

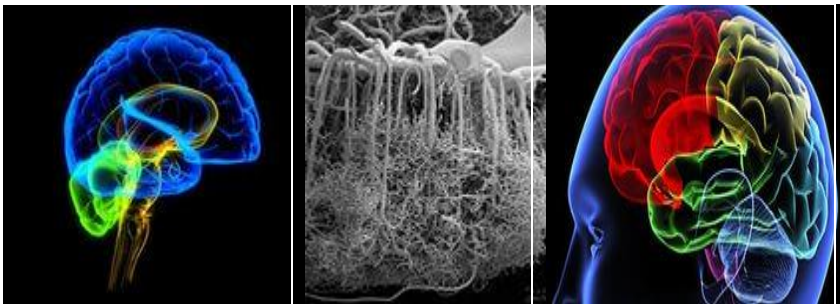
Міністерство освіти і науки України

**Харківський національний педагогічний університет
імені Г.С. Сковороди**



Комісова Т.Є., Мамотенко А.В.

**Конспекти лекцій
до курсу “АНАТОМІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ
СИСТЕМИ ЛЮДИНИ”**



**Харків
2014**

Укладачі:

Комісова Т.Є. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри анатомії та фізіології людини ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Мамотенко А.В. – старший викладач кафедри анатомії та фізіології людини ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Рецензенти:

Іонов І.А.- член – кореспондент, професор кафедри анатомії та фізіології людини

Без’язична О.В. - кандидат біологічних наук, доцент кафедри анатомії та фізіології людини ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Конспекти лекцій до курсу “ Анатомія та еволюція нервової системи людини”. Харків: ХНПУ імені Г.С. Сковороди 2014. – 168 с.

Конспекти лекцій розроблені відповідно до навчальної програми з курсу “ Анатомії та еволюції нервової системи людини”. Посібник містить методичний коментар до дисципліни, тематичний план та теоретичні відомості з тем; малюнки, оцінювальні таблиці та схеми, контрольні питання та завдання, список рекомендованої літератури. Розраховано на студентів і викладачів вищих навчальних закладів.

Затверджено редакційно – видавничою радою Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди, протокол № 2 від 9. 09. 2014р.

Видано за рахунок
укладачів

©Харківський національний педагогічний
університет імені Г.С. Сковороди
© Комісова Т.Є., Мамотенко А.В.

ПЕРЕДМОВА

Одними з головних функцій нервової системи людини є формування адекватної поведінки та забезпечення орієнтації у просторі. Орієнтація відіграє фундаментальну роль у житті організму, бо вона обслуговує всі повсякденні ситуації, тим самим, являючись головним засобом існування. Адекватна поведінка забезпечується нервово – гуморальною регуляцією функцій, яка виразно та багатозначно проявляється у психічній діяльності особистості. Людина є закономірним результатом процесу історичного розвитку органічного світу і одночасно невід’ємною частиною природи планети. Тому в посібнику поряд з детальним описом будови анатомічних структур нервової системи важливе місце займає викладення її еволюційних особливостей розвитку.

Програма курсу ”Анатомія та еволюція нервової системи людини” передбачає розуміння та виявлення студентами механізмів функціонування нервової системи, яка забезпечує тісні взаємозв’язки з навколишнім середовищем, вміння їх аналізувати та робити висновки.

Посібник за своїм змістом відповідає чинній програмі з анатомії та еволюції нервової системи людини. Включає два розділи: структурно - функціональна організація нервової системи людини та еволюція нервової системи. Містить теоретичну частину, контрольні запитання і завдання та рекомендовану до вивчення літературу. У теоретичних відомостях висвітлені загальні механізми і закономірності будови та розвитку нервової системи людини, що є основою формування безумовно - умовних поведінкових актів.

Методичні рекомендації розраховані на студентів психологічних і біологічних спеціальностей та вчителів середніх шкіл. Теоретична база посібника допоможе читачам у подальшому правильно виявляти нейропсиходинамічні закономірності в різних видах повсякденної діяльності індивіда та аналізувати суть психофізіологічних явищ, процесів і станів людини.

Методичний коментар до дисципліни

Мета курсу: сформувати у студентів матеріалістичне уявлення про єдність людини з тваринним світом та взаємозв'язки її з довкіллям, що здійснюються на основі нервово - гуморальної регуляції функцій, яка відіграє основну роль у формуванні цілісності особистості а також у багатогранності проявів її психічної та повсякденної життєдіяльності.

Завдання:

- сформувати у студентів уявлення про цілісність нервової системи, її особливе значення у регулюванні всіх процесів життєдіяльності організму та поведінки;
- вивчити будову та функції основних складових нервової системи людини та етапи її формування;
- виявити проблеми функціонального взаємозв'язку різних нервово - анатомічних структур;
- сформувати вміння та навички творчо мислити, самостійно складати ситуаційні задачі та вирішувати їх, проводити аналіз топографії органів нервової системи і стану організму;
- ознайомити студентів з фізіологічними механізмами психічних процесів, в основі яких лежить нервова регуляція організму;
- розглянути основні положення еволюційного вчення та загальні питання еволюції нервової системи безхребетних і хребетних тварин;

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен

знати:

- будову та функції ЦНС (спинного і головного мозку) та периферичної нервової системи;
- спинномозкові і черепномозкові нерви, їх похідні та області іннервації;
- цито – та мієлоархітекtonіку кори головного мозку та модульну організацію кори великих півкуль;
- рельєф півкуль головного мозку;
- розміщення, зв'язки та функції базальних ядер;

- вікові особливості ЦНС людини;
- принципи і особливості структурної організації автономної нервової системи;
- будову сенсорних та пірамідних провідникових шляхів;
- морфофункціональні особливості екстрапірамідної та лімбічної систем, та їх роль у формуванні психіки людини;
- основні етапи філогенетичного та онтогенетичного розвитку нервової системи;
- унікальні особливості людини, у зв'язку з етапами формування кори головного мозку;
- основні шляхи розвитку ЦНС;
- онтогенез інтегративних систем кори та етапи еволюції асоціативних систем.

вміти:

- виділяти основні відмінності філо – та онтогенетичного розвитку нервової системи людини у процесі формування вищої інтегративної діяльності та розвитку асоціативних систем головного мозку;
- проводити аналіз топографії органів ЦНС та периферичної нервової системи;
- визначати за атласами та на вологих препаратах особливості зовнішньої та сегментарної будови спинного мозку;
- знаходити на научному матеріалі відділи головного мозку, аналізувати їх будову та функції;
- самостійно схематично замальовувати основні анатомічні структури зрізів головного мозку;
- порівнювати структурну і функціональну характеристику долей півкуль головного мозку;
- визначати структурно – функціональну характеристику кожного з типів кори великих півкуль;
- вказувати порядок розміщення черепних нервів;
- визначати топографічне розміщення функціональних центрів кори головного мозку ;
- складати схеми організації соматичного і вегетативного відділів НС;

- використовувати знання матеріалу в педагогічній практиці для раціоналізації процесу інтелектуального, психічного розвитку дітей та підлітків.

Тематичний план дисципліни

Розділ 1. Структурно - функціональна організація нервової системи людини.

Тема 1. Введення в науку “Анатомія і еволюція нервової системи людини” Основні положення теорії еволюції. Предмет, задачі та методи дисципліни “Анатомія і еволюція нервової системи людини”; історичний нарис розвитку анатомії центральної нервової системи; поняття про еволюцію та еволюційну теорію, макро – та мікроеволюцію; сучасні теорії еволюції органічного світу; форми еволюції; головні напрямки еволюції та анатомо – фізіологічні докази еволюції.

Тема 2. Загальна анатомія нервової системи. Нейрогуморальна регуляція; філогенез різних форм поведінки; функції нервової системи; будова та розвиток нервових клітин; роль мієлінової оболонки; функції, властивості та класифікація нейронів; будова та види синапсів; нейроглія – її типи, місце локалізації та значення; рефлекторний принцип функціонування нервової системи (рефлекси та їх класифікація, рефлекторна дуга); нервові центри; оболонки та кровопостачання головного і спинного мозку, лікворна система мозку.

Тема 3. Спинний мозок та спинномозкові нерви. Зовнішня та сегментарна будова спинного мозку, невромер; будова сірої та білої речовини; провідникові шляхи спинного мозку і зв’язок з головним мозком; спинномозкові нерви, їх похідні та області іннервації; нервові сплетіння та їх гілки.

Тема 4. Головний мозок. Стовбур мозку: довгастий мозок, міст, середній мозок; особливості розвитку голови і головного

мозку; ретикулярна формація - топографія, будова, значення; черепні нерви та області їх іннервації; мозочок та його зв'язки; проміжний мозок: таламус, епіталамус, гіпоталамус, метаталамус; лімбічна система – будова, функції, зв'язки; онто – та філогенез лімбічної системи; кінцевий мозок; кортиколізація функцій; кора- неокортекс, архікортекс і палеокортекс; півкулі головного мозку та їх рельєф, зони кори головного мозку та їх функціональна характеристика: лобна, тім'яна, потилична, скронева, острівкова, лімбічна доли; функціональні центри кори і їх локалізація; цито – та мієлоархітектоніка кори великого мозку; структурно – функціональна характеристика типів кори великих півкуль; модульна організація кори великих півкуль; базальні ядра: смугасте тіло (стріатум, паллідіум, біла куля), огорожа та миндалевидне тіло; стріо- паллідарна система; зв'язки базальних гангліїв.

Тема 5. Провідникові шляхи ЦНС. Поняття “провідникові шляхи”; волокна, пучки, тракти, променистості, спайки (комісури); внутрішні зв'язки головного та спинного мозку - асоціативні, комісуральні, проєкційні шляхи, їх функціональне значення та локалізація; пірамідна система; провідникові шляхи пірамідної системи (кірково – спинномозковий та кірково – ядерний шляхи); провідникові шляхи екстрапірамідної системи (червоноядерно – спинномозковий або руброспинальний тракт та ядра ретикулярної формації чи ретикулоспинальний тракт;рецептори), види рецепторів; сенсорні провідникові шляхи (види рецепції; провідникові шляхи протопатичної чуттєвості; провідникові шляхи глибокої чуттєвості; провідникові шляхи поверхневої чуттєвості; сенсорні шляхи мозочкового напрямку); проєкційні зв'язки мозочка – висхідні та низхідні шляхи.

Тема 6. Автономна (вегетативна) нервова система (АНС). Особливості розвитку АНС в ембріогенезі; загальний план будови АНС; еволюція вегетативної нервової системи; центральний і периферійний відділи АНС; особливості будови вегетативної рефлекторної дуги; симпатична частина АНС;

парасимпатична частина АНС; метасимпатична АНС; вісцеральні сплетіння та вісцеральні вузли.

Розділ 2. Еволюція нервової системи.

Тема 7. Основні етапи розвитку нервової системи у тварин. Подразливість – універсальна властивість живих організмів; виникнення нервової системи у багатоклітинних організмів; дифузна нервова система та її особливості; основні напрямки еволюції нервової системи: гангліозація, цефалізація; драбинчастий та ланцюговий типи НС; пластинчастий та ригідний тип нервової системи; трубчастий тип нервової системи – загальна організація нервової системи хребетних; розвиток нервової системи в онтогенезі хребетних тварин: формування нервової пластинки, нейроляція та будова нервової трубки, стадії розвитку спинного мозку та диференціації нейрону, формування гангліонарної пластинки, утворення відділів головного мозку, похідні відділів головного мозку, згини мозку, їх утворення та причини існування, порожнина первинної мозкової трубки та її похідні; розвиток нервової системи в філогенезі хребетних тварин; будова головного мозку нижчих та вищих хребетних тварин у порівняльному контексті.

Тема 8. Особливості розвитку нервової системи людини. Кортиколізація, як один з процесів еволюції нервової системи; унікальні особливості людини та філогенез кори великого мозку; коефіцієнт теленцефалізації; вищі інтегративні функції і еволюція асоціативних систем; онтогенез інтегративних систем кори, методи вивчення функцій кори великих півкуль, онтогенез нервової системи людини.

Структура навчальної дисципліни

Назви змістових модулів і тем	Кількість годин											
	денна форма						Заочна форма					
	усьо го	у тому числі					усьо го	у тому числі				
		л	п	ла б	ін д	с. р.		л	п	ла б	ін д	с. р.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Розділ 1. Структурно-функціональна організація нервової системи людини												
Тема 1. Введення в науку “Анатомія і еволюція НС людини”.	6	2	-	2	-	2	6	2	-	1	-	3
Тема 2. Загальна анатомія НС.	7	1	-	2	-	4	7	-	-	1	-	6
Тема 3. Спинний мозок та спинномозкові нерви.	5	1	-	2	-	2	5	-	-	1	-	4
Тема 4. Головний мозок.	16	4	-	4	-	8	16	2	-	-	-	14
Тема 5. Провідні шляхи ЦНС.	4	2	-	-	-	2	4	-	-	-	-	4
Тема 6. Автономна(вегетативна) нервова	4	-	-	2	-	2	4	-	-	-	-	4

система.												
Разом за розділом 1	42	10	-	12	-	20	42	4	-	3	-	35
Розділ 2. Еволюція нервової системи												
Тема 7. Основні етапи розвитку нервової системи у тварин.	4	2	-	-	-	2	4	-	-	-	-	4
Тема 8. Особливості розвитку НС людини	8	2	-	2	-	4	8	-	-	1	-	7
Разом за розділом 2	12	4	-	2	-	6	12	-	-	1	-	11
Всього годин	54	14	-	14	-	26	54	4	-	4	-	46

Розділ 1. Структурно-функціональна організація нервової системи людини

Лекція №1.

Тема: Введення в науку “Анатомія та еволюція нервової системи людини”. Еволюція – історія життя.

План:

- 1.** Введення в науку “Анатомія та еволюція нервової системи людини”:
 - 1.1.** Предмет, задачі та методи дисципліни;
 - 1.2.** Історія анатомії центральної нервової системи.
- 2.** Поняття “еволюція”.
- 3.** Виникнення живого.
 - 3.1.** Поняття “життя” і його основні характеристики.
 - 3.2.** Гіпотези виникнення життя:
 - а)** креаціонізм;
 - б)** гіпотеза “самозародження життя”;
 - в)** теорія “стаціонарного стану”;
 - г)** теорія “панспермії”;
 - д)** теорія “абіогенного зародження”.

1.

Відомо, що в основі поведінки людини, як і поведінки усіх інших живих істот, лежить задоволення різних потреб, які у значній мірі визначають будову, функцій та можливості їх власного організму. Задоволення потреб живого організму дозволяє йому вижити і залишити потомство, що саме і визначає його успішну адаптацію до умов існування. У взаємодії з зовнішнім середовищем кожний організм випрацьовує адаптаційні форми поведінки, які, переважно, здійснюються при участі нервової системи. Отже, нервова система відіграє основоположну роль у регулюванні всіх проявів життєдіяльності організму і його поведінки: керуючи діяльністю органів і систем, складаючи цілісний організм; координуючи процеси, що протікають в організмі, з урахуванням стану внутрішнього і зовнішнього середовищ; забезпечуючи через органи чуття взаємозв'язок організму з навколишнім середовищем; допомагаючи налагодженню міжособистісних

контактів, необхідних для організації соціуму. Тому, власне, для студентів – психологів та інших факультетів дуже важливе вивчення анатомії нервової системи людини. Не маючи знань про її будову і розвиток, неможливо розібратися у численних функціональних проявах організму людини, включаючи різні форми психічної діяльності.

1.1.

Анатомія та еволюція нервової системи – один з розділів анатомії людини, у якому розглядаються будова і розвиток головного і спинного мозку, а також периферичної нервової системи, включаючи нерви, нервові вузли (ганглії), нервові сплетіння і автономна нервова система. В анатомії нервової системи знаходить відбиток важливий принцип єдності будови організму і його функцій. Поряд з фізіологією, антропологією, генетикою і іншими медико – біологічними і психолого – педагогічними дисциплінами вона закладає фундаментальні знання про закономірності життєдіяльності організму людини, що визначають характер і особливості його поведінки.

Студенти повинні чітко зрозуміти взаємозв'язок будови та функції нервових структур, а також знати основні морфологічні субстрати, що відповідають за прояв психологічних явищ. Тому, **основною задачею** “Анатомії та еволюції центральної нервової системи людини” є формування цілісного уявлення про будову матеріальної основи психіки – центральної нервової системи.

