховий
- Назвіть послідовно нерви згідно їх порядкового номеру:
 А. Відвідний
 Б. Трійчастий
 В. Присінково-завитковий
 Г. Лицевий
- Назвіть послідовно нерви згідно їх порядкового номеру:
 А. Язикоглотковий
 Б. Додатковий
 В. Блукаючий
 Г. Під'язиковий
- Назвіть послідовно клітинні шари нюхових рецепторів:
 А. Волокна нюхового нерва – аксони нюхових нейронів
 Б. Клубочки нюхових рецепторів
 В. Зернисті нейрони
 Г. Пучкові нейрони

6. Назвіть правильну послідовність щодо синтезу медіатора:
- Транспорт медіатора по аксону
 - Синтез медіатора в тілі нейрона
 - Надходження медіатору до кінцевих цибулин синапсу
 - Накопичення медіатора в цибулинах синапсу
7. Назвіть правильну послідовність щодо механізму дії медіатора в синапсі:
- Руйнування пухирців в передсинаптичній частині синапсу
 - Виділення в синаптичну щілину синапсу медіатора
 - Дифундування медіатора до післясинаптичної частини
 - Збудження нерва
8. Назвіть правильну послідовність розвитку післясинаптичного гальмування:
- Виникнення гіперполяризації післясинаптичної перетинки
 - Потенціал дії закінчення аксона викликає виділення медіатора, який активує калієві канали
 - Пригнічення діяльності натрієвих каналів
 - Розвиток гальмівного післясинаптичного потенціалу
9. Назвіть правильну послідовність принципу дивергенції:
- Збудження розповсюджується на вставні нейрони
 - Збудження по аферентних волокнах доходить до різних нейронів спинного мозку
 - Збудження розповсюджується на стовбур головного мозку
 - Збудження розповсюджується на кору головного мозку
10. Назвіть правильну послідовність дії рецепції:
- Генерація рецепторного потенціалу
 - Виникнення іонного струму
 - Проникність синаптичної перетинки для іонів
 - Вбудовування рецепторних білків

На встановлення відповідності

1. Встановіть відповідність між визначенням та поняттям:
- | | |
|---------------------|--|
| А. Рефлекс | 1) шлях, який проходить збудження |
| Б. Рефлекторна дуга | 2) реакція-відповідь організму на подразнення |
| В. Рецептор | 3) сприймає подразнення |
| Г. Нервовий центр | 4) є головним елементом функціональної організації |
2. Встановіть відповідність між визначенням та поняттям:
- | | |
|----------------|--|
| А. Гіподинамія | 1) втрата тону, яка змінюється неправильним його розподіленням |
| Б. Атаксія | 2) хитання тіла внаслідок втрати змоги тонко координувати тонус м'язів |
| В. Астазія | 3) невідповідність сили скорочення м'язів рухам |
| Г. Атонія | 4) малорухомий спосіб життя |
3. Встановіть відповідність між сенсорною системою та її рецептором:
- | | |
|----------------|-----------------------|
| А. Орган зору | 1) колбочки і палички |
| Б. Орган слуху | 2) пропріорецептори |

В. Руховий апарат
Г. Орган смаку

3) завитка
4) сосочки язика

4. Встановіть відповідність між визначенням і поняттям:

А. Увага

1) яскраво виражене особисте ставлення людини до навколишнього середовища і до себе

Б. Мотивація

2) фізіологічний стан, який виникає в разі необхідності задовольнити потреби організму

В. Емоції

3) стан активної бадьорості, який характеризується готовністю виділити з багатьох подій найважливіше

Г. Пам'ять

4) здатність мозку сприймати і зберігати інформацію

5. Встановіть відповідність між структурами м'яза:

А. Міобласти

1) оболонка м'язового волокна

Б. Сарколема

2) рідина в яку занурені міофібрили

В. Саркоплазматичний матрикс

3) тонкий скоротливий білок

Г. Актин

4) первинні м'язові клітини

6. Встановіть відповідність між типами м'язового скорочення:

А. Поодинокі скорочення

1) м'яз при скороченні долає опір

Б. Концентричне скорочення

2) кожний наступний імпульс надходить у момент, коли ще не закінчилася хвиля попереднього скорочення

В. Зубчастий тетанус

3) у відповідь на один імпульс відбувається одне скорочення

Г. Повний тетанус

4) нова хвиля скорочення починається на початку розслаблення

7. Встановіть відповідність між діяльністю вчених:

А. О. П. Вальтер

1) з'ясував механізми виникнення електричних потенціалів

Б. В. Ю. Чаговець

2) дослідив газообмін у м'язах

В. І. П. Щелков

3) встановив наявність електричної активності кори головного мозку

Г. В. Я. Данилевський

4) описав судинозвужувальну функцію симпатичних нервів

8. Встановіть відповідність між діяльністю вчених:

А. Б. Ф. Веріго

1) вивчав рефлекси головного мозку

Б. І. І. Мечніков

2) автор фагоцитарної теорії імунітету

В. І. М. Сеченов

3) виявив вплив кисню на здатність крові зв'язувати вуглекислий газ

Г. М. Є. Введенський

4) вивчав збудження

9. Встановіть відповідність між типами вищої нервової діяльності:

А. Жвавий тип

1) флегматик

Б. Спокійний тип

2) холерик

В. Нестримний тип

3) сангвінік

Г. Слабкий тип

4) меланхолік

10. Встановіть відповідність між розподіленням води в організмі:

А. Жирова клітковина

1) 20 %

Б. Кістки

2) 30 %

В. М'язи

3) 75 %

Г. Печінка

4) 70 %

ВІДПОВІДІ ДО ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ

З вибором однієї правильної відповіді

1 – а, 2 – а, 3 – б, 4 – а, 5 – б, 6 – в, 7 – г, 8 – д, 9 – г, 10 – а, 11 – б, 12 – а, 13 – в, 14 – б, 15 – б, 16 – в, 17 – г, 18 – а, 19 – г, 20 – а, 21 – б, 22 – а, 23 – а, 24 – б, 25 – в, 26 – г, 27 – д, 28 – д, 29 – д, 30 – а, 31 – б, 32 – а, 33 – а, 34 – б, 35 – а, 36 – а, 37 – а, 38 – б, 39 – а, 40 – в, 41 – б, 42 – в, 43 – а, 44 – г, 45 – д, 46 – а, 47 – а, 48 – а, 49 – а, 50 – а, 51 – а, 52 – б, 53 – в, 54 – г, 55 – д, 56 – а, 57 – а, 58 – б, 59 – в, 60 – г, 61 – д, 62 – а, 63 – б, 64 – г, 65 – д, 66 – а, 67 – а, 68 – а, 69 – в, 70 – г, 71 – а, 72 – а, 73 – а, 74 – д, 75 – д, 76 – д, 77 – д, 78 – а, 79 – а, 80 – а, 81 – а, 82 – а, 83 – а, 84 – а, 85 – а, 86 – б, 87 – в, 88 – г, 89 – д, 90 – а, 91 – б, 92 – в, 93 – а, 94 – б, 95 – в, 96 – д, 97 – а, 98 – в, 99 – г, 100 – а.

На встановлення правильної послідовності

1. 1 – Б; 2 – А; 3 – Г; 4 – В. **2.** 1 – Б; 2 – А; 3 – Г; 4 – В. **3.** 1 – Б; 2 – А; 3 – Г; 4 – В. **4.** 1 – А; 2 – В; 3 – Б; 4 – Г. **5.** 1 – А; 2 – Б; 3 – Г; 4 – В. **6.** 1 – Б; 2 – А; 3 – В; 4 – Г. **7.** 1 – А; 2 – Б; 3 – В; 4 – Г. **8.** 1 – Б; 2 – А; 3 – В; 4 – Г. **9.** 1 – Б; 2 – А; 3 – В; 4 – Г. **10.** 1 – Г; 2 – В; 3 – Б; 4 – А.

На встановлення відповідності

1. А – 2; Б – 1; В – 3; Г – 4. **2.** А – 4; Б – 3; В – 2; Г – 1. **3.** А – 1; Б – 3; В – 2; Г – 4. **4.** А – 3; Б – 2; В – 1; Г – 4. **5.** А – 4; Б – 1; В – 2; Г – 3. **6.** А – 3; Б – 1; В – 2; Г – 4. **7.** А – 4; Б – 1; В – 2; Г – 3. **8.** А – 3; Б – 2; В – 1; Г – 4. **9.** А – 3; Б – 1; В – 2; Г – 4. **10.** А – 2; Б – 1; В – 4; Г – 3.