Методичні прийоми:

1) Еволюційний підхід до вивчення курсу: розглядає людину як продукт подвійного розвитку – у філогенезі та онтогенезі, пов'язаних в біогенетичному законі. Даний підхід допомагає створенню природної основи для формування цілісного світосприйняття, що дозволяє зрозуміти феномени специфіки поведінки людей у суспільстві.

2) Морфофізіологічний підхід розглядає чіткий взаємозв'язок між нервовими структурами і психічними функціями, за які вони відповідають: від простих психічних явищ (відчуттів) до більш складних (пам'ять, мислення, мова).

3) Інтегративний підхід розглядає людину у вигляді складної, ієрархічно побудованої саморегуляційної системи, що

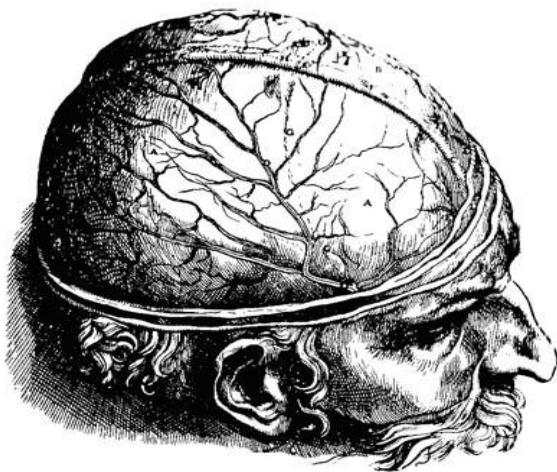
має великі адаптаційні можливості завдяки накопиченню нової інформації центральною нервовою системою.

Анатомія нервової системи склалася як аналітична наука, бо в її основі лежить аналіз – розчленування мозку на складові елементи. Для цих цілей використовують різні **методи дослідження**: препарування (розсічення), виготовлення тонких зрізів і вибіркове їх фарбування; заповнення кровоносних і лімфатичних судин консервуючими рідинами і фарбувальними масами; рентгенографію, комп'ютерну томографію та інші сучасні методи дослідження. Широко використовуються також мікроскопічні методи (світлова і електронна мікроскопія), що дозволяють вивчити тонку будову нервової тканини і структурні взаємовідносини нейрону. В еволюційному відношенні використовуються порівняльні методи.

1.2.

Ще з давня відомі знання про розміщення життєво важливих органів людини і тварин, про що свідчать численні наскальні малюнки. У Давньому світі, особливо Єгипті, у зв'язку з муміфікацією трупів, були описані деякі органи, але їх функції визначалися не завжди правильно. Великий вклад у розвиток анатомії в цілому зробив Гіппократ (Давня Греція 460 – 377 рр. до н.е.) Він вважав, що основою організму є 4 “соки” – кров (sanguis), слиз (phlegma), жовч (chole) та чорна жовч (melaina chole). Від домінування однієї з цих рідин, на його думку, залежить вид темпераменту людини: сангвінік, флегматик, холерик та меланхолік. Так виникла “гуморальна” (рідинна) теорія будови організму. Така ж класифікація, але з іншим змістом, існує і в наші часи. У Давньому Римі (I ст. до н.е.) були відомі Авл Корнелій Цельс – автор 8-томного трактату “Про медицину” та Гален, який першим ввів в науку метод вівісекції тварин та написав трактат “Про частини людського тіла”, в якому вперше надав анатомо – фізіологічний опис цілісності організму. Гален вважав, що людське тіло складається з тугих і рідких частин. Експерименти проводив на тваринах (основоположник експериментальної медицини), у більшості на свинях, вважаючи їх найближчими до людини та спостерігав за хворими людьми. Проте, він надав великого

значення знайденому ним кровоносному сплетінню у основі мозку, вважаючи, що саме там утворюється “тваринний дух”, що керує рухами і відчуттями. Ця гіпотеза існувала 17 століть, поки анатоми не довели, що це сплетіння існує у свиней і биків, а у людини воно відсутнє. В епоху Середньовіччя домінують церковні вірування, проте наука розвивається у мусульманському Сході (Авіценна, автор “Канону лікарської науки”). Не дивлячись на табу церкви на роботу з трупами, Андрій Везалій створив перший дійсно науковий атлас людського тіла (потайки викопував свіжозахоронені трупи злочинців), знешкодив багато помилок Галена, здійснив багато відкриттів описувального характеру (мал.1).



Мал. 1. Малюнок мозку із атласу Андрія Везалія (1543 р.)

Церква переслідувала А.Везалія, відправила на покаєння його в Палестину, попавши у шторм він врятувався на острові Занте, де і помер у 1564 р. Після його праць, церква не так стала переслідувати роботу лікарів на трупах і в результаті анатомія стала складовою частиною підготовки лікарів у всіх університетах Європи (мал.2).



Мал. 2. Рембрандт Харменс ван Рейн. Урок анатомії доктора Тульпа (кінець XVII століття)

У 18 ст. Вчені намагалися довести зв'язок будови черепа з психічними особливостями людини – так виникла наука френологія (мал.3). Проте, ці твердження були недоведеними.



Мал. 3. Малюнок з атласу по френології, що зображає «бугри потайливості, жадібності та ненаситності до їжі» на голові людини (1790 р.)

Наступні відкриття у області анатомії центральної нервової системи були пов'язані з удосконаленням мікроскопічної техніки: Август фон Валер - метод валлеровської дегенерації, що дозволяє простежувати шляхи нервових волокон в організмі людини; Е. Гольджі та С. Рамон-і-Кахалом - нові способи забарвлення нервових структур, що дало змогу з'ясувати існування окрім нейронів у нервовій системі ще великої кількості допоміжних клітин – нейроглій. Слід нагадати, що З.Фрейд теж починав свою кар'єру в медицині саме як невролог – т.б. дослідник анатомії нервової системи. В Росії розвиток анатомії центральної нервової системи тісно був пов'язаний з концепцією невритизму, що надає перевагу значенню нервової системи у регулюванні фізіологічних функцій. В середині ХІХ ст. київський анатом В. Бец відкрив у V шарі кори головного мозку гігантські пірамідні клітини (клітини Беца) і виявив різницю у клітинній будові різних ділянок кори – таким чином поклав початок вченню про цитоархітектоніку мозкової кори. В.М. Бехтерев розширив вчення про локалізацію функцій в корі мозку, поглибив рефлекторну теорію і створив анатому – фізіологічну базу для діагностики і розуміння проявів нервових хвороб; відкрив ряд мозкових центрів та провідників. Зараз акцент дослідження перемістився з макро – в мікросвіт: нові відкриття здійснюються в області мікроскопії не лише клітин і їх органел, а також на рівні окремих біомакромолекул.

2.

Еволюція – процес розвитку організмів від більш низьких ступенів організації життя до сучасних високоорганізованих форм. Це незворотній в певній мірі напрямок історичного розвитку живого, що супроводжується змінами генетичного складу популяцій, формуванням адаптацій, виникненням і вимиранням видів, перетворенням біогеоценозів і біосфери в цілому. Власне біологічна еволюція починається з утворення клітинної організації і в подальшому іде шляхом удосконалення будови і функції клітини, утворення багатоклітинної організації, розподілу живого на царства рослин, тварин і грибів, з послідуною їх диференціацією на види.

3.

Виникнення життя на Землі – питання, що цікавить не тільки науковців, а і звичайних людей всього світу. В основі цього процесу лежить еволюція з'єднань вуглецю, що відбувалася у Всесвіті задовго до виникнення нашої Сонячної системи і продовжувалася при виникненні Землі, формуванні її кори, гідросфери і атмосфери. З моменту виникнення життя природа знаходиться у безперервному розвитку. Процес еволюції триває мільйони років, і її результатом є різноманіття форм живого, яке багато в чому ще не описане до кінця і достатньо не прокласифіковане.

3.1.

Життя – одна з форм існування матерії, закономірно виникає при визначених умовах в процесі її розвитку. Найбільш точно визначення життя дав Ф.Енгельс: “Життя – спосіб існування білкових тіл, і цей спосіб існування проявляється у постійному самооновленні хімічних складових частин цих тіл”.

Основні ознаки живого:

1. Наявність клітинної будови та генетичного апарату (РНК та ДНК), спадковість та мінливість.
2. Цілісність.
3. Самовідтворення або розмноження. Живий організм відтворює собі подібних, нащадки зберігають ознаки батьків і мають ознаки лише їм характерні. Стійкість та відтворення є і в неживих тілах, проте лише у живих тілах має місце процес самовідтворення.
4. Подразливість - властивість реагувати і давати відповідні реакції на зовнішні впливи.
5. Захист - процес збереження живого організму як одиниці розмноження: первинний захист – синтез білкової оболонки навколо генетичного матеріалу. У подальшому відбулася організація утилізації відходів біохімічних реакцій клітини - процес виділення.

Наступні ознаки живого відсутні у РНК – організмів:

6. Живлення - процес, за допомогою якого до обміну речовин поступають прості і складні з'єднання необхідні для синтезу нових органічних молекул і запасу енергії. (обмін речовин)

7. Рух – процес необхідний для пошуку джерела живлення і уникнення від пошкоджуючого впливу факторів середовища - діяльність, активність.

8. Ріст - процес збільшення розмірів і маси тіла, виник у відповідь на необхідність запасу енергії в ході онтогенезу особи.

9. Розвиток та активна регуляція свого складу та функцій.

Проте, віруси поза клітинами іншого організму не мають жодної з ознак живого. У них є спадковий апарат, але відсутні необхідні для обміну речовин ферменти, тому вони ростуть і розмножуються лише проникаючи у клітину організму – хазяїна, використовуючи його ферментні системи. В залежності від того, яку ознаку ми використовуємо, можна віднести віруси як до живих, так і до неживих організмів.

Отже, життя – це процес існування біологічних систем (клітина, організм), основу яких складають складні органічні речовини, схильних до самовідтворення і підтримки власного існування в результаті обміну енергією, речовиною і інформацією з середовищем.

3.2.

Життя, як особлива форма існування матерії характеризується двома істотними властивостями – самовідтворенням і обміном речовин з навколишнім середовищем. Саме на властивостях саморепродукції і обміну речовин будуються сучасні гіпотези виникнення життя.

Ще здавна і до нашого часу було наведено велику кількість гіпотез про походження життя на Землі. У наш час існує 5 наукових концепцій виникнення життя:

1. абіотична концепція - виникнення живого з неживого;
2. концепція стаціонарного стану - життя існувало завжди, початку життя не існує;
3. концепція панспермії - життя занесене з Космосу на Землю;
4. теорія самозародження життя;
5. релігійна концепція – креаціонізм.

Теорії самозародження та стаціонарного стану являють собою тільки історичний чи філософський інтерес, так як результати наукових досліджень заперечують висновки цих теорій.

а) Креаціонізм.

Створення всього живого у Всесвіті, руками верховної небесної сили. Креаціонізм (від англ. *creation* — створення) – релігійно – філософська концепція, в рамках якої все різноманіття органічного світу, людства, планети Земля, світу в цілому, розглядається як створене деякою верховною істотою, Богом. У 1650 р. архієпископ Ашер з Ірландії вирахував, що бог почав створювати світ у жовтні 4004 року до н.е. і закінчив 26 жовтня о 9 годині ранку, створивши людину. Він отримав ці дані, склавши вік усіх людей, що згадувалися у Біблії – від Адама до Христа. Проте, виходить що Адам жив у той час, коли, на Близньому Сході існувала цивілізація.

Концепція не розглядається наукою, бо суперечить її законам, за критерієм Поппера ця концепція лежить поза полем наукових знань, бо є незаперечною – науковими методами неможливо довести чи Бог створював, чи не створював Землю. Наука займається лише тими явищами, які піддаються спостереженню, а тому вона ніколи не зможе як довести, так і заперечити цю концепцію. Окрім того, теорія не пояснює причину виникнення і існування цієї верховної істоти, просто постулює її безпочатковість.

б) Гіпотеза “самозародження життя”.

Ця теорія була розповсюджена у Давньому Китаї, Вавілоні та Єгипті, зародилася у часи античного світу та проіснувала до XVII ст.

Виникнення живого з неживого.

Аристотель (384 – 322 рр. до н.е.) – засновник біології, притримувався теорії спонтанного виникнення життя. Згідно з цією гіпотезою, окремі “частинки” речовини мають деякий “активний початок”, який при належних умовах може створити живий організм. Аристотель був правий в тому, що цей “активний початок ” - деяка життєва сила, міститься в заплідненій яйцеклітині, проте помилявся, наголошуючи, що він присутній і в сонячному світлі, багні та гниючому м’ясі. Він стверджував, що жаби виникають з грязі. Емпідокл вважав, що все живе виникло шляхом утворення спочатку окремих органів

– рук, ніг, лап, голів, сердець, які потім випадково комбінувалися, складувалися в тіла і досягнувши вдалої комбінації існували далі. Якщо відбувалася невдала комбінація – такі організми (сфінкси, гідри, кентаври і т.д.) існували не довго і вимирали. Платон стверджував, що живі істоти самозароджуються в землі в процесі гниття, наприклад, мухи з гниючого м'яса. Відомий вчений Ван Гельмонт описав експеримент, в якому він за 3 тижні створив мишу. Для цього потрібні були брудна сорочка, темна шафа і жменя пшениці. Активним початком у процесі зародження миші Ван Гельмонт вважав людський піт.

Виникнення живого з живого.

У 1688 році італійський біолог і лікар Франческо Реді підійшов до проблеми виникнення життя більш гостро і піддав сумніву теорію спонтанного зародження. Він встановив, що маленькі білі черв'ячки, що з'являються на гнилому м'ясі – це личинки мух. Провівши ряд експериментів, він отримав дані, що підтверджували думку про те, що життя може виникнути тільки з попереднього життя (концепція біогенезу). Ці експерименти, проте, не привели до відмови від ідеї самозародження, і хоча ця ідея дещо відійшла на задній план, вона продовжувала залишатися головною версією зародження життя.

У 1860 році проблемою походження життя зайнявся французький хімік Луї Пастер, який у ході ряду експериментів довів справедливість теорії біогенезу і в кінці кінців повністю заперечив теорію спонтанного зародження. Власними дослідженнями він довів, що бактерії присутні всюди і що неживі матеріали легко можуть бути зараженими живими істотами, якщо їх не стерилізувати відповідним чином. Вчений кип'ятив у воді різні середовища, у яких могли б утворитися мікроорганізми. При додатковому кип'ятінні мікроорганізми і їх спори гинули. Пастер приєднав до S – подібної трубки запаяну колбу з вільним кінцем. Спори мікроорганізмів осідали на вигнутій трубці і не могли проникнути у поживне середовище. Гарно прокіп'ячене поживне середовище залишалося стерильним, у ньому не спостерігалося зародження життя, не дивлячись на те, що доступ повітря був забезпечений.

в) Теорія “стаціонарного стану”.

Згідно з даною теорією Земля ніколи не виникала, а існувала вічно. За розрахунками Ашера вік планети – 5000×10^6 років за сучасними оцінками, що спираються на урахування швидкості радіоактивного розпаду, вона завжди могла підтримувати життя, а якщо змінювалася, то дуже незначно. Види також ніколи не виникали, а існували завжди, і у кожного виду є лише дві можливості – або зміна чисельності, або вимирання. Говорячи про постійність видів, науковці, що підтримують дану теорію, в супереч наявності чи відсутності викопних залишків, які показують час появи чи вимирання того чи іншого виду, наводять у якості приклада представників кистеперих риб – латимерію. За палеонтологічними даними ці риби вимерли в кінці крейдового періоду, але пізніше в районі Мадагаскару були знайдені живі представники кистеперих. Лише вивчаючи сучасні види і порівнюючи їх з викопними залишками, можна зробити висновок про вимирання, але і при цьому, вірогідно, він може бути неправильним. Використовуючи палеонтологічні дані для підтримки теорії стаціонарного стану, науковці інтерпретують появу викопних решток в екологічному аспекті: поява нового викопного виду в окремому пласті – це збільшення чисельності його популяції і переміщення у нові місця, де гарні умови існування для збереження залишків.

Проте, дана гіпотеза заперечує сучасні дані астрономії, що стверджують про кінцевий час існування всіх зірок і, відповідно, усіх планетних систем навколо зірок (вік Сонця і Сонячної системи – 4,6 млрд. років).

Гіпотеза стаціонарного стану відрізняється від гіпотези самозародження, проте має однакову мотивацію. За думкою Вернадського, природні науки побудовані на уяві, що життя не приймає участі в існування Всесвіту. Але біосферу треба брати як єдине ціле, як єдиний живий космічний організм, тоді і само собою відпаде питання про початок живого і про скачок від неживого до живого.