СИТУАЦІЙНІ ЗАДАЧІ

1. У людини спостерігається демієлінізація нервових волокон, яка характерна для багатьох захворювань нервової системи. Як ви думаєте, що впливає на порушення мієлінізації нервових волокон?
2. У людини спостерігаються такі відхилення в організмі: алергічні захворювання, в мозку розвиваються морфологічні зміни, імунне запалення у тканині центральної нервової системи. Який діагноз можна поставити людині, який білок спричиняє ці патології?
3. У людини спостерігається порушення окремих функцій нервових клітин та надходження в організм Ca^{2+} , а також інтегративна діяльність мозку. Який білок впливає на ці процеси в організмі людини?
4. Робота мозку і нервової системи в цілому вимагає великої затрати енергії. Що є основним джерелом енергії для нервової системи?
5. Якщо не буде в організмі відбуватися окиснення глюкози, то які порушення будуть при цьому?
6. У дорослої людини в стані спокою 20-25 % спожитого кисню припадає на мозок, тоді як його маса складає тільки 2 % маси тіла. Чому мозок споживає так багато кисню?
7. У дорослої людини в стані спокою 20-25 % спожитого кисню припадає на мозок, тоді як його маса складає тільки 2 % маси тіла. А у дітей до 4 років мозок споживає до 50 % всього кисню. Чому?
8. У людини спостерігається порушення окиснювального фосфорилування, яке зумовлює розвиток нейропатії. Внаслідок чого виникають ці патології?
9. При нестачі цієї речовини у людини спостерігається неврологічні симптоми, знижується активність НАД-залежних дегідрогеназ і порушуються процеси окиснення. Як ви думаєте, що це за речовина?
10. Крім глюкози в організмі людини існує ще одне джерело енергії для мозку, а в нервових клітинах є ферменти активації і розпаду цієї речовини. Що це за джерело?
11. У нормальних фізіологічних умовах кетонів тіла в мозку використовуються в дуже малих кількостях. Коли тоді використовуються кетонів тіла у великих кількостях?
12. Як ви думаєте, чи корисно для організму накопичувати велику кількість ліпідів чи проміжних продуктів їх розщеплення у нервовій тканині?
13. У людини спостерігається тахікардія, пітливість, сильний головний біль, почуття голоду, порушення і втрата свідомості, аномальна поведінка. Чим вона хворіє?

14. У пацієнта спостерігається ригідність м'язів, тремор. Після досліджень було встановлено, що у хворого ураження чорної речовини і смугастого тіла, внаслідок чого порушена дофамінергічна передача імпульсів. Що це за хвороба?

15. Студент, у якого завжди була прекрасна пам'ять, почав погано запам'ятовувати інформацію. Було відомо те, що він приймає антибіотики. Чи існує зв'язок між прийомом антибіотиків і погіршенням пам'яті?

16. Припустимо таку ситуацію: вихід іонів K^+ із клітин супроводжується тільки входом іонів Na^+ . Щоб тоді відбулося з градієнтами концентрації між клітиною і міжклітинним простором?

17. При ураженні цієї структури у людини розвивається антероградна амнезія – втрата здатності запам'ятовувати нову інформацію. Про ураження якої структури йдеться мова?

18. Гумор таких людей стає безладним; коли їм пропонують вибрати найсмішніший варіант із сюжетних малюнків, вони неспроможні це зробити, оскільки всі малюнки видаються їм однаково смішними. Чи пов'язане це з якоюсь патологією? Якщо так, то з чим це пов'язано?

19. Студентам було запропоноване таке завдання: до якої групи належатиме речовина, якщо матиме відповідні критерії. Зробіть це і ви, знаючи такі критерії: речовина повинна знаходитися у відповідному нейроні і у більших кількостях у пресинаптичних нервових закінченнях; у нейроні повинні існувати ферменти для синтезу цієї речовини і діяти механізми її вивільнення; при стимуляції нейрона речовина повинна вивільнятися із нервового закінчення в синаптичну щілину; повинна існувати система інактивації цієї речовини; введення цієї речовини ззовні у синаптичну щілину повинне викликати таку ж відповідь, як стимуляція нерва.

20. У кімнаті, де перебуває багато людей, у нас починає боліти голова. Чому?

21. Чому при активному відпочинку м'язи відпочивають швидше, ніж при пасивному?

22. Чому, коли людині холодно, вона починає мимоволі тремтіти?

23. Чому заходячи в гарячу ванну, спочатку відчувається холод, а лише потім – тепло?

24. У людини внаслідок черепно-мозкової травми втрачена можливість розуміння письмової мови. Яка найбільш вірогідна причина такого стану?

25. Людина, що увійшла до кімнати, відчула різкий запах конвалії. Через деякий час вона перестала його відчувати. Чому?

26. При обстеженні хворого з травматичним пошкодженням головного мозку виявлено, що він перестав розрізняти переміщення предмета по шкірі. Який відділ кори мозку пошкоджений?

27. Під час емоцій (страх, біль, гнів, лють) та у темряві розширюються зіниці. Чому?

28. Що відбудеться при ураженні потиличної частки головного мозку?
29. У хворого не вдається викликати колінний рефлекс. Якою може бути причина цього?
30. Поясніть, чому на втертому марлею язичку, коли покласти на нього порошкоподібну речовину, наприклад цукор, смакове відчуття виникає не відразу, а через декілька хвилин, як речовина розчиниться.
31. Поясніть, чому гарячий чай здається менш солодким, ніж чай, який охолонув.
32. У більшості людей похилого віку розвивається явище далекозорості. Поясніть причини такого явища.
33. Людина, що входить до кінозалу під час сеансу, не бачить деякий час рядів та місць у залі. А через деякий час зір повертається. Поясніть, таке явище.
34. Чоловік дивлячись на світлофор не бачить кольорів, йому здається, що там тільки чорні та білий кольори. Поясніть дане явище.
35. Чому, якщо ми доторкнемося кінчиком язика до цибулі, то гіркий смак не відчувається?
36. Всі ми знаємо, що одне з найкращих занять дітей – це гойдання на гойдалках. Чи має гойдання значення для розвитку дітей, чи це тільки гра?
37. Багатьом людям притаманне таке явище як закачування. Чи можна позбутися такого явища?
38. Уявіть, що під час надання допомоги постраждалому у медсестри випав шприц для термінової ін'єкції. На вашу думку, як учинив би в даній ситуації лікар, якби у нього переважав темперамент сангвініка, холерика, флегматика, меланхоліка?
39. Чому, коли дитина побачивши людину в білому халаті, починає плакати?
40. Поясніть, чому на кожну людину кава діє по-різному? Наведіть приклади.
41. Чому не потрібно споживати багато їжі, кави або міцного чаю перед сном?
42. Чому зубний біль вдень відчувається слабко, а вночі стає нестерпним?
43. Чому, коли людина вперше йде незнайомою місцевістю, розшукуючи дорогу самостійно, вона без особливих зусиль знайде її вдруге, але коли людина йде разом з супутником, якому дорога знайома, їй буде важко самостійно пройти цей шлях наступного разу?
44. У чому полягає відмінність між мовою людини і звуковою сигналізацією тварин?
45. З літератури відомо такий факт: дівчинка грудного віку потрапила до вовків. Від вовків її забрали у сім років. Після чотирьохрічного навчання вона запам'ятала шість слів, а через сім років – чотири слова. Яка причина такого відставання у розумовому розвитку?

ВІДПОВІДІ ДО СИТУАЦІЙНИХ ЗАДАЧ

1. На мієлінізацію нервових волокон впливає білок P₂, якщо його ввести в людський організм у великій кількості, то це спричинить алергічний неврит периферичних нервів. Це захворювання проявляється у вигляді демієлінізації нервових волокон.

2. На сьогодні досить поширене захворювання алергічний енцефаломієліт, який характеризується алергічними проявами, в мозку розвиваються морфологічні зміни, імунні запалення у тканині ЦНС. Доведено, що білок мієліну AI сенсibiliзує Т-клітини, які є причиною розвитку алергічного енцефаломієліту.

3. Впливає нейроспецифічний білок S-100. Це низькомолекулярний білок типу кальмодуліну. Він бере участь у виконанні функцій окремих нервових клітин і в процесах інтегративної діяльності мозку.

4. Основним джерелом енергії для нервової системи є катаболізм глюкози.

5. Основне порушення – мозок не буде отримувати енергії, тому що окиснення глюкози є основним джерелом енергії для мозку.

6. Понад 90 % глюкози в мозку окислюється до CO₂ і H₂O у циклі лимонної кислоти, що супроводжується утворенням АТФ шляхом окиснювального фосфорилування. Тому мозок використовує велику кількість кисню.

7. Тому що в дорослої людини мозок та інші органи організму вже сформовані, в дітей до 4 років організм починає швидкими темпами розвиватися, а при цьому роль мозку дуже велика і тому він потребує так багато кисню.

8. Нейропатія виникає внаслідок дефіциту вітаміну B₁, який впливає на процес окисного фосфорилування.

9. Ця речовина є вітаміном PP, при його дефіциті спостерігаються вище згадані симптоми.

10. Ще одним джерелом енергії для мозку є кетоніві тіла. У нормальних фізіологічних умовах кетоніві тіла в мозку використовуються в дуже малих кількостях.

11. Окиснення їх зростає при тривалому голодуванні, коли вичерпані запаси глікогену і поступово сповільнюється синтез глюкози із амінокислот (глюконеогенез). Кетоніві тіла в цих умовах синтезуються в печінці із жирних кислот.

12. Накопичення ліпідів чи проміжних продуктів їх розщеплення у нервовій тканині приводить до дегенерації нервових структур, розумової відсталості і смерті у дитячому віці.

13. Такі симптоми у людини спостерігаються при захворюванні на анорексію – довготривале голодування.

14. Це захворювання називається хворобою Паркінсона.