Ч. Дарвін довів, що види рослин і тварин не постійні, а мінливі, що існуючі нині види виникли природнім шляхом від інших видів, які існували раніше; спостерігаємо в живій природі

ціленаправленість створюється шляхом природного відбору корисних для організму ненаправлених змін. Спостерігається:

- а) висока репродукція;
- б) виживають не всі – виживають лише найбільш пристосовані;
- в) механізм природного відбору.

г) Теорія “панспермії”.

Згідно з теорією Панспермії, запропонованою у 1865 році німецьким вченим Г. Ріхтером (гіпотеза космозоїв - космічних зачатків, згідно з якою життя є вічним і залишки, що населяють світовий простір, можуть переноситися від однієї планети на іншу) остаточно сформульованою шведським вченим Арреніусом у 1895 році, життя могло бути занесене на Землю з космосу з метеоритами чи космічним пилом. Це уявлення ґрунтується на даних про стійкість деяких організмів і їх спор до радіації, вакууму, низьких температур і інших впливів. Таку думку підтримували вчені XIX – початку XX століття: Лібіх, Кельвін, Гельмгольц, Томсон, С.П. Костичев, Л.С. Берг, П.П. Лазарев. Проте ця гіпотеза не мала у XIX столітті наукових доказів, вважалося, що мікроорганізми гинуть при дії низьких та високих температур, випромінювання і ін. В кінці 60-х рр. інтерес до теорії Панспермії знову виріс – в метеоритах та кометах були знайдені попередники живого – органічні з'єднання, синильна кислота, вода, формальдегід (у 60% випадків в 22 досліджуваних областях) та цианогени. Так, у 1969 році американські вчені знайшли в метеоритах залишки живих організмів (метеорит упав поряд з австралійським містом Мурчісом - мурчісонський метеорит), при хімічному аналізі їх виділили цукри, фосфати, хімічні компоненти молекул ДНК та РНК. У 2006 році вчені космічного центру Джонсона відкрили вуглецеві утворення в мікро тріщинах всередині старого марсіанського метеориту (отже, на Марсі було життя, яке є і до сьогодні).

Радіаційна панспермія. С. Арреніус: в результаті міграції по Всесвіту, викликаною тиском сонячного світла, чи тиском іншої зірки, спори бактерій досягли Землі. Наприклад, терmostійкі бактерії могли потрапити на Землю з Венери в момент

найбільшого наближення цих планет. Зараз, цю ідею відроджують англійські астрофізики Ф. Хойл та С. Вікремасінг. Вони намагаються довести, що міжпланетний пил – це бактерії, віруси та водорості, висушені в природних умовах, проте вони не говорять, де саме в космосі такий процес може відбуватися. Заперечує цю теорію дослід С.В. Лисенко: у вакуумі клітина зривається, бо частина вільної внутрішньоклітинної води дуже швидко випаровується (отже, вакуум є перешкодою для міграції мікроорганізмів) під дією високих температур випромінювання Сонця чи іншої зірки призводить до руйнування оболонки бактерій.

Літопанспермія (від грецького *litos* – камінь) – це різновид панспермії (автор М. Кальвін), за яким біологічний матеріал попав на Землю з метеоритними залишками (бактерія розміром 0,2 мкм в метеоритному залишку розміром 0,6 мкм). Так, в метеоритах знайдено ароматичні речовини і жирні кислоти, сіро – і хлоровмісні органічні речовини, амінокислоти, але не живі організми. Метеорити Муррей та Мурчинсон мали амінокислоти з лівою і правою оптичними асиметріями; метеорити Оргейль та Івунні – головним чином з правої. Амінокислоти, що входять до складу всього живого на Землі, мають головним чином тільки ліву оптичну асиметрію, що і дало поштовх до відродження ідеї панспермії, хоча ця різниця в асиметрії не пояснюється. Ф. Хол та С. Вікремасінг стверджують, що багато глобальних епідемій вірусного походження на Землі (пандемія грипу у 1918 році) мають космічне (кометне) походження, занесені мікрометеоритами від комети. Цю теорію заперечив Д.Тайлер, говорячи, що вірус грипу швидше розповсюджують люди між собою через індивідуальні особливості, чим спостерігається розсіювання вірусів з космосу. Літопанспермія не пояснює захвату метеоритами речовин з інших планетних систем інших зірок і фактично обмежується міграцією біологічного матеріалу у Сонячній системі.

Направлена панспермія (Френсіс Крік та Леслі Оргел, 1973 рік) – наміряне “зараження” Землі мікроорганізмами, т.б. це ціленаправлена діяльність позаземної цивілізації, що існувала задовго до утворення нашої планети за допомогою спеціальних не пілотованих кораблів, можливо для наступної колонізації.

Основні докази: наявність універсального генетичного коду і наявність у всіх її формах рідких для Землі металів (молібдену, що відіграє вирішальну роль у функціонуванні ферментів). За словами авторів, первинна цивілізація існувала, можливо, біля зірки, збагаченої саме молібденом. Л.М.Мухін заперечує теорію, говорячи що молібден знаходиться у нормальній кількості, а не у якійсь особливій як у земній корі, так і в воді Землі; стосовно генетичного коду – ще не має жодної теорії, яка б пояснила його виникнення, тому простіше сказати, що все живе виникло від одного єдиного мікроорганізму, завезеного з космосу.

Зворотна направлена панспермія – (теорія Кріка і Оргела, але розвинута в працях М. Меотнера та Дж. Матлоффа) - відправлення земного генетичного матеріалу на планетні системи інших зірок – мішеней, бо існує загроза термоядерної катастрофи на Землі. Експедиція триватиме в середньому 1 млн. років і лише з мікроорганізмами, які мають посилений радіаційний захист – наукова фантастика. Прискорена зворотна панспермія (К. Саган, 1961р.) – посилати земні мікроорганізми - синьо-зелені водорості) на Венеру і розпиляти їх в атмосфері під шаром хмар, що змінить її клімат і вона стане придатною для життя людини. Зараз, маючи нові дані автору краще послати мікроорганізми на Марс, там умови існування такі, як у нас були на порозі етапу власної еволюції. Проте Марс знаходиться від Сонця далі, тому цей поріг навряд чи буде пройдено, і якщо люди бажають використати цю планету, то її треба колонізувати.

Теорія панспермії може пояснити тільки факт зародження життя на Землі, але не пояснює, що є першоосновою органічного матеріалу, і як це вийшло.

д) Теорія “абіогенного зародження”.

В залежності від того, що є первинним, розрізняють 2 методологічні підходи до питання виникнення життя:

Генобіоз – підхід, заснований на твердженні, що первинною є молекулярна система з властивостями первинного генетичного коду.

Голобіоз – первинною є структура, що має первинний обмін речовин за участі ферментного механізму.

Гіпотеза субстратного походження життя (біохімічна гіпотеза).

В основу цієї гіпотези лягла концепція Опаріна – Холдейна. Засновники – О.І. Опарін (книга “Походження життя, 1924р.”) та Дж.Холдейн (стаття, 1929р.) прийшли до висновку незалежно один від одного. Тому теорію про походження життя на Землі в результаті “біологічного вибуху” сміливо можна назвати теорією Опаріна, проте із поваги до обох вчених, весь світ називає її теорією Опаріна – Холдейна.

Згідно цієї теорії процес, що призведе до виникненню життя на Землі, може бути поділений на 3 етапи:

- виникнення органічних речовин;
- виникнення білків;
- виникнення білкових тіл.

Етап 1. Утворення органічних речовин з неорганічних.

Для виникнення життя на Землі важлива первинна атмосфера планети. Вона, як і зірки (утворилися ж космічного пилу) поряд з металами має водень, аміак, воду і найпростіший вуглець – метан. Умови для початку процесу формування білкових структур встановилися з моменту появи первинного океану. У водному середовищі похідні вуглецю могли перетворюватися при дії складних хімічних змін. В результаті такого ускладнення молекул могли утворитися більш складні органічні речовини, а саме вуглеводи - біополі мери..

Етап 2. Полімеризація первинних органічних речовин.

У гідросфері утворюються упорядковані складні речовини – біополімери: нуклеїнові кислоти та білки. В цей час всі органічні з’єднання знаходилися в первинному океані Землі, а більш складні могли утворитися на поверхні мілководдя, що прогрівалося сонцем. Порівняно не складні органічні речовини почали об’єднуватися у великі біологічні молекули. Утворилися ферменти (каталізатори), що допомагають виникненню або розпаду молекул. В результаті їх активності виникли “першоелементи життя” – нуклеїнові кислоти.

Наука довела, що в результаті застосування ультрафіолетових променів можна штучно синтезувати не лише амінокислоти, але і інші біохімічні речовини. Великою перемогою сучасної

біохімії є синтез молекул білків – гормону інсуліну, що керує вуглеводним обміном. У 1955р. Американський дослідник С. Міллер, пропускаючи електричні заряди через суміш газів і парів, отримав найпростіші жирні кислоти, сечовину, оцтову та мурашину кислоти і декілька амінокислот. Він зробив висновок, що еволюція може відбуватися при фазовообособленому стані з розчину коацерватів, але не може себе відтворювати.

Етап 3. Утворення коацервантних крапель (коацерватів).

При окремих умовах водна оболонка органічних молекул стала набувати чітких меж і відокремила молекулу від навколишнього розчину (виникли шари ліпідів, що відокремлюють краплю від навколишнього водного середовища – ліпіди в ході еволюції перетворилися на зовнішню мембрану, що підвищило життєспроможність і стійкість організму). Молекули, відмежовані водною оболонкою, об'єднувалися, утворюючи багатомолекулярні комплекси – коацервати. Вони також могли виникнути шляхом змішування різних полімерів, при цьому відбувалася само зборка полімерних молекул у багато молекулярні утворення. Виникнення мембрани, що мала вибірково проникність, допомогло удосконалювати саморегулюючу систему аж до виникнення первинних клітин. Всередині коацерватів знаходилися молекули нуклеїнових кислот, білків, ферментів, енергетичних молекул. Отже, виникнення коацерватів – це стадія перед життя, а найбільш важливим етапом становлення життя було виникнення механізму відтворення собі подібного і успадкування властивостей попередніх поколінь. Це стало можливим завдяки утворенню складних комплексів нуклеїнових кислот та білків - так виникла головна властивість живого – відтворення собі подібних молекул. Краплі були здатні поглинати ззовні речовини за типом відкритої системи. При включенні до крапель каталізаторів (як і ферментів) в них відбувалися різні реакції, в тому числі і полімеризація мономерів, що надходять ззовні. Поступово краплі збільшувалися в розмірі і вазі, а потім дробилися на дочірні утворення. Таким чином, коацервати могли рости, розмножуватися і мали обмін речовин. Далі вони зазнавали природного відбору, що забезпечило їх еволюцію. Це призвело до утворення протобіонтів - протоклітин, які ще не є

“життям ” у повному змісті цього слова, бо у них відсутній механізм точного відтворення набору каталізаторів у дочірніх краплях (метаболізму), що гарантує виживання. Пізніше виник матричний синтез (точне копіювання біологічної інформації) та високо енергетичні системи енергозабезпечення життєдіяльності (використання АТФ), що забезпечило перехід від протобіонтів до клітини. Біологічний відбір став домінувати над хімічним, життя стало розвиватися за законами біологічної еволюції.

Теорія має одну велику проблему, яку багато років намагалися не торкатися: якщо б спонтанно в коацерваті виникали б поодинокі вдалі конструкції білкових молекул, то як вони б копіювалися для розповсюдження всередині коацервату і передачі нащадкам? Це теорія не пояснює. Проте, було показано, що перші коацервати могли утворюватися самочинно з ліпідів, синтезованих абіогенним шляхом, і могли ввійти в симбіоз з “живими розчинами” – колоніями самовідтворюючих молекул РНК, а таке угруповання вже можна назвати організмом.

Також дана гіпотеза суперечить палеонтологічним даним, що говорять про малий передбіологічний час еволюції, якого було б недостатньо для утворення живого таким субстратним шляхом. Палеонтологи поставили дилему: або життя виникло само собою за дуже короткий час і з високою швидкістю не залишивши слідів в палеонтологічних записах, або життя занесене на Землю ззовні.

Гіпотеза утворення життя з органічної речовини Всесвіту.

Земля і ніші планети мали речовини, завдяки яким життя могло зародитися всюди, а саме молекули поліциклічних ароматичних гідрокарбонатів (ПАГ). Це нафталін, речовини присутні у димі та смозі, що утворюються при згоранні органічного добрива чи в димі цигарок. Вони складають до половини речовин, що містяться у метеоритах які попадають на Землю разом з космічним пилом. Такі метеорити знаходяться в астероїдному поясі, який міститься між Марсом та Юпітером. Отже, молекули ПАГ утворилися в період формування Сонячної системи і могли бути присутніми як на Землі, так і на інших планетах. ПАГ в живих клітинах не зустрічаються, але легко

перетворюються в інші з'єднання, без яких життя неможливе (Еверет Шок довів, що вони можуть утворювати амінокислоти; а недавно доведено, що вони під дією ультрафіолету можуть перетворюватися в спирти та хінони). А далі все за теорією Опаріна – Холдейна, тобто дана теорія пояснює лише синтез простих органічних речовин з неорганічних, не відповідаючи на питання як відбулося утворення передбіологічних систем.

Гіпотеза утворення життя за рахунок РНК.

До ХХІ ст. Теорія Опаріна – Холдейна, що наголошувала на первинному виникненні білків, практично уступила місце більш сучасній. Пуском до її розробки стало відкриття **рибозимів** – молекул РНК, що мають ферментативну активність і тому можуть поєднувати в собі функції, які в клітинах виконують окремо одні від одних білки та ДНК - каталізувати біохімічні реакції та зберігати спадкову інформацію. За їх відкриття у 1989р. Чек і Альтман отримали Нобелівську премію у галузі хімії. Отже, можливо, першими живими істотами були РНК – організми без білків і ДНК, які можуть каталізувати синтез власних копій; т.б. все почалося зовсім не з амінокислот, а з РНК.

На первинній Землі мінеральні породи в глибині океану, такі як карбонат кальцію, цеоліти мають правильну орієнтацію нуклеотидів один відносно одного і їх стабільну структуру. Вони могли активно накопичувати нуклеотиди в ланцюги при цьому стали частіше зустрічатися і хімічно взаємодіяти. Короткі ланцюги об'єднувалися в довгі (20 – 30 ланцюгів), що призвело до утворення рибози мів,це, в свою чергу, до появи ферментативного відтворення - копіювання навколишніх РНК. І, таким чином, через мільйони років рибозими стали з'єднувати амінокислотні ланцюги - синтезувати білки та утворювати олігопептиди, що захищали первинні рибозими шляхом упакування їх всередину коацерватів.

Таким чином, всі розглянуті гіпотези мають ряд тверджень, які можна поставити під сумнів. І.В. Гете сказав: “Гіпотези – це стропила, які зводять перед будовою будівлі і зносять, коли будинок готовий”. Проте у випадку з гіпотезами про походження життя, ці стропила будуть стояти вічно, бо будівля ніколи не буде побудована.

Отже, життя виникло абіогенним шляхом. На сьогоднішній час живе утворюється тільки з живого (біогенне походження). Можливість повторного виникнення життя на Землі виключена.

Контрольні запитання та завдання

1. Пригадайте, що вивчає “Анатомія та еволюція нервової системи людини”, та які методи дослідження використовує?
2. Назвіть українських вчених, які внесли вагомий вклад у розвиток уявлень про анатомію та еволюцію НС людини. Які саме відкриття вони зробили?
3. Порівняйте еволюційні концепції утворення життя. Які з цих концепцій найбільш вірогідні і чому?
4. Самостійно розгляньте процеси (мікро – та макроеволюція); форми (філітична, дивергентна і конвергентна еволюція, паралелізм) та типи еволюції (аллогенез - ідіоадаптація, арогенез - ароморфоз та морфологічний регрес)
5. Випишіть основні ароморфози за період існування Землі та стосовно розвитку нервової системи.

Лекція № 2.

Тема: “ Будова та розвиток нервової системи. Спинний мозок та області іннервації спинномозкових нервів ”.

План:

1. Функції нервової системи.
2. Будова нервової тканини (нейрони та нейроглія).
3. Рефлекторний принцип функціонування нервової системи.
4. Відділи нервової системи.
5. Будова спинного мозку:
Зовнішня та сегментарна будова спинного мозку;
Будова сірої речовини;
Будова білої речовини;
6. Функції спинного мозку;

7. Спинномозкові нерви, їх похідні та області іннервації.