15. Антибіотики, які гальмують синтез білка, у певних дозах не впливає на фіксацію інформації і короточасну пам'ять, але заважають переходу інформації у довготривалу пам'ять.

16. Градієнти концентрації між клітиною і міжклітинним простором незабаром зникли б.

17. Антероградна амнезія спостерігається при ураженні гіпокампу (морського коника).

18. Це пов'язано із ураженням правої півкулі головного мозку. Таких людей називають лівопівкульними.

19. Ці критерії розроблено для речовин, що відносяться до нейромедіаторів.

20. Це пов'язано з поганим постачанням кисню до мозку. При цьому судини мозку розширились, від цього збільшився його об'єм. Внаслідок чого череп давить на внутрішні оболонки мозку, які є дуже ніжні і не витримують тиску.

21. Це пояснюється тим, що в стомленому м'язі накопичуються недоокислені продукти розкладання глюкози (молочна кислота). Якщо певні групи м'язів працюють, це прискорює кровообіг і обмін речовин. Прискорення кровообігу приводить до прискорення окислення залишкових продуктів обміну речовин у стомленому м'язі. Ці окислені продукти виводяться зі стомленого м'яза, а натомість надходять глюкоза та кисень, і працездатність м'яза відновлюється швидше, ніж при пасивному відпочинку.

22. Тому, що організм починає переохолоджуватись, а це є небезпечно для життя, щоб збільшити вироблення тепла проміжний мозок дає команду м'язам і ті починають скорочуватись, у результаті чого виділяється тепло для організму.

23. Тому що холодові рецептори знаходяться ближче до поверхні шкіри ніж теплові.

24. Причиною нерозуміння письмової мови, може бути ураження середньої лобної закрутки, тому що саме в ній знаходиться центр письмової мови.

25. Відбулася адаптація нюхового рецептору до подразнення, зменшився поріг його чутливості до певного запаху.

26. Пошкоджена соматична зона кори головного мозку, а саме тім'яна частина, яка відповідає за дотик, больове відчуття; не дає можливості людині відчувати, де саме знаходиться подразник.

27. Парасимпатичні нерви іннервують сфінктер зіниці, який звужує її, а симпатичні нерви іннервують м'яз розширювач. При збудженні симпатичної нервової системи (страх, біль тощо) зіниці розширюються.

28. Буде порушення зору.

29. Колінний рефлекс складається з таких ланок: рецептор (ахіллів сухожилок чотириголового м'яза стегна) – доцентровий нейрон (стеговий нерв) – центр (другий – третій сегмент поперекового відділу спинного мозку) – відцентровий нейрон (стеговий нерв) – робочий орган (чотириголовий м'яз стегна). Колінний рефлекс у хворого не можна викликати, тому що пошкоджена одна з ланок рефлексу.

30. Тому що для смакового відчуття необхідно ці речовини розчинити у слині або воді. У воді, оскільки, це є ідеальний розчинник, а у слині є ферменти, які розчиняють речовини і полегшують сприймання смаку.

31. Тому що спочатку активуються температурні рецептори (гарячий чай), але при цьому смакові – пригнічуються. У холодному чаї навпаки: смакові рецептори є домінуючими.

32. Причиною далекозорості є зміна кривизни кришталика ока та зміна його еластичності.

33. Це темнова адаптація зорових рецепторів.

34. В даного чоловіка розлад колірного зору – дальтонізм, а скоріше за все природжений дальтонізм. Природжений дальтонізм – це розлад сприймання червоного і зеленого кольорів.

35. Тому що на кінчику язика розташовані рецептори, які сприймають солодкий смак, а рецептори, що сприймають гіркий смак – на корені язика.

36. Гойдання має велике значення для розвитку дітей. Гойдаючись діти розвивають вестибулярний апарат.

37. Так, закачування можна позбутися, треба лише понизити чутливість вестибулярного апарату спеціальними фізичними вправами, які пов'язані з різними обертальними рухами, швидкими поворотами.

38. Сангвінік – зробив би зауваження, можливо, у різкій формі; флегматик – спокійно зробив би зауваження, можливо підняв би сам шприц; холерик – рознервувався б, накричав; меланхолік – можливо навіть вибачився за медсестру, сам підняв би шприц.

39. Дитина побачивши людину в білому халаті починає плакати тому, що в неї виробився умовний рефлекс: людина в білому халаті у дитини пов'язана з неприємними спогадами (лікар колись робив укол, неприємні які-небудь процедури).