1.

Організм людини являє собою цілісну високоорганізовану систему, яка саморегулюється в процесі її функціонування. Кожна із ста трильйонів клітин організму людини має надзвичайно складну структуру, різноманітні функції і багатосторонню взаємодію з іншими клітинами. В процесі історичного розвитку тваринного світу з багатоклітинних організмів розвинулася нервова система, яка разом з гуморальними механізмами регулює і координує всі функції організму і його постійній взаємодії з зовнішнім середовищем. Спільний регулюючий вплив нервової системи і гуморальних чинників на фізіологічні процеси називається нейрогуморальною регуляцією.

Нервова система об'єднує, регулює діяльність всіх органів, тканин і клітин організму, забезпечує взаємодію організму з зовнішнім середовищем; регулює поведінку у зовнішньому середовищі, пристосовує діяльність всього організму до мінливих умов довкілля; тобто нервова система погоджує функціонування всіх анатомічних структур в організмі у точній відповідності з реальною ситуацією в навколишньому середовищі. Нервова система як інтегративний апарат, що керує поведінкою організму, проявляється лише на окремому етапі еволюційного розвитку. Так, поведінка найпростіших тварин оснований та принципах таксису – загальна реакція у відносно простих організмів на зовнішні подразники, при якій їх просторова організація і переміщення визначаються силою цих зовнішніх впливів: наявність їжі, світло, що позитивно чи негативно впливають на організм. З формуванням нервової системи з'являються інші форми поведінки, основані на рефлексах – більш точних реакціях організму на локальні впливи сигналів, що поступають з навколишнього середовища. Поряд з вродженими механізмами, що забезпечують стереотипну поведінку тварин - інстинктах, істотна роль у розвитку нервової системи належить навчанню, що приводить до формування розумової діяльності, характерної для вищих приматів.

Функції нервової системи:

- 1. Аналіз інформації (аналітична функція).** За допомогою нервової системи здійснюється зв'язок із зовнішнім середовищем, тобто прийом і аналіз різноманітних сигналів з навколишнього середовища і внутрішніх органів. При цьому формується відповідні реакції на ці сигнали. За допомогою органів чуття і спеціальних чуттєвих нервових закінчень, розміщених в шкірі, внутрішніх органах і скелетних м'язах, нервова система постійно отримує інформацію про стан зовнішнього і внутрішнього середовища. Справді, на будь – яке роздратування ззовні організм відповідає тією чи іншою рефлекторною реакцією. Так, при опіку руки вона відсмикується, при дії їжі на слизові оболонки порожнини роту виділяється слина і шлунковий сік і т.д.
- 2. Регуляція функцій організму (регуляторна функція).** Дихання, травлення, водний баланс, збереження гомеостазу, положення тіла і його частин, локомоція, репродукція.
- 3. Інтегративна діяльність.** Координація функцій, чутливість, увага, сон, навчання, адаптація. Функціонування нервової системи пов'язане з сприйняттям і обробкою різноманітної сенсорної інформації, а також інформаційним обміном між різними частинами організму і зовнішнім середовищем. Передача інформації між нервовими клітинами здійснюється у формі нервових імпульсів. Нервові імпульси виникають в сенсорних нейронах як результат активації їх сприймаючих структур - рецепторами (активуються змінами у зовнішньому і внутрішньому середовищі). Сенсорні нейрони передають імпульси в спинний і головний мозок, де відбувається активація інших нейронів і передача збудження на мотонейрон, що контактують з ефекторними нейронами (у виконавчих органах знаходяться). Таким чином органи під впливом нервових імпульсів змінюють свою роботу чи знижують її рівень.
- 4. З діяльністю вищих відділів нервової системи пов'язане здійснення психічних функцій,** що в основному характерно для вищих тварин і особливо людини – усвідомлення сигналів

навколишнього світу, їхнє запам'ятовування, ухвалення рішення й організація цілеспрямованого поведіння, абстрактне мислення і мова.

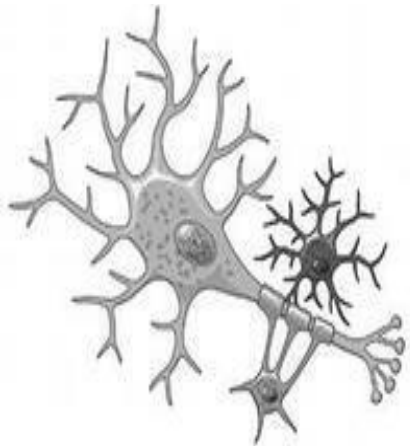
5. Нервова система забезпечує також пам'ять – властивість зберігати і накопичувати корисну для організму інформацію, що отримується з зовнішнього і внутрішнього середовища.

Нервовий механізм регуляції функцій організму є більш дієвим та досконалим, ніж гуморальний. Це забезпечується, по – перше, швидким поширенням подразнення по нервовій системі (до 100 – 120 м/с) і, по – друге, тим, що нервові імпульси приходять до визначених органів і тому відповідні реакції більш швидші і точніші.

Усі ці складні перераховані функції здійснюються величезною кількістю нервових клітин – нейронів, об'єднаних у складні нейронні ланцюги і центри.

2.

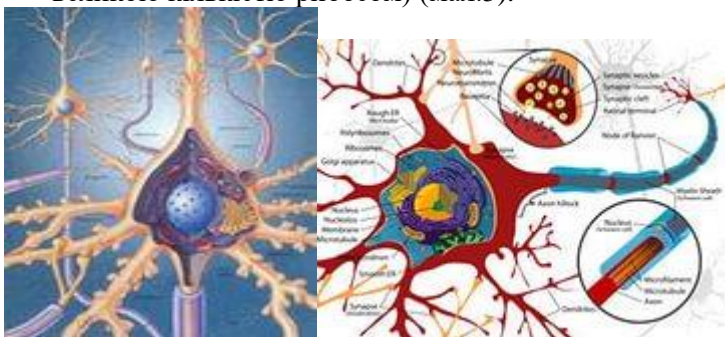
Нервова тканина складається з нервових клітин – нейронів та нейроглії (мал.4).



Мал. 4. Будова нервової тканини

Нейрон – структурна і функціональна одиниця нервової системи, пристосована до здійснення прийому, обробки, збереження, передачі і інтеграції інформації., формує поведінку, вищу нервову і психічну діяльність людини.

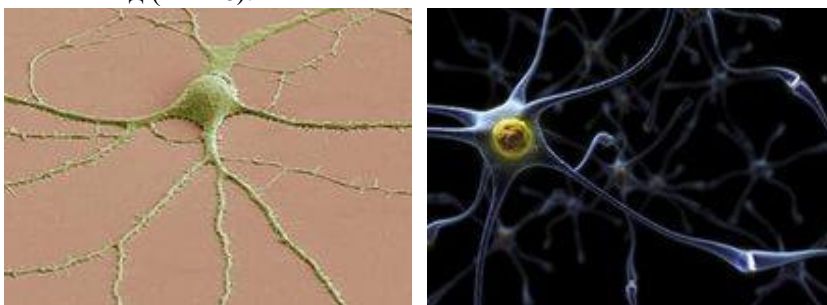
- Кожний нейрон є автономною одиницею – клітина з ядром і цитоплазмою. Ззовні клітина обмежена оболонкою – плазмалемою. Має органели, характерні для основних клітин і специфічні органели: нейрофібрили (побудовані з білкових молекул довгу тонкі опорні нитки) і тигроїдну речовину - речовину Ніссля (ділянки цитоплазми з великою кількістю рибосом) (мал.5).

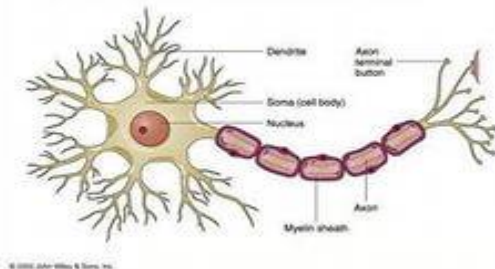


Мал. 5. Внутрішня будова нейрону

- Кожний нейрон є генетичною одиницею (має генетично запрограмований код, що визначає специфіку будови, метаболізм і зв'язки з сусідніми нейронами) основні зв'язки нейронів генетично запрограмовані, але є модифікації під час навчання і формування різних навичок.
- Кожний нейрон є функціональною одиницею – елементарна структура, яка може сприймати подразнення і збуджуватися, передавати збудження у формі імпульсу сусіднім нейронам чи іннервованим органам і м'язам.
- Це високодиференційована клітина – поляризована одиниця, т.б. проводить імпульс лише в одному напрямку. Складається з тіла - соми (трофічна функція – в ньому протікають обмінні процеси, синтезуються

макромолекули, що надходять у відростки, виробляється енергія), відростків різного типу (дендрити – мають шипики – створюють умови для розміщення контактів з іншими нервовими клітинами, особливо їх багато на клітинах кори великих півкуль головного мозку; дендрити одного нейрону контактують із сотнями і тисячами інших клітин, проводять збудження до тіла нейрону -вхід; аксон - нейрит – довгий ниткоподібний відросток, що починається від тіла клітини (до 1,5 м), кінець його сильно гілкується, утворює пензлик з кінцевих галузей, що утворюють контакти з сотнями клітин, здійснює проведення імпульсу від рецептора до нервових клітин, від однієї нервової клітини до іншої і від нейрону до виконавчого органу (м'яза, залози) – від тіла нейрону – вихід (мал. 6).





Мал 6. Зовнішня будова нервової клітини

- Кожний нейрон є рефлекторною одиницею – елементарна складова частина рефлекторної дуги.
- Кожний нейрон є патологічною одиницею. Різні частини нервової клітини і її відростків, відокремлені шляхом пошкодження від її тіла гинуть чи дегенерують. Нейрони, що загинули не відновлюються. У випадку їх загибелі після утворення тіло нейронів не може бути відновлене, але відновлення можливе шляхом росту відростка і відновленню зв'язків (периферична нервова система).

Мієлінова оболонка складається з жироподібних речовин і білків. Вона відіграє роль ізолятора і сприяє більш швидкому і чіткому проведенню нервових імпульсів, перешкоджає розповсюдженню електричних нервових імпульсів на сусідні паралельні нервові волокна, забезпечує нормальну координацію рухів. Ті нервові волокна, які не мають мієлінової оболонки, називаються безм'якотними. Мієлінові волокна називають м'якотними. Всі рухові і чутливі нерви складаються з мієлінових волокон. Не мієлінові волокна зустрічаються переважно в постгангліонарних волокнах симпатичних нервів. Чутливі волокна типу С також є не мієліновими і швидкість проведення збудження в них не більше 3 м/с. Швидкість проведення збудження в мієлінових волокнах більш висока – 100-120 м/с. Це обумовлене наявністю в них перехватів Ранв'є і мієлінових муфт між ними. Мієлінова оболонка покриває осьовий циліндр не суцільним шаром, а через кожні 0,5-2 мм переривається, залишаючи відкритими вузькі (шириною 1-2

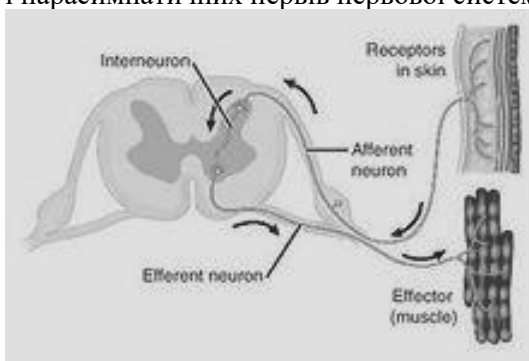
мкм) ділянки осьового циліндра, - перехватами Ранв'є. В них виникають послідовні нервові імпульси (потенціали дії), які перескакуючи через мієлінові сегменти до сусідніх перехватів, швидко (стрибокподібно) розповсюджуються вздовж нервового волокна.

Класифікація нейронів:

За будовою і функціями розрізняють 3 **основні типи нейронів** (мал 7.):

1. Аферентні (чутливі) – сприймають подразнення і передають збудження від рецепторів на інші нейрони;
2. Еферентні (рухові і секреторні) – передають збудження до виконавчих органів;
3. Проміжні (вставні) – зв'язують одні нейрони з іншими, за характером виникаючого ефекту вставні нейрони поділяють на збудливі і гальмівні, їх найбільше в ЦНС.

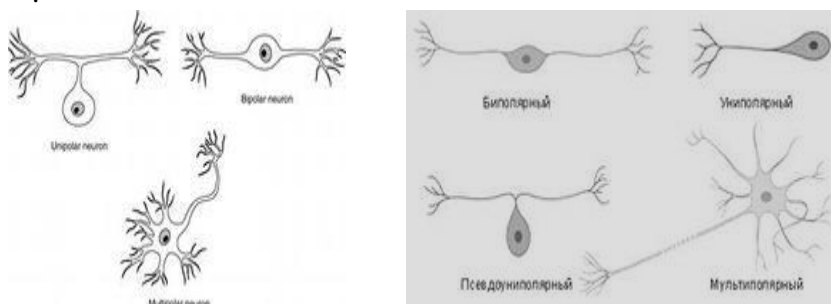
Ті з еферентних нейронів, які утворюють рухові нервові волокна, що йдуть до скелетних м'язів, називають мотонейронами (альфа і гамма – мотонейрон); їх тіла лежать у передніх рогах сірої речовини спинного мозку і в рухових центрах стовбурної частини головного мозку. До еферентних нейронів і в рухових центрах стовбурної частини головного мозку. До еферентних нейронів належать нейрони симпатичних і парасимпатичних нервів нервової системи.



Мал. 7. Типи нейронів за будовою та функціями

Нейрони можуть мати 1,2 і багато відростків. Місце, де виходить з клітини відросток, злегка видовжене і називається

полюсом клітини (мал. 8). Нейрон з 1м відростком є однополюсним - уніполярним (найбільше у безхребетних – моллюсків і комах); з двома – двополюсний - біполярний (периферичні чутливі нейрони – нюхові, вестибулярні, слухові: один відросток – аксон – направляється в ЦНС, а інший – аксоноподібний дендрит іде на периферію. До складу сітківки ока також входять біполярні нейрони); мультиполярні (у людини основний вид нейронів); псевдоуніполярні – чутливі - рецепторні нейрони, що несуть збудження від рецепторів шкіри, м'язів, сухожиль, суглобів внутрішніх органів у ЦНС. Їх тіла розташовані межами ЦНС – в спинно – мозкових нервових вузлах (у міжхребетних отворах) і у відповідних їм за походженням гангліях (вузлах) черепно – мозкових нервів. В процесі онтогенезу в цих нейронах відбувається зближення біля тіла початкових ділянок центрального і периферичного відростків і злиття їх в один загальний відросток, який потім Т – подібно ділиться на дві гілки, одна з них у складі чутливого корінця вступає в мозок, а друга йде на периферію до рецепторів. Перша гілка є аксоном, друга – аксоноподібним дендритом.



Мал. 8. Типи нейронів за кількістю полюсів

Функції нейрону: 1) рецепторна (сприйняття подразнення); 2) інтегративна (на 1 нейроні закінчуються до 5 тисяч відростків інших нейронів); 3) ефektorна (передача впливів на інші нейрони, або на робочий орган).

На ранніх стадіях ембріонального розвитку нейрон складається з тіла, що має 2 недиференційованих і

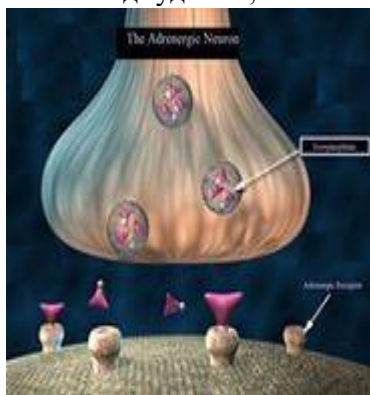
нерозгалужених відростка. Тіло містить велике ядро, оточене невеликим шаром цитоплазми. Потім відносний обсяг ядра зменшується, збільшується цитоплазма, кількість у ній рибосом і формується у ній апарат Гольджі. На третьому місяці внутрішньоутробного розвитку починається ріст аксону, дендрити виростають пізніше. Найбільш пізно формується дендритний шипиків апарат, розвиток якого в постнатальному періоді залежить від надходження зовнішньої інформації.

Більшість нервів, що іннервують власне тіло (м'язи, сухожилля, окістя кісток) є м'якотними. Мієлін (речовина ліпідної природи) має злегка жовтуватий колір, тому м'якотні волокна виглядають світлими. Безм'якотні нервові волокна не мають мієлінової оболонки, вони ізольовані тонкою ендотеліальною оболонкою. Зустрічаються переважно в нервах вегетативної нервової системи. За структурно – функціональними особливостями нервові волокна ділять на 3 основні групи: А, В і С. Найбільш товсті і швидко проводять нервові імпульси А-альфа – волокна, це рухові волокна альфа – мотонейронів і чутливі волокна, що несуть нервові імпульси від пропріорецепторів м'язів.

Нервова система складається з великої кількості окремих структурно – функціональних елементів – нейронів, які функціонують як єдина цілісна система. Ця єдність забезпечується наявністю синапсів. **Синапс** – місце з'єднання двох нейронів, а також контакт нейрона з ефекторною клітиною, наприклад, з м'язовим волокном. В синапсах проявляються основні закономірності діяльності ЦНС. Від їх кількості в ЦНС залежать розумові і фізичні здібності людини. Через погіршення функціональної спроможності синапсів внаслідок виснаження запасів медіаторів які беруть участь у передачі збудження і в здійсненні гальмування настає фізична і розумова втома. В синапсах локалізується цілюща дія багатьох психотропних лікарських препаратів. Збуджуюча і паралізуюча дія наркотичних речовин, алкоголю, нікотину проявляється також у синапсах. Алкоголь, наприклад, вивільнює з пресинаптичним частин медіатор норадреналін підвищуючи спочатку процеси збудження і виключаючи у зв'язку з цим ейфорію (стан

піднесеного настрою), а вслід за цим провокує пригнічення ЦНС, дискоординацію рухів.

Будова синапсу. Ширина щілини між нейронами $\approx 20 - 50$ нм. Нервове закінчення, щілина і спеціалізована ділянка мембрани другого нейрона являють собою у функціональному змісті єдине ціле - *синапс* (область контакту) (мал. 9). З огляду на напрямок поширення нервового імпульсу, нейрон, якому належить нервове закінчення, називають пресинаптичним, а другий постсинаптичним. Відповідно так називаються і мембрани відповідних нейронів. Пресинаптична частина синапсу знаходиться на нервовому закінченні. Нервові закінчення в ЦНС мають вид гудзиків, чи колечок бляшок.



Мал. 9. Будова синапсу

Кожна синаптична бляшка вкрита пресинаптичною мембраною. Постсинаптична мембрана знаходиться чи на тілі чи на дендритах нейрона, до якого передається нервовий імпульс. У пресинаптичній області є великі скупчення мітохондрій. Збудження через синапси передається хімічним шляхом за допомогою особливої речовини чи посередника медіатора, що знаходиться в синаптичних пухирцях, розташованих у синаптичній бляшці. Один пухирець містить кілька тисяч молекул медіатора. У різних синапсах виробляються різні медіатори. Найчастіше це ацетилхолін, адреналін і норадреналін

(збуджуючі медіатори); гамма – аміномасляна кислота і гліцин (гальмівні).

Види синапсів: нейрон – нейрональні (аксо – соматичні, аксо – дендритні, аксо – аксональні) та нервово – м’язові. Один нейрон (його аксон) може утворити до 10 000 синапсів на багатьох нервових клітинах і на одній нервовій клітині може знаходитися до 10 000 синапсів від багатьох інших нейронів. Контакткування одного нейрона з багатьма нейронами, називається *дивергенцією* шляхів проведення нервових імпульсів. Дивергенція (розходження) обумовлює *іrrадіацію* (поширення) збудження в ЦНС. Другий варіант, тобто контакткування багатьох нейронів з одним нейроном, називається *конвергенцією* (сходження).

Нейроглія – (гліоцити чи гліальні клітини) виконують допоміжні функції в нервовій системі. На відміну від нервових клітин вони зберігають схильність до мітотичного поділу у дорослого організму, т.б. вони можуть розмножуватися. Існують 2 типи нейроглії: макро- та мікроглія (табл.1). Макроглія включає астроглію та олігодендроглію.

Таблиця 1. Види нейроглії

Типи нейроглії	Локалізація	Значення
астроглія	Сіра і біла речовина головного і спинного мозку	Має багато численні і довгі відростки – обмежує нервові клітини і кровоносні капіляри – забезпечує транспорт речовин з кровоносних капілярів до нервових клітин; приймає участь в утворенні гематоенцефалічного бар’єру (вибірковий транспорт речовин між кров’ю і нервовими клітинами, регуляція живлення нервових клітин); активують синапси і нейрони.
олігодендроглія	Біла речовина, периферич	Мало контактів і не утворюють синоптичного типу контактів; обмежує нервові клітини і їх аксони;

	ні нерви	утворює навколо нервових волокон мієлінову оболонку (біологічний ізолятор, що попереджає розповсюдження збудження на сусідні нейрони), що підвищує швидкість проведення імпульсів в ЦНСі.
мікроглія	Біла речовина, навколо кровоносних судин	Невеличкі клітини. Розсіяні в ЦНС. Виконують захисну роль – при травмах чи дегенерації нервової тканини вони мігрують до місця пошкодження, де перетворюються на великі макрофаги, що поглинають (фагоцитоз) продукти розпаду – попереджують виникнення інфекції і запалення в нервових тканинах, попадання чужорідних субстанцій.
епендима	Вистилає всі внутрішні порожнини в головному і спинному мозку	Виконує роль бар'єра між речовиною мозку і оживаючою його спинномозковою рідиною; регулює секрецію і склад спинномозкової рідини – ліквора.

Аксон покритий мієліною оболонкою називають нервовим волокном. З нервових волокон утворюються нерви і провідні шляхи ЦНС. Центральна частина будь – якого відростка називається осьовим циліндром = аксоплазма, пронизана нейрофібрилами, між якими знаходяться мітохондрії. Поверхня осевого циліндра представлена плазматичною мембраною. Мембрана складається з подвійного шару ліпідів (жироподібних речовин), білків і мукополісахаридів. Білки утворюють канали для води і іонів, формують іонні помпи. Мембрана є напівпроникною – одні іони вільно пропускає в стані спокою, інші – затримує. В нервових волокнах плазматична мембрана

покрита шваннівською оболонкою (неврилемою). Клітини, з яких складається шваннівська оболонка, можуть багаторазово спіральньо обкручувати осьовий циліндр, утворюючи мієлінову оболонку, яка розташовується між неврилемою і плазматичною мембраною.

3.

Поняття рефлексу. Основною формою нервової діяльності є рефлекторні акти. **Рефлекс** (лат. – відображення, віддзеркалення) – реакція - відповідь організму на подразнення з зовнішнього чи внутрішнього середовища, здійснювана за допомогою ЦНС. Подразнення шкіри підошовної частини ноги у людини викликає рефлекторне згинання стопи і пальців. Це підошовний рефлекс. При ударі по сухожиллю чотиглавого м'яза стегна під наколінником нога розгинається у коліні. Це колінний рефлекс. Дотик до губ немовляти викликає у нього смоктальний рух – смоктальний рефлекс. Освітлення яскравим світлом ока викликає звуження зіниці – зіничний рефлекс. Завдяки рефлекторній діяльності організм здатний швидко реагувати на різні зміни зовнішнього і внутрішнього середовища. Рефлекторні реакції дуже різноманітні кожний рефлекс виникає при подразненні відповідної ділянки тіла. Та область тіла, подразнення якої викликає певний рефлекс, називається рефлексогенною зоною. Для слиновидільної рефлекторної реакції рефлексогенною зоною є смакові рецептори ротової порожнини, які подразнюються їжею.

Класифікація рефлексів. За походженням виділяють безумовні та умовні рефлекси; за біологічним значенням – харчові, захисні, статеві, орієнтувальні, рухові; в залежності від місця розташування рецепторів, з яких викликаються рефлекси – екстерорецептивні, інтерорецептивні, пропріорецептивні (м'язові, сухожильні). В окрему групу виділяють моторні, секреторні, дихальні, мигальні, травні, судинні та інші рефлекси.

Рефлекторна дуга – шлях по якому проходить збудження при здійсненні рефлексу. Шлях, по якому проходять нервові імпульси від рецептору до виконавчого органу, називають рефлекторною дугою, частини якої зв'язані між собою за

допомогою синапсів. Це матеріальна основа рефлексу Дуга спинномозкового рефлексу складається з 5 ділянок (мал.10.):

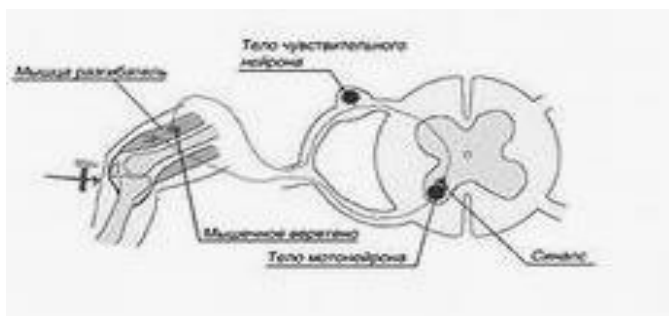
1. Рецептора – нервові закінчення, чутливі до подразників. Різні за будовою, місцем розташування і функціями. Деякі мають вид просто побудованих нервових закінчень, або вони є окремими елементами складно побудованих органів чуттів, як, наприклад, сітківка ока. За місцем розташування рецептори поділяють на екстрорецептори (сприймають подразнення зовнішнього середовища – органи нюху, смаку, ока, шкіри), інтерорецептори (в тканинах внутрішніх органів – сприймають зміни внутрішнього середовища) і пропріорецептори (у м'язах, сухожиллях і сприймають скорочення і розтягнення мускулатури, сигналізують про положення і рух тіла).

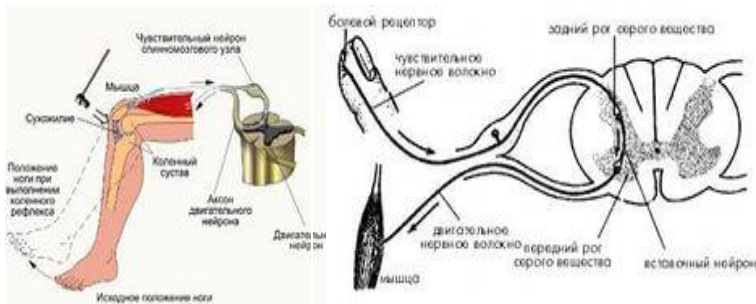
2. Аферентний нейрон.

3. Певна ділянка ЦНС – нервовий центр. У ЦНС за рахунок вставних нейронів рефлекс з місцевого акта перетворюється в цілісну діяльність нервової системи, де відбувається обробка сигналів.

4. Еферентний нейрон. (до робочого органа)

5. Робочий орган (ефектор).





Мал. 10. Будова рефлекторної дуги

Через спинний мозок проходять дуги безлічі рефлексів. Рефлекс можливий тільки за умови цілісності всіх 5 ділянок рефлекторної дуги. Порушення однієї – неможливість здійснення відповідної реакції.

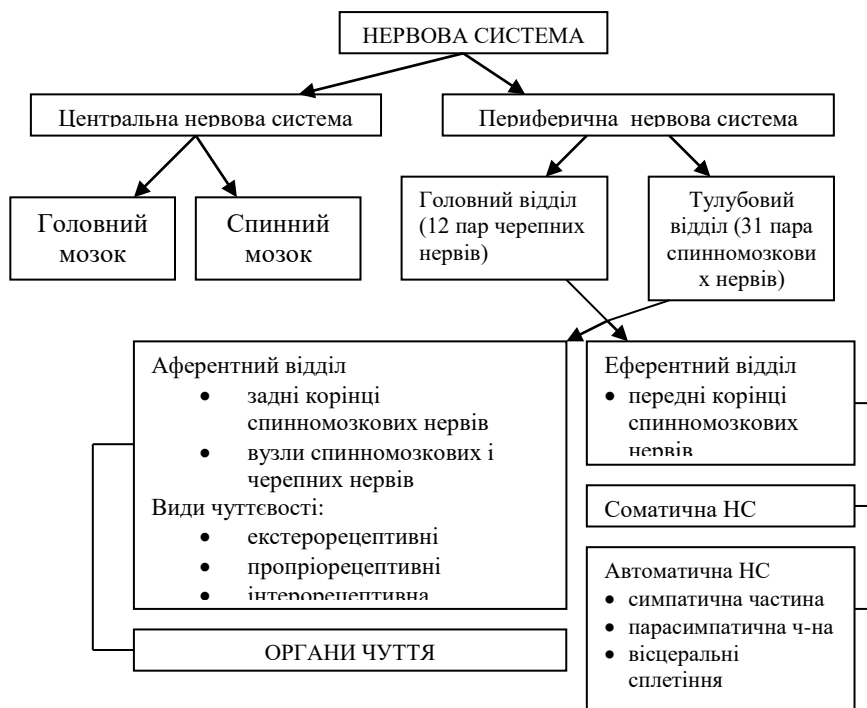
Шлях збудження при рефлексі не закінчується в робочому органі. Коли орган реагує на подразнення, у його рецепторах виникає збудження, що проводиться ЦНС і сигналізує про те, що рефлекторна дія відбулася. П.К.Анохін назвав це явище **зворотною аферентацією**. Отже, існує кільцева взаємодія між регуляторами (нервовими центрами) і регульованими процесами, що дає підставу говорити не про рефлекторну дугу, а про рефлекторне кільце - рефлекторний ланцюжок. У рефлекторному кільці є додаткові ланки у вигляді рецепторів виконавчого органа, аферентного нейрона і системи вставних нейронів, що передають вторинні аферентні імпульси на відцентрові нейрони рефлекторного кільця у порівнянні з рефлекторною дугою. Вторинна аферентна імпульсація (зворотній зв'язок) дуже важливий в механізмах координації, яку здійснює нервова система. У хворих із порушеною чутливістю м'язів, рухи, особлива ходьба, втрачають повільність, стають некоординованими. ЦНС у таких хворих втрачає контроль над рухами. Завдяки зворотнім зв'язкам ми можемо судити про результати дії, вносити поправки у нашу діяльність, виправляти помилки. У зв'язку з тим, що в будь – якому рефлекторному акті беруть участь групи нейронів, що

передають імпульси в різні відділи мозку, у рефлекторну реакцію утягує весь організм. І дійсно, якщо вас зненацька укололи шпилькою у руку, ви негайно її відсмикнете. При цьому не тільки скоротяться м'язи руки, зміниться подих, діяльність серцево – судинної системи. Ви словами відреагуєте на несподіваний укол. У відповідну реакцію включаються практично весь організм. Рефлекторний акт – координована реакція всього організму.

4.

Нервова система у функціональному і структурному відношенні поділяється на периферичну і центральну нервову системи (схема 1).

Схема 1. Відділи нервової системи



Центральна нервова система – сукупність пов’язаних між собою нейронів і представлена головним і спинним мозком. На розрізі головного і спинного мозку розрізняють ділянки більш темного кольору – сіра речовина мозку (утворена тілами нервових клітин) і ділянки білого кольору – біла речовина мозку (скупчення нервових волокон, покритих мієліновою оболонкою).

Периферична частина нервової системи утворена **нервами** – пучками нервових волокон, вкритих зверху загальною сполучнотканною оболонкою. До периферичної нервової системи відносять і **нервові вузли**, або **ганглії**, - скупчення нервових клітин поза спинним і головним мозком; нервові сплетіння і стволи. Основними структурами периферійної нервової системи є спинно – мозкові і черепно – мозкові нерви. Спинно – мозкових нервів 31 пара, всі вони мішані. Чутливі нервові волокна перед входом у задні роги спинного мозку утворюють задні чутливі корінці. Від передніх рогів спинного мозку відходять аксони рухових нейронів (мотонейронів), які утворюють передні корінці. Від бокових рогів грудного і поперекового відділів спинного мозку у складі передніх корінців відходять симпатичні нервові волокна, які спрямовуються до симпатичних стовбурів. Симпатичних стовбурів 2, вони розташовані по обидва боки хребта. Кожний симпатичний стовбур являє собою ланцюг нервових вузлів (гангліїв), з’єднаних один з одним. В гангліях стовбура переривається більшість симпатичних прегангліонарних нервових волокон. Проте деяка частина їх тут не переривається і доходить до гангліїв нервових сплетінь черевного, серцевого, верхнього - і нижнього – крижового. Постгангліонарні волокна симпатичних нервів направляються до відповідних (своїх) виконавчих органів. Від II – IV крижових сегментів спинного мозку відходять прегангліонарні парасимпатичні волокна тазового нерва, що іннервує органи малого тазу. Всі останні парасимпатичні нервові волокна беруть свій початок в ядрах стовбурової частини головного мозку. Черепно – мозкових нервів 12 пар. Парасимпатичні нервові волокна входять до складу III, VII, IX і X пар черепно – мозкових нервів.