40. Слабка кава містить небагато кофеїну, тобто це подразник малої сили, який збуджує нервову систему. Міцна кава містить велику концентрацію кофеїну, тобто – це подразник великої сили. У сангвініків, флегматиків і холериків збудження переважає над гальмуванням і навіть на сильні і дуже сильні подразнення ці люди реагують без розвитку гальмування. У меланхоліків – сильна доза призведе до гальмування, оскільки через загальну слабкість нервових процесів у них швидко розвивається стан гальмування навіть при відносно помірних подразниках.

41. Тому що вони є сильними збудниками нервової системи, знімають гальмування кори головного мозку, активуючи на деякий час його діяльність.

42. Вночі збільшується чутливість до болю, оскільки на нервову систему діє менше подразників, ніж вдень.

43. Коли людина йде незнайомою місцевістю разом із супутником, то їй притаманне неорганічне сприйняття, тобто вона нецілеспрямовано сприймає світ – увага розсіюється. Органічне сприйняття присутнє тоді, коли людина розшукує дорогу самостійно, вона сприймає світ цілеспрямовано та планомірно.

44. Мова – це є озвучена думка, притаманна тільки людині, слово – становить суто людську сигнальну систему, яка дає змогу позначати і узагальнювати через словесні символи різні явища дійсності та їхні взаємозв'язки. Тварини не мають такої системи. Тому їхні звуки є несвідомою, безпосередньою реакцією на зовнішні подразники. Звуки, які видають тварини, сигналізують про небезпеку, їжу, захист території в умовно-рефлекторній поведінці.

45. Навчання мові відіграє роль пускового механізму для нормальної спеціалізації півкуль. Якщо на ранніх етапах розвитку не відбувається оволодіння мовою, то кіркова тканина, яка в нормі призначена для мови і пов'язаних з нею здібностей, може зазнавати функціональної атрофії.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Гжегоцький М. Р. Фізіологія людини / М. Р. Гжегоцький, В. І. Філімонов, Ю. С. Петришин та ін. – К.: «Книга плюс», 2005. – 488 с.
2. Кучеров І. С. Фізіологія людини і тварин: навч. посібник / І. С. Кучеров. – К.: Вища школа, 1991. – 327 с.
3. Маркосян А. А. Физиология человека / А. А. Маркосян. – М.: «Медицина», 1968. – 385 с.
4. Чайченко Г. М. Фізіологія людини і тварин / Г. М. Чайченко, В. О. Цибенко, В. Д. Сокур. – К.: Вища школа, 2003. – 463 с.
5. Фекета В. П. Курс лекцій з нормальної фізіології / В. П. Фекета. – Ужгород: Гражда, 2006. – 296 с.
6. Физиология человека. Под ред. Н. В. Зимкина. – М.: «Физкультура и спорт», 1975. – 496 с.
7. Філімонов В. І. Фізіологія людини / В. І. Філімонов. – К.: ВСВ «Медицина», 2010. – 776 с.
8. Філімонов В. І. Нормальна фізіологія / В. І. Філімонов, Д. Г. Наливайко, В. С. Райцес та ін. – К.: Здоров'я, 1994. – 608 с.
9. Физиология человека: В 3-х томах. Т. 1. Пер. с англ. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – 2-е изд. – М.: Мир, 2005. – 323 с.
10. Физиология человека: В 3-х томах. Т. 2. Пер. с англ. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – 3-е изд. – М.: Мир, 2005. – 314 с.

ПОКАЖЧИК ДЛЯ ОРІЄНТАЦІЇ В МАТЕРІАЛАХ ПОСІБНИКА:

А

адаптація:

- світлова 81
- темнова 81

акомодація 78

аксон 28

активна зона 33

активний транспорт 13

амбіверсія 73

амнестичний синдром або синдром

Корсакова 70

аналізатор 74

анізотропний диск (А-диск) 16

антероградна амнезія 70

атаксія 39

астенія 39

астазія 39

астроцити 30

атонія 39

афазія 65

Б

базальні ганглії 47

безсоння 69

безумовний подразник 60

безумовні чинники 66

біологічний годинник 66

бруксизм 69

В

варолієв міст 38

вегетативна нервова система 52

вища нервова діяльність 60

вівісекція 7

відображаючі болі 57

внутрішні сенсорні системи 74

врівноваженість 71

Г

гальмування:

- внутрішнє (умовне) 64
- зберігаюче 64
- зовнішнє (безумовне) 64
- латеральне 44
- постсинаптичне 43
- пресинаптичне 43
- пряме 43
- реципрокне (поєднане) 43

гіпералгезія 57

гіперестезія 57

гіперпатія 58

гіпоталамус 39

гладкі м'язи:

- вісцеральні (внутрішні) 25
- унітарні 25

глаукома:

- гостра 79
- хронічна 78

гліальні клітини 30

Д

дендрити 28

деполяризація 15

дермографізм 59

десмосоми 24

дисметрія 39

дистонія 39

діапазон акомодації 78

домінантний центр 46

друга сигнальна система 64

Е

експеримент:

- гострий 7
- хронічний 7

екстерорецептори 74

електроенцефалограма 51

електроміограма 23

електроміографія 23

електроокулографія 8

електрофізіологія 8

ендогенні чинники 66

енурез 69

епендимні клітини 30

З

закон:

- «все або нічого» 11
- градієнта подразнення 11
- Пфлюгера 11
- сили подразнення 11
- тривалості подразнення 11

збудження 10:

- затримка проведення збудження 40
- одностороннє проведення збудження 40
- рефлекторна післядія збудження 41
- синаптична затримка збудження 34
- явища післядії збудження 41

збудливість 10

звук 82

зір:

- периферичний 82
- центральний 82

зовнішні сенсорні системи 74

зони кори головного мозку:

- вторинні або периферичні зони аналізаторів 51
- первинні або ядерні зони аналізаторів 51
- третинні або зони перекриття аналізаторів 51

зоровий центр 65

I

ізотропний диск (І-диск) 16

індукція:

- негативна 45
- позитивна 45
- негативна послідовна 46

інозитолтрифосфат 25

ірадіація 45

істерична амнезія 71

інтерорецептори 74

К

кальмодулін 19

кінетоз 92

кліностатична реакція (проба) 59

конвергенція:

- мультибіологічна форма 45
- мультисенсорна форма 44
- сенсорнобіологічна форма 45

корисний час 11

колатералі 29

контрактура 24

Л

лабільність 11

латентний період 21

лімбічна система 47

М

медіатор 32

мідріаз 78

мікрогліальні клітини 30

міобласти 16

міограма 23

міоз 78

міофібрили 16

міофіламенти 16

мова:

- зорова 65
- кінестатична 65
- слухова 65

мовний аналізатор або центр мови 65

мозок:

- довгастих 38
- задній 38
- проміжний 38
- середній 38

мозочок 39

монохромати 82

мотонейрон:

- альфа-мотонейрон 36
- гама-мотонейрон 36

м'язове волокно 16

м'язовий тонус 36

Н

насос:

- кальцієвий 14
- натрій-калієвий 13

нейроглія 30

нейрон:

- аферентний (чутливий, доцентровий) 27
- біполярний 28
- еферентний (відцентровий) 28
- зірчастий 49
- мультиполярний 28
- пірамідальний 49
- постгангліонарний 54
- прегангліонарний 54
- проміжний (інтернейрон, вставний) 28
- уніполярний 28

нервовий імпульс 34

нервовий центр 40

нервові волокна:

- мієлінові 34
- немієлінові (безмієлінові) 34

нікталопія 82

ністагм 39

ноцицепція 74

О

овершут 15

олігодендроцити 30

оперативна зона 33

органи чуття 74

ортостатична реакція (проба) 59

П

пам'ять:

- вторинна 70
- довготривала 69
- короткочасна 69
- логічно-сміслова 70
- миттєва 69
- первинна 70
- природна 69
- сенсорна 70
- третинна 70
- чуттєво-образна 70

парасимпатична нервова система 56

периферичний відділ парасимпатичної нервової системи 56

периферичний відділ симпатичної нервової системи 55

перша сигнальна система 64

підкіркові вузли 39

подразливість 10

подразнення 10

подразники:

- адекватні 10
- дистантні 75
- контактні 75
- механічні 74
- неадекватні 10
- хімічні 10
- фізико-хімічні 10
- фізичні 10

поле зору 82

поляризація 15

поляризація мембрани 14

потенціал:

- дії 15
- локальний 15
- мембранний 14
- спокою 15

потужність:

- пікова 24
- критична 24

принцип дивергенції (розходження) 45

принцип домінанти 46

принцип конвергенції 44

пропріорецептори 36

процес індукції 45

Р

реакції вегетативної (автономної) нервової системи:

- ерготропна 54
- трофотропна 54

реверберація 42

реобазис 11

реполяризація 15

ресинтез АТФ 20

ретроградна амнезія 71

рефлекс 34

рефлекси:

- вегетативні 57
- вісцеро-вісцеральні 57
- вісцеро-кардіальні 57
- вісцеро-кутанні (дермато-вісцеральні) 57
- дихально-серцеві 59
- зіничні 59
- кардіо-кардіальні 57
- кишково-печінкові 57
- кутано-вісцеральні (вісцеро-дермальні) 57
- м'язів-антагоністів 36
- окосерцеві 59
- ритмічні 37
- рухові 36
- сомато-вісцеральні 57
- статокінетичні 91
- статичні 91
- тонічні 37