Нерви, утворені чутливими нервовими волокнами, по яким збудження поширюється в центральну нервову систему називають **доцентровими - аферентними**. Якщо в складі нерва зібрані волокна, що передають збудження з ЦНС до органу (ефектору), то такі нерви називають **відцентровими (центр обіжними) - еферентними**. Більшість нервові є змішаними, у їх склад входять як доцентрові, так і відцентрові нервові волокна.

В периферичній нервовій системі розрізняють також аферентний і еферентний відділи, в останньому виділяють вегетативну нервову систему і соматичну нервову систему. Вегетативна (автономна) НС – здійснює регуляцію діяльності внутрішніх органів і обміну речовин (процесів травлення, дихання, виділення, кровообігу і ін.). Соматична – регулює скорочення поперечно – смугастої мускулатури і забезпечує чутливість нашого тіла.

Поділ нервової системи на центральну і периферичну багато в чому умовний, тому що функціонує нервова система як єдине ціле.

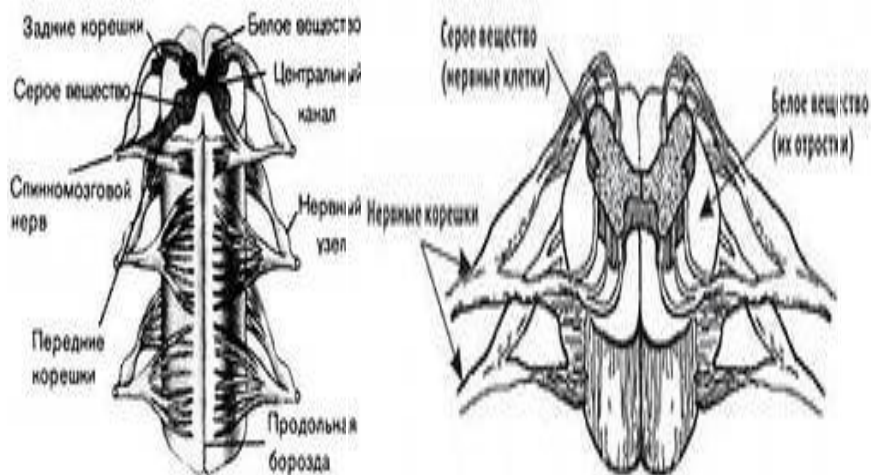
5.

Спинний мозок – філогенетично найбільш давня частина ЦНС. Він розміщений у хребетному каналі і у дорослої людини продовжується від отвору черепу, де безпосередньо переходить у головний мозок, до верхнього краю другого поперекового хребця. Вздовж, протягом всієї довжини, від спинного мозку відходить 31 пара спинномозкових нервів, що пов'язують його з відповідними сегментами тіла. Ці спинномозкові нерви складають основу периферичної нервової системи в області тулуба.

5.1.

Зовні спинний мозок нагадує тяж циліндричної форми, дещо стиснутий спереду назад. Нижній кінець спинного мозку має форму конусу, що переходить у термінальну нитку – рудимент спинного мозку. Спинномозкові нерви відходять від спинного мозку (мал.11) і виходять з хребцевого каналу через міжхребцеві отвори. У шийному і поперековому відділах

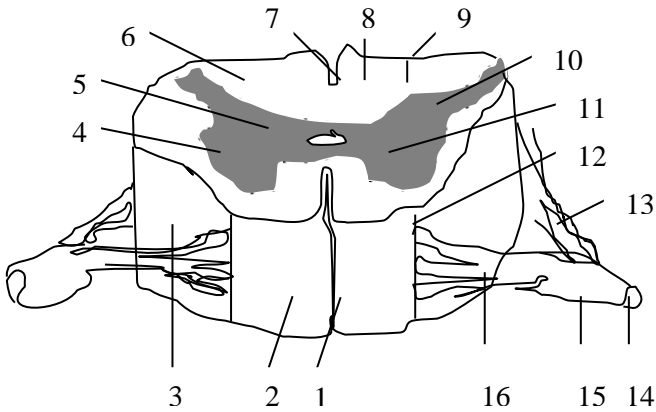
спинний мозок потовщений, що відповідає рівню відмежування від нього нервів до верхніх та нижніх кінцівок.



Мал. 11. Зовнішня будова спинного мозку

Вздовж всієї передньої поверхні спинного мозку розміщена передня серединна щілина, вздовж задньої – задня серединна борозна, які ділять його на праву та ліву половини (мал. 12). На бічних поверхнях спинного мозку видно передню і задню латеральні борозни, що відповідають місцям проходу передніх і задніх корінців спинномозкових нервів.

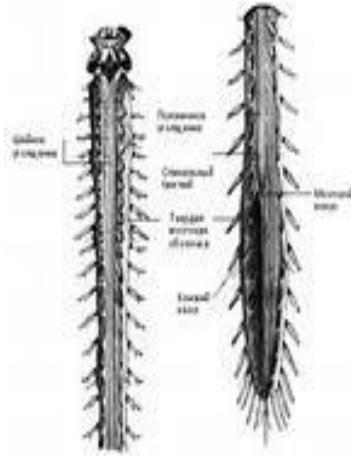
Сегментарна будова спинного мозку. Спинний мозок має ознаки метамерної (сегментарної) будови. Сегмент спинного мозку – *невромер* – це ділянка його сірої речовини, що відповідає положенню пари (правого і лівого) спинномозкових нервів, що іннервують відповідні сегменти тіла. Розрізняють 8 шийних, 12 грудних, 5 поперекових, 5 крижових і 1 куприковий сегменти спинного мозку.



- | | |
|---|----------------------------------|
| 1- передня серединна щілина; | 7 - задня серединна борозна; |
| 2- передній канатик; | 8 - задній канатик; |
| 3- бічний канатик; | 9 - задня латеральна борозна |
| 4- бічний стовп; | 10 - задній стовп; |
| 5- сіра речовина; | 11 - передній стовп; |
| 6- біла речовина | 12 - передня латеральна борозна; |
| 13- задній корінець спинномозкового нерву; | |
| 14- спинномозковий нерв; | |
| 15- спинномозковий ганглії; | |
| 16- передній корінець спинномозкового нерву | |

Мал. 12. Зовнішня будова сегменту спинного мозку

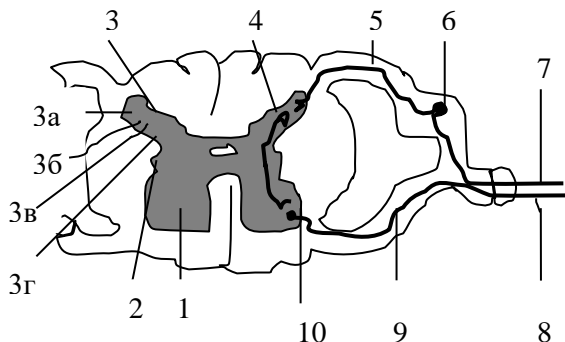
В процесі розвитку спинний мозок дещо відстає від росту хребта, тому сегменти спинного мозку трохи зміщені доверху і їх положення не співпадає з положенням відповідних сегментів хребта. Наприклад, куприковий і всі крижові сегменти лежать у конусі спинного мозку на рівні тіла першого поперекового хребця, а всі поперекові сегменти – на рівні 10 – 12 грудних хребців (мал. 13).



Мал. 13. Зовнішня будова спинного мозку

Тому, у хребцевому каналі нижче конусу спинного мозку можна бачити багато корінців спинномозкових нервів, які спускаються вниз від поперекових, крижових і куприкового сегментів до відповідних міжхребцевих отворів, де при злитті переднього та заднього корінців формується спинномозковий нерв. Цей комплекс корінців спинного мозку називається кінським хвостом.

Отже, в процесі розвитку зберігається зв'язок між сегментом спинного мозку (невромером) і відповідним йому сегментом тіла (сомітом), який здійснюється за допомогою пари спинномозкових нервів. Ця особливість будови спинного мозку знаходить власне відбиття у закономірностях іннервації загального шкіряного покриву і м'язів тіла. З кожного сегменту спинного мозку з обох сторін через передні латеральні борозни виходять відростки мотонейронів, розміщених у передніх рогах сірої речовини. Сукупність цих відростків утворює передні (рухові) корінці спинномозкового нерву, по яким ідуть нервові імпульси від спинного мозку до скелетної мускулатури (мал.14). У їх складі також проходять нервові волокна до вузлів симпатичного стовбура.



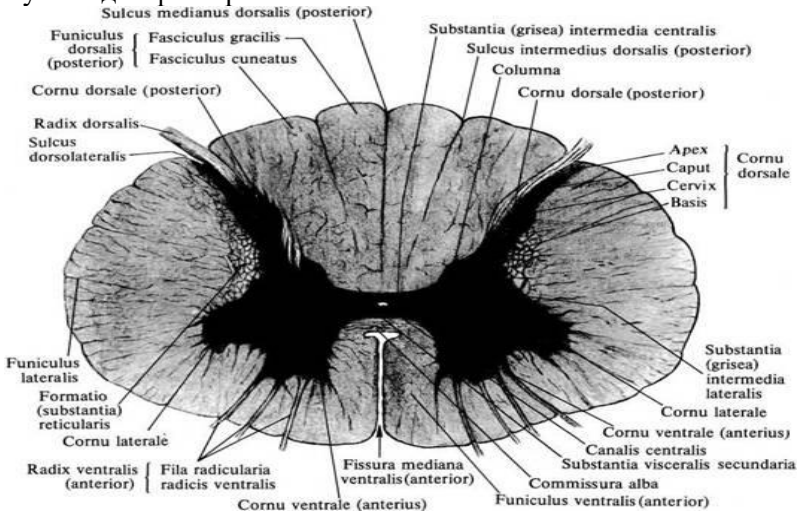
- | | |
|--------------------------------|---|
| 1 – передній ріг; | 6 – сенсорний (псевдоуніполярний) нейрон у спинномозковому вузлі; |
| 2 – бічний ріг; | 7 – аферентне нервовe волокно; |
| 3 – задній ріг | 8 – еферентне нервовe волокно; |
| 3а – верхівка; | 9 – передній (руховий) корінець спинномозкового нерву; |
| 3б – голівка; | 10 – руховий (мультиполярний) нейрон в спинномозковому вузлі |
| 3в – шийка; | |
| 3г – основа; | |
| 4 – вставний нейрон; | |
| 5 – задній (чуттєвий) корінець | |

Мал. 14. Нейронний склад сегменту спинного мозку

В кожний сегмент спинного мозку з обох сторін через задні латеральні борозни входять задні чуттєві корінці спинномозкового нерву (це комплекс центральних відростків сенсорних нейронів спинномозкових вузлів, що складаються з сенсорних псевдо уніполярних нейронів. Сукупність нейронів спинномозкового вузла утворює гангліонарний (вузловий) нервовий центр, де відбувається первинна обробка сенсорної (чуттєвої) інформації. Отже, передні та задні корінці різні за своїми функціями. Якщо задні мають лише аферентні (чуттєві, сенсорні) нервові волокна і проводять у спинний мозок чуттєві імпульси різного характеру, то передні корінці представлені лише еферентними (руховими, моторними, вегетативними) волокнами, що передають нервові імпульси до ефektorів.

5.2.

На поперечному розрізі спинного мозку видно, що його речовина не однорідна і складається з сірої та білої речовини (мал. 15). Сіра речовина, розташована в середині (в центрі), утворена скупченнями тіл нейронів і їх відростків, а також нейроглією. Біла речовина складається з безлічі прилягаючих один до одного білих нервових волокон (аксони, покриті мієліновою оболонкою) і нейроглії. В центрі сірої речовини є центральний канал, по якому циркулює спинномозкова рідина. З віком він заростає. В сірій речовині розрізняють задні, проміжні та передні стовпи - “передні роги” (короткі і широкі виступи сірої речовини) та “задні роги”. У грудному відділі спинного мозку у сірій речовині виділяють ще “бічні роги”. Задні корінці містять лише аферентні (чуттєві, сенсорні) нервові волокна і проводять у спинний мозок чуттєві імпульси різного характеру, то передні корінці представлені тільки еферентними (руховими - моторними) і вегетативними волокнами, що передають нервові імпульси до ефektorів.

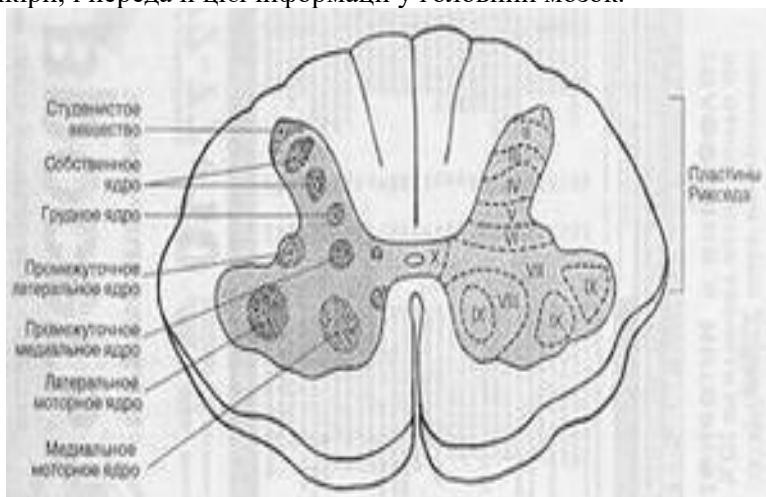


Мал. 15. Внутрішня будова сегменту спинного мозку.

Локальне скупчення нервових клітин у сірій речовині називають ядрами. В них здійснюється обробка інформації, що

надходить у спинний мозок і передача її на інші нервові центри. В області верхівки задніх ріжок знаходиться драглиста рідина - желатиноподібна маса – скупчення інтеронейронів (пучкових клітин), що виконують роль проміжного, вставного ланцюга між сенсорними нейронами та мотонейронами (мал.16). Такі пучкові клітини зустрічаються ще і в проміжній речовині, що забезпечує зв'язок вище – і нижче розміщених сегментів спинного мозку між собою.

В задніх ріжках нейрони розміщені пошарово (Рідсік виділив на основі цього накопичення клітин - пластини). Тут знаходяться ядра, на яких закінчуються аферентні нервові волокна загальної соматичної і вісцеральної чутливості (мал.16). Серед ядер заднього рога слід відмітити власне ядро (в центрі) яке є місцем переключення тих чуттєвих волокон, які несуть інформацію про больові і температурні подразники з поверхні шкіри, і передачі цієї інформації у головний мозок.



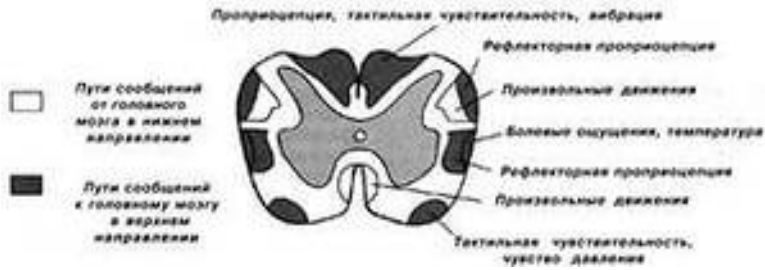
Мал. 16. Ядра в сірій речовині спинного мозку.

В проміжних стовпах лежать грудне ядро (ядро Кларка), проміжне медіальне ядро (мають відношення до переключення аферентної соматичної інформації, що йде до мозочка і головного мозку з задніх корінців) та проміжне латеральне ядро, що знаходиться в бокових рогах (можна побачити лише в

грудних відділах) і пов'язане з рефлекторною діяльністю внутрішніх органів – складає центри вегетативної нервової системи. В передніх ріжках сірої речовини лежать моторні (рухові) ядра, де знаходяться мотонейрони, аксони яких досягають м'язових волокон і передають їм необхідні команди з центральної нервової системи.