рефлекторна дуга:

- аферентна частина 35
- еферентна (виконуюча) частина 35
- моносинаптична 35
- полісинаптична 35

рефракція 77

рецептивне поле рефлексу 35

рецептори 34

реципрокна (взаємоузгоджена) іннервація 46

ритми електроенцефалограми:

- альфа-ритм 51
- бета-ритм 51
- дельта-ритм 52
- тета-ритм 52

робота:

- статична 24
- динамічна 24

робоча гіпертрофія м'яза:

- саркоплазматичний тип 24
- міофібрилярний тип 24

рухливість 71

С

сарколема 16

саркоплазма 16

саркоплазматичний матрикс 16
саркоплазматична сітка 18
саркомери 16
сенсорні стимули 74
сила:
– абсолютна 23
– відносна 23
– максимальна 11
– надпорогова 10
– несимпальна 11
– подразника 11
– понадмаксимальна 11
– порогова 10
– субмаксимальна 11
симпатична нервова система 55
синапси:
– аксодендритний 31
– аксосоматичний 31
– аксоаксональний 31
– дендродендритний 31
– хімічний 32
– електричний 34
сітчастий утвір 39
скорочення:
– ексцентричне 23
– ізометричне 23
– ізотонічне 23
– концентричне (міометричне) 23
– поодинокі 21
сліпа пляма 80
слуховий центр Верніке 65
сноходіння або сомнамбулізм 69
сон 66
сонне апное 69
сонний ступор 69
спостереження 7
стадії сну:
– А 67
– В 67
– С 67
– Д 67
– Е 67
страбізм 82
стомлення 42
сумація:
– просторова 41
– часова 41
суперпозиція 22

Т

таламус:
– неспецифічні ядра таламусу 38

– специфічні ядра таламусу 39
телодендрон 29
темперамент 71
термінальні цистерни 18
терморецепція 74
тетанічне скорочення (тетанус) 22
тетанус гладкий (повний) 22
тетанус зубчастий 22
тип нервової системи:
– нормотонічний 55
– парасимпатотонічний 55
– симпатотонічний 55
тип темпераменту:
– високопсиходний 73
– екстраверт 73
– інтроверт 73
– меланхолік 72
– мислячий 73
– неврівноважений 73
– сангвінік 72
– середній 73
– сильний врівноважений інертний 72
– сильний врівноважений рухомий 72
– сильний неуврівноважений 72
– слабкий 72
– флегматик 73
– холерик 72
– художній тип 73
тонус нервових центрів 42
трандукція 75
трансформація ритму 41

У

умовний подразник 60
умовні рефлексії:
– вищих порядків 61
– інструментальні 63
– негативні або гальмівні 63
– першого порядку 61
– першого роду або оперантні 63
– позитивні 63
– природні 61
– штучні 61
умовнорефлекторні чинники 66

Ф

фаза:
– деполяризації 15
– наростання 15
– реполяризації 15
– розслаблення 21
– скорочення 21

фізіологічний поперечник м'яза 23
фізіологія 7
фізіологія людини 7
фотофобія 82
функціональна рухливість 11

Х

характер 71
хіазма 80
хронаксія 11

Ц

центр артикуляції 65
центр Брока 65
центральний відділ парасимпатичної
нервової системи 56
центральний відділ симпатичної нервової
системи 55
цикл хвостатого ядра 48
цикл шкарлупи 48

циркадні ритми 66

Ч

час рефлексу 35

Ш

шари кори головного мозку:

- веретеновидних клітин 50
- внутрішній зернистий або
внутрішній гранулярний 50
- внутрішній пірамідальний 50
- зовнішній зернистий або зовнішній
гранулярний 50
- зовнішній пірамідальний 50
- молекулярний або
плексиформний 50

шляхи мозку:

- висхідні 37
- низхідні 37

ДЛЯ ПОДАТОК

ДЛЯ ПОДАТОК

ДЛЯ ПОДАТОК

Навчальне видання

ЧЕРНУХА Ірина Семенівна
ЛЯШЕВИЧ Альона Михайлівна
РЕШЕТНІК Євдокія Миколаївна
ГОРОЩЕНКО Володимир Євтухович

Фізіологія людини

Навчальний посібник

Дизайн обкладинки І. С. Чернуха
Редактори: І. С. Чернуха, Є. М. Решетнік
Комп'ютерне верстання І. С. Чернуха

Підп. до друку
Формат Папір Гарнітура Times New Roman Суг. Друк
Ум. друк. арк. Обл.-вид. арк.
Наклад
Зам. №

Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка
10008, м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:

електронна пошта (E-mail): zu@zu.edu.ua