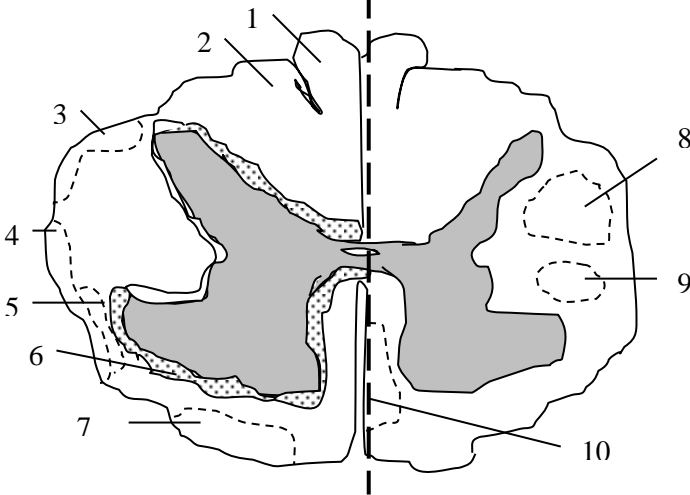
5.3.

Спереду від сірої речовини, у якій знаходяться тіла нервових клітин, розміщена біла речовина – довгі мієлінізовані (білий колір) відростки, що здійснюють зв'язки між сусідніми сегментами спинного мозку, а також висхідні і низхідні зв'язки спинного і головного мозку. Передні, задні борозни і щілина, розміщені на поверхні спинного мозку, розділяють його білу речовину на симетрично розміщені частини – канатики спинного мозку. Основна маса волокон канатиків є відростками тіл нервових клітин, що утворюють подвійний зв'язок спинного мозку з головним. Цей зв'язок здійснюється за допомогою висхідних (інформація поступає з спинного мозку до головного) і низхідних (від головного мозку до відповідних рухових ядер спинного мозку) шляхів. (мал.17). У формуванні висхідних шляхів приймають участь ядра сірої речовини, що являють собою накопичення вставних нейронів, довгі відростки яких, направляючись до відділів головного мозку, утворюють відповідні шляхи. Так, відростки нервових клітин, що розміщені у власне ядру (задні ріжки – передача больової і температурної чутливості) та грудному і проміжному медіальному ядрах (передача у мозочок несвідомих м'язово – суглобових відчуттів) направляються у головний мозок у складі бічних канатиків. Низхідні шляхи утворені довгими відростками нейронів, що лежать у головному мозку. ці відростки несуть інформацію до мотонейронів, розміщених у передніх ріжках спинного мозку.



Висхідні провідникові шляхи

Низхідні провідникові шляхи



- 1 – тонкий пучок (пучок Голля);
- 2 – клиновидний пучок (пучок Бурдаха);
- 3 – спинно – мозковий задній шлях (шлях Флексіга);
- 4 – спинно – мозковий передній шлях (шлях Говерса);
- 5 – спинно – таламічний латеральний шлях;
- 6 – власні пучки спинного мозку;
- 7 – спинно – таламічний передній шлях;
- 8 – латеральний пірамідний тракт;
- 9 – червоно ядрено – спинномозковий шлях;
- 10 – передній пірамідний тракт

Мал. 17. Локалізація основних висхідних та низхідних провідникових шляхів у білій речовині спинного мозку.

В задніх канатиках білої речовини є два чуттєві висхідні провідникові шляхи: тонкий пучок і клиновидний (складаються з центральних відростків сенсорних нейронів, що лежать у спинномозкових гангліях), які несуть в головний мозок сенсорну інформацію про стан тактильних органів, м'язів, суглобів. В бічних канатиках проходять рухові низхідні провідникові шляхи: кірковий спинномозковий латеральний шлях (латеральний пірамідний шлях), що забезпечує проведення нервових імпульсів з рухового центру кори великих півкуль до відповідних сегментів спинного мозку; червоно – ядерно – спинномозковий шлях (проведення імпульсів з підкоркових рухових центрів головного мозку); ретикуло – спинномозковий шлях (від ретикулярної формації до мотонейронів у складі рухових ядер передніх ріжків спинного мозку за допомогою клітин Реншоу). На мотонейронах спинного мозку відбувається конвергенція всіх низхідних впливів із різних відділів головного мозку, за допомогою яких реалізується діяльність скелетної мускулатури. Висхідні шляхи (вставні нейрони, розміщені у задніх ріжках і в проміжній речовині), що передають сенсорні імпульси, які надходять від шкіри, суглобів і м'язів у відповідні центри головного мозку. Це спинно – таламічні латеральні шляхи (проводять імпульси больової і температурної чутливості в таламус, розміщений в проміжному мозку і далі до сомато-сенсорної кори великих півкуль) і спинно – мозочкові шляхи (несуть в мозочок імпульси несвідомого м'язово – суглобного відчуття). В передніх канатиках – передній пірамідний тракт (низхідний шлях – проводить імпульси до мотонейронів відповідних сегментів сірої речовини спинного мозку) і спинно – таламічний шлях (висхідний – передача в підкіркові чуттєві центри таламусу - відчуття дотику і тиску).

6.

Функції спинного мозку. Виконує провідні і рефлекторні функції, він є необхідною ланкою нервової системи у здійсненні структурної координації складних рухів (пересування людини і його трудової діяльності) і вегетативних функцій.

Рефлекторна функція полягає у тому, що на рівні спинного мозку відбувається складна координація діяльності великої кількості іннервованих ним м'язів. Спинний мозок під постійним контролем головного мозку забезпечує оптимальну активність м'язів – синергістів і м'язів – антагоністів, здійснює реципрочно іннервацію, організацію перехресних крокуючих шляхів, згинальних, розгинальних, тонічних рефлексів відштовхування при зближенні з опорою, рефлексів на розтягнення м'язів (колінний рефлекс: удар – розгинання в колінному суглобі) Відсмикування руки від гарячого предмету: температурне подразнення діє на відповідні рецептори, що знаходяться у шкірі, у подальшому в них виникає подразнення, що проводиться по чутливих нервових волокнах аферентних нейронів до їх тіл, які знаходяться в спинномозкових вузлах. Нервові імпульси передаються на вставні нейрони, а від них на короткі дендрити еферентного нейрону і його тіла, звідти на його аксон, що входить до складу передніх корінців спинномозкового нерву. По спинномозковому нерву імпульс передається на відповідний м'яз руки, який він, власне і іннервує, та ,таким чином, викликає скорочення.

Для згинального руху в суглобі необхідне не тільки скорочення м'язів – згиначів, а й одночасне розслаблення м'язів – розгиначів – процес гальмування. При збудженні центрів розгиначів, навпаки гальмуються центри згиначів. Таке координаційне взаємовідношення між моторними центрами спинного мозку називається реципрочною іннервацією м'язів. Її механізм лежить в основу рухів (біг, ходьба, плавання). Аксони альфа – мотонейронів розгалужуються і закінчуються на клітинах Реншоу, які зменшують надмірно інтенсивне збудження мотонейронів і беруть участь у підтриманні необхідної пози. Гальмування, яке здійснюється при участі клітин Реншоу, називається зворотним гальмуванням, воно поссинаптичне і гіперполяризаційне. Перші три сегменти шийного відділу, які мають зв'язок з іншими відділами спинного мозку і з нервовими центрами стовбура головного мозку, беруть участь у формуванні статичних (випрямних) рефлексів: підтриманні пози тіла в різних положеннях (сидіння, стояння). При відхиленні голови в сторону подразнюються

пропріорецептори м'язів шиї і рефлекторно змінюється тонус м'язів – згиначів і м'язів – розгиначів верхніх і нижніх кінцівок, м'язів тулуба. Наприклад, стійка гімнаста на руках полегшується при відхиленні голови назад, бо так підвищується тонус м'язів – розгиначів спини і рук.

В спинному мозку знаходяться і вегетативні центри – центри симпатичного і парасимпатичного відділів. Збудження симпатичних нейронів, розташованих у перших п'яти грудних сегментах спинного мозку, викликає збільшення частоти і сили серцевих скорочень, розширення бронхів, нейрони інших сегментів викликають зниження перистальтики шлунка і кишечника, розслаблення жовчного міхура, скорочення сфінктерів (кільцевих м'язів). На рівні шийного і двох перших сегментів спинного мозку розташовані симпатичні нейрони, які через шийні симпатичні ганглії посилають нервові імпульси до очного яблука, розширюючи зіниці. Від бокових рогів грудних сегментів і початкових, поперекових сегментів – діяльність кровоносних судин і потових залоз; в крижовій частині – парасимпатичні нейрони, які утворюють центри дефекації, сечовиділення і беруть участь у формуванні статевих рефлексів.

Провідникова функція – проведення імпульсу по висхідних (до головного мозку) і низхідних шляхах.

Основними висхідними шляхами спинного мозку є:

- пучки нервових волокон Голля і Бурдаха – проводять збудження від пропріорецепторів м'язів і сухожиль, частково від тактильних рецепторів шкіри і від вісцерорецепторів (від нижньої половини тіла по пучкам Голля, від верхньої – Бурдаха → синапси довгастого мозку → II нейрон → таламус → III нейрон → задня центральна закрутка кори великих півкуль головного мозку).
- Боковий і передній спиноталамічні тракти проводять больову і температурну чутливість і частково тактильну (рецептори → задні рога спинного мозку → II нейрон → біла речовина бокового стовпа спиноталамічного шляху → таламус → III нейрон → кора великих півкуль).
- Спинно – мозкові тракти, що розташовані в бокових стовпах білої речовини спинного мозку, проводять імпульси від

пропріорецепторів м'язів, сухожилів і суглобових зв'язок і несуть інформацію про стан опорно – рухового апарату до мозочка, що координує рухи тіла.

Основними низхідними провідними шляхами є:

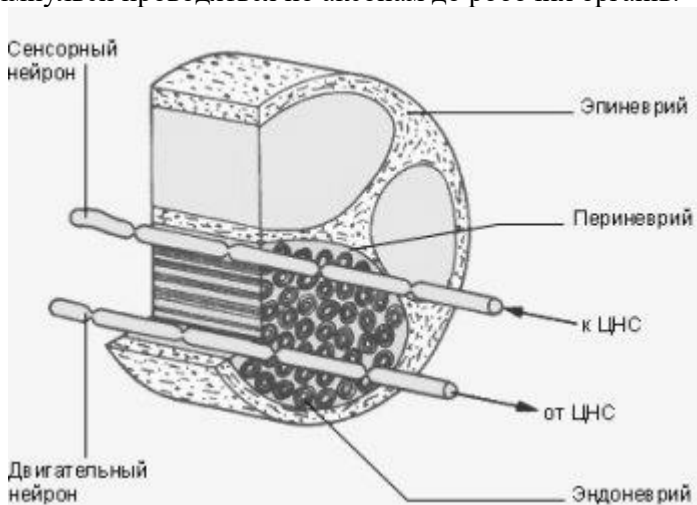
- пірамідний (кортикоспинальний) тракт проводить нервові імпульси від пірамідних клітин (нейрони Беца), що знаходяться у руховій зоні кори великих півкуль, проходить через піраміди довгастого мозку. Відповідає за довільні (вольові) м'язові скорочення. Вони посилають імпульси до альфа – мотонейронів передніх рогів спинного мозку. Нервові волокна пірамідного тракту не перериваються синапсами, йдуть у бокових і передніх стовпах спинного мозку, перехрещуються. У зв'язку з перехрещенням порушення моторних центрів кори однієї півкулі головного мозку викликає параліч мускулатури протилежної сторони тіла.
- кортикобульбарний тракт закінчується в ядрах довгастого мозку
- екстрапірамідні шляхи: ретикулоспинальний – до червоного ядра і ретикулярної формації; руброспинальний – від червоного ядра до рухових центрів спинного мозку – управління тонусом м'язів і координація мимовільних рухів, несе також імпульси від мозочка, ядра вестибулярного нерва, смугастого тіла; вестибулоспинальний.

7

Спинномозкові нерви входять до складу периферичної нервової системи. Також, до неї відносяться і утворення, що здійснюють зв'язок ЦНС з шкіряним покривом, опорно – руховим апаратом, внутрішніми органами – це нерви, їх шкіряні і м'язові гілки, вузли (ганглії) та сплетіння. Структурні елементи периферичної НС складаються з сенсорних нейронів і їх відростків, а також з відростків мотонейронів, тіла яких розміщені у передніх рогах спинного мозку і відповідних рухових ядрах головного мозку.

Корінці спинного мозку перед виходом із хребетного каналу, попарно з'єднуються, утворюють 31 пару змішаних **спинномозкових нервів**. Кожен нерв утворений пучками

еферентних і аферентних волокон туго упакованих в єдину структуру., що здійснює зв'язок ЦНС з усіма органами в тілі (мал. 18). Кожен нерв починається двома корінцями – переднім (руховим, моторним) і заднім (чуттєвим сенсорним). За складом нервових волокон спинномозкові нерви є змішаними, бо складаються з чуттєвих, рухових та вегетативних волокон. Задні корінці утворені тільки аксонами аферентних нейронів. Їх тіла розташовуються в спинномозкових вузлах – скупчення сірої речовини, що знаходиться поза спинним мозком, у самих задніх корінцях (по одному спинномозковому вузлі, в якому знаходяться тіла сенсорних нейронів). Від периферії до тіл аферентних нейронів ідуть довгі дендрити. Від тіл ефекторних нейронів відходять аксони, що галузяться в сірій речовині спинного мозку. Тут імпульси передаються на дендрити вставних, а іноді і безпосередньо ефекторних нейронів. Від тіл ефекторних нейронів, що знаходяться в передніх рогах спинного мозку, імпульси проводяться по аксонам до робочих органів.



Мал. 18. Будова спинномозкового нерва.

Власне стовбур спинномозкового нерва дуже короткий, при виході з хребетного каналу він зразу галузиться на передню і задні гілки. Крім того від всіх грудних і 2х верхніх поперекових

нервів відходять білі сполучні гілки до симпатичного стовбура і чуттєва менінгіальна гілка до оболонки спинного мозку.

Контрольні запитання та завдання

1. Визначте функції нервової системи.
2. Назвіть відділи нервової системи.
3. Охарактеризуйте будову нейрону та синапсу.
4. Укажіть, які типи гліальних клітин вам відомі.
5. Поясніть, які функції виконує глія.
6. Визначте, які саме нейрони утворюють рефлекторну дугу?
7. Перерахуйте типи нейронів. Чим вони відрізняються один від одного за будовою та функціями?
8. Пригадайте, які функції виконують нейрони, що розвиваються в крильній пластинці та в гангліонарній пластинці?
9. Назвіть основні функції спинного мозку.
10. Укажіть, де знаходяться потовщення спинного мозку і чому вони утворюються.
11. Опишіть будову сегменту спинного мозку.
12. Пригадайте, де в спинному мозку розміщені сіра та біла речовини та з чого вони складаються?
13. Охарактеризуйте провідникові шляхи спинного мозку.
14. Як формується спинномозковий нерв?
15. Охарактеризуйте області іннервації спинномозкових нервів самостійно заповнивши таблицю 2.

Таблиця 2. Гілки спинномозкових нервів та області їх іннервації

Гілки спинномозкових нервів.				
Область іннервації	Задні (дорсальні) гілки	Передні гілки	Іннервація загального (шкіряного) покриву	Іннервація м'язів

16. Визначте шляхи формування нервових сплетінь та їх функціональну роль (табл. 3).

Таблиця 3. Шийне, плечове, попереково – крижове сплетіння нервів та їх гілки.

Шийне сплетіння	Плечове сплетіння	Поперекове сплетіння	Крижове сплетіння

17. Самостійно охарактеризуйте оболонки та кровопостачання головного і спинного мозку; розгляньте лікворну систему мозку.

Лекція № 3

Тема: „Стовбур мозку та “малий” мозок”.

План:

1. Особливості розвитку голови і головного мозку.
2. Стовбур мозку:
 - 2.1. Будова та функції довгастого мозку;
 - 2.2. Будова та функції мосту;
 - 2.3. Будова та функції середнього мозку.
3. Ретикулярна формація.
4. Мозочок та його зв'язки.

1.

В процесі розвитку голови відбувається формування головного мозку і органів чуття, а також скелету голови – черепа, що складається з мозкового і вісцерального відділів. Розвиток голови пов'язаний з потовщенням переднього кінця нервової трубки ембріона, що формується з ектодерми. На 4му тижні ембріонального розвитку з переднього відділу нервової трубки утворюються 3 мозкових пухиря: задній мозковий пухир (з нього утвориться задній мозок, з'єднаний з спинним мозком), середній (зачаток середнього мозку) і передній. До 4го тижня вагітності стінка нервової трубки має три шари: краєвий

(зовнішній), мантійний (середній) і епендімний (внутрішній). В області голови розділ скелету на окремі кісткові сегменти, схожі з хребцями і ребрами, відсутні. Тому головний мозок формується як несеgmentоване утворення. Виключення складає задній мозок, у якого наявні деякі риси метамерної організації, пов'язаної з виходом більшої частини черепно – мозкових нервів. Черепно-мозкові нерви розвиваються з межучочної зони, розміщеної між курильною і базальною порожнинами стінок середнього і заднього мозкових пухирів. До кінця 3го тижня вагітності формується вигин нервової трубки вперед і вгору, потім інші вигини. На 5му тижні вагітності із заднього мозкового пухиря утворюється задній і довгастий мозок; з переднього – кінцевий (зкладається як парне утворення, що складається з правої і лівої півкуль) і проміжний мозок (табл. 4). На 12- 16 тижні формується черв'як і півкулі мозочка. Середній мозок обособлюється на 4му тижні внутрішньоутробного розвитку, на 12 тижні гарно видно III пару черепно-мозкових нервів – окоорухливих. Проміжний мозок відокремлюється від переднього мозкового пухиря на 5му тижні вагітності. В передній частині нервової трубки не відбувається формування черепних нервів, тому вся маса нервових клітин іде на розвиток ядер і кори головного мозку. З 6 по 12 тижнів ембріогенеза півкулі головного мозку інтенсивно ростуть, значно випереджаючи в рості всі інші відділи головного мозку, тому півкулі як плащ покривають всі інші відділи. Кора головного мозку формується “ззовні всередину”. Дозрівання нейробластів відбувається повільно і продовжується після народження і в перші роки життя. Раніше за всіх дозрівають клітини нижнього поверху - проєкційні нейрони, що пов'язують кору з нижче розміщеними відділами головного і спинного мозку (на 8у тижні). До 25 тижня можна побачити цитоархітектонічні шари, на 28-30 тижні формуються звивини і борозни, рельєф півкуль повністю формується до 7-8 років життя дитини..

Табл. 4. Утворення відділів головного мозку і їх похідні

Первинні мозкові міхури	Головний кінець нервової трубки				
	Передній мозок		Середній мозок	Ромбовидний мозок	
Вторинні мозкові міхури	Кінцевий мозок	Проміжний мозок		Задній мозок	Довгастий мозок
Похідні утворення	Плащинний мозок вузликів, порожнина – бічні шлуночки	Таламус, епі-, мета-, гіпоталамус: перехрестя зорових нервів, зорові тракти, сірий бугор, підбугорна область, воронка, гіпофіз; порожнина – третій шлуночок.	Чотиригір'я, ручки нижнього та верхнього бугорка, ніжки мозку; порожнина – водопровід мозку.	Міст, мозочок, перешийок ромбовидного мозку (верхні ніжки мозочка, верхній мозковий парус); порожнина – четвертий шлуночок	Довгастий мозок.

Головний мозок дитини до моменту народження не закінчує свого розвитку. Маса мозку немовляти складає 380 – 400г. Маса мозку однорічної дитини досягає до 800 г. У молодших школярів маса головного мозку складає 1250 -1300 г, що близько до норми дорослої людини – 1400 – 1450 г. Індивідуальні коливання маси головного мозку людей: 960 – 2000 г. Абсолютна маса мозку не визначає розумові здібності людини. Відомо, наприклад, що мозок Тургенєва І.С. важив 2000 г, а фран. письменника А.Франса – 1000 г. Відомий

медикам випадок, коли мозок хлопчика – ідіота важив майже 3000 г. Встановлено, що інтелект людини знижується лише у тому випадку, коли його маса зменшується до 900 г і менше. Пересадка мозку – не можлива.

2.

Стовбур мозку об'єднує 3 відділи головного мозку: довгастий мозок, міст та середній мозок (мал.19) . Як і для спинного мозку, від якого відходять спинномозкові нерви, для стовбура характерно відгалуження черепних нервів (з III по XII) пару, що іннервують м'язи, шкіру голови та внутрішні органи.



- 1 – мозочок;
- 2 – лів. бугор;
- 3 – п. довгастий;
- 4 – pedunculus cerebellaris superior (superior);
- 5 – pedunculus cerebellaris inferior (inferior);
- 6 – cerebellum medulla;
- 7 – м'яз. medianus;
- 8 – відр. medullaris;
- 9 – відр. medullaris;
- 10 – відр. medullaris;
- 11 – відр. medullaris;
- 12 – відр. medullaris;
- 13 – відр. medullaris;
- 14 – м'яз. gracilis;
- 15 – м'яз. trapezius;
- 16 – м'яз. trapezius;
- 17 – м'яз. trapezius;
- 18 – м'яз. trapezius;
- 19 – м'яз. trapezius;
- 20 – м'яз. trapezius.

Мал. 19. Будова стовбура мозку.

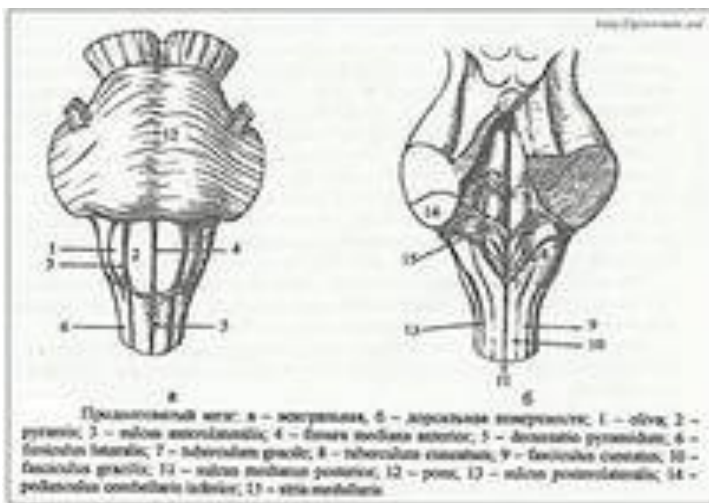
Стовбур мозку є утворенням, що забезпечує зв'язок головного і спинного мозку за допомогою висхідних та низхідних провідникових шляхів. У стовбурі знаходяться центри, що мають загально організменне значення і пов'язані з регуляцією дихання (дихальний центр), кровообігу (серцево – судинний центр) та м'язового тонуусу і ін. Для всіх відділів мозку, що входять до складу його стовбура, характерний схожий розподіл сірої та білої речовини. Вздовж нього виділяють покрівлю – накопичення сірої речовини, розміщена над порожнинами мозку; підкришу - у якій локалізуються ядра

черепних нервів, а також проходить ряд провідникових шляхів висхідного та низхідного напрямків; основу - де знаходяться низхідні провідникові шляхи.

2.1.

Довгастий мозок є безпосереднім продовженням спинного мозку і виконує, як і спинний мозок 2 основні функції: рефлекторну і провідникову. Рефлекси заднього мозку більш складно координовані, ніж рефлекси спинного мозку. В ряді рефлексів приймають участь і міст і довгастий мозок разом.

Зовнішня будова. На передній (нижній) поверхні знаходиться передня серединна щілина (продовження передньої серединної щілини спинного мозку). По бокам від неї розміщені два пагорби – піраміди (складаються з білої речовини і утворені волокнами пірамідних провідникових шляхів; їх частина утворює перехрест і продовжуються у передні та бічні канатики спинного мозку). По бокам від пірамід розміщені оливи – скупчення сірої речовини, регулюють рівновагу і роботу вестибулярного апарату. Між оливами і пірамідами розміщена передня латеральна борозна – місце виходу корінців під'язикового нерву (XII пара). На дорсальній поверхні довгастого мозку знаходиться задня серединна борозна, по бокам від неї – латеральні борозни (мал.20). Між цими борознами знаходяться тонкий і клиновидний пагорби, де закінчуються нервові волокна, що йдуть від спинного мозку. Під задніми канатиками знаходиться центральний канал, що відкривається у IV шлуночок, дно якого утворює ромбовидна ямка. Ділянки, обмежені латеральними борознами – це бічні канатики, волокна яких переходять у ніжки мозочка; з їх товщі виходять корінці язикоглоткового (IX), блукаючого (X) і додаткового (XI) нервів.



Мал. 20. Зовнішня будова довгастого мозку.

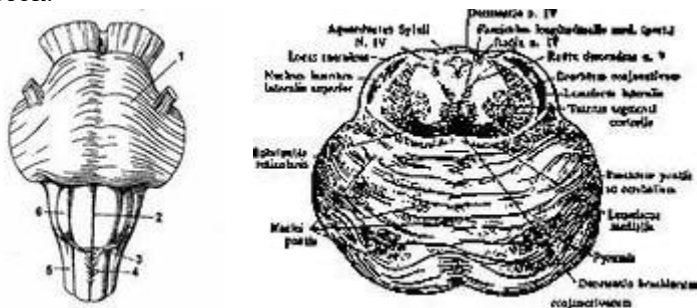
У внутрішній будові довгастого мозку розрізняють: *покрівлю, підкришу і основу*. Покрівля розвинута слабо, лежить вище центрального каналу, накриває нижню частину 4го шлуночка і являє собою залишок стінки первинного мозкового пухиря - епітеліальна пластинка, натягнута між ніжками мозочка. Підкриша - найбільш об'ємна частина довгастого мозку, утворює дно 4го шлуночка. У її товщі розміщені оливкові ядра (відповідають за відчуття рівноваги) і ядра IX, X, XI і XII пар черепних нервів – ядра язикоглоткового, блукаючого, додаткового і під'язикового нервів. Блукаючий нерв найдовший з усіх черепно – мозкових нервів, він складається з рухових, секреторних і чутливих волокон, відноситься до парасимпатичних нервів, бере участь у регуляції діяльності всіх внутрішніх органів грудної і черевної порожнин, за винятком органів малого таза. Рухові ядра черепних нервів розміщені найбільш медіально, чуттєві – латерально, а вегетативні – проміжне положення. В підкриші довгастого мозку лежать життєво важливі центри, що регулюють діяльність серця і кровоносних судин (судиноруховий центр) і акти дихання (дихальний центр). Ці центри розміщені в задньому ядрі блукаючого нерва. При його пошкодженні настає швидка

смерть – людина перестає дихати і різко падає кров'яний тиск у неї. В основному довгастий мозок відповідає за формування ряду травних рефлексів – смокання, жування, слиновиділення, ковтання, секреції і моторики шлунка і кишечника, групи захисних рефлексів – кашлю, блювоти, слезовиділення, чхання. Ближче до поверхні підкриші розміщений парний подовгуватий пучок волокон, що пов'язує між собою ядра черепних нервів, що керують рухом очей (III, IV, VI пари). Цей пучок забезпечує синхронний рух очей при різних положеннях голови, а також координує повороти очей при рухах голови і шиї в ту чи іншу сторону. В підкриші також лежать деякі ядра ретикулярної формації. В області тонкого і клиновидного пагорбів розміщуються ядра, де відбувається переключення аферентних волокон, що несуть пропріорецептивні інформацію від всіх частин тіла, окрім голови. Від цих волокон відходять волокна, які формують медіальні петлі, по яких проходять імпульси, що виникають під впливом тактильних, температурних і больових впливів (волокна висхідних сенсорних шляхів). До складу низхідних шляхів входять волокна червоно ядроно – спинномозкового, тектоспинального, ретикулоспинального і ін. трактів (до передніх і бічних канатиків спинного мозку). Основа представлена пірамідами, де відсутня сіра речовина і знаходяться низхідні рухові кірково – спинномозкові шляхи, що забезпечують свідоме керування рухами.

2.2.

Міст – валик, розміщений в середній частині стовбура мозку. Вверху він межує з ніжками мозку, знизу – з довгастим мозком. В області варолієвого мосту знаходяться ядра V-VI, VII і VIII пар черепно – мозкових нервів – ядра трійчастого, відвідного, лицьового і слухового нервів. Ядро VIII пари міститься на межі між довгастим мозком і варолієвим мостом і воно об'єднує ядра завиткового (власне слухового) і вестибулярного нервів. Ядро вестибулярного нерва – це комплекс ядер органа рівноваги: ядро Швальбе, ядро Бехтерева, ядро Дейтерса. Ядро Дейтерса разом з ядрами, що сприймають нервові імпульси від пропріорецепторів шиї, бере участь у

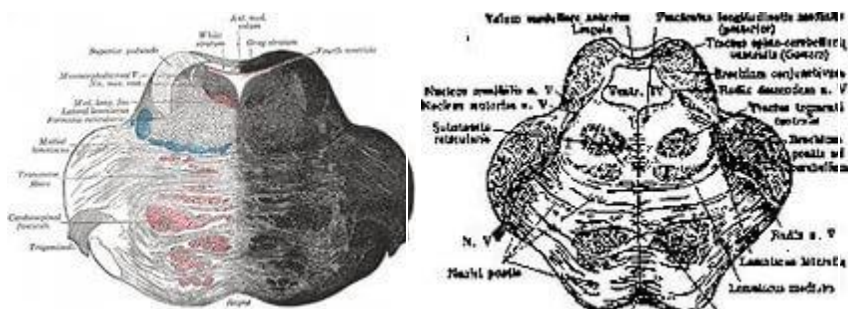
формуванні статистичних рефлексів – позотонічних та установчих. Значна частина маси мосту складається з попереково розміщених нервових волокон, що перехрещуються і йдуть у обидва боки, направляються до мозочка і утворюють його середні ніжки (мал. 21). Задня поверхня мосту утворює верхню частину ромбовидної ямки, де є мозкові смужки (там знаходяться волокна слухового шляху). На вентральній поверхні знаходиться базиллярна артерія, що постачає кров у головний мозок.



Мал. 21. Зовнішня будова варолієва мосту.

Покрівля мосту розвинута слабо і утворена тонкою нейроепітеліальною пластинкою – верхнім мозковим парусом (натягнутий між верхніми ніжками мозочку). Підкриша розміщена від поверхні ромбовидної ямки до нижньої межі – трапецієвидного тіла (поперекові пучки слухових волокон), де містяться ядра V, VI, VII, VIII пар черепномозкових нервів; верхнє оливкове ядро (місце переключення частини слухових волокон) та ядра ретикулярної формації. Тут знаходяться волокна висхідних сенсорних шляхів: волокна трійчастої петлі (ядра трійчастого нерву – імпульсація від голови), медіальної петлі (пропріорецептивні подразнення), спинальна петля (екстерорецептивні чутливість до проміжного мозку), які об'єднують у демніскові шляхи. Загин слухових волокон (дорсального, вентрально завиткового і присінково – завиткового нервів) формує латеральну петлю. Основа мосту, на відміну від такої довгастого мозку складається з білої і сірої

речовини. Сіра речовина – власні ядра моста – проміжні центри зв'язку кори великих півкуль з мозочком (мал. 22). В основі моста йдуть низхідні ефекторні волокна кіркових спинномозкових шляхів.

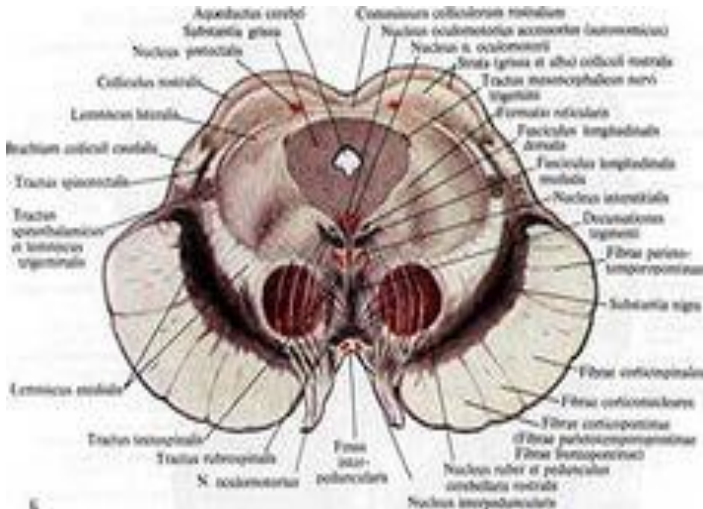


Мал. 22. Внутрішня будова варолієва мосту.

2.3.

Середній мозок розташований між варолієвим мостом і проміжним мозком. Основними структурно – функціональними компонентами цього відділу головного мозку є ніжки мозку (передня - нижня частина), чотиригір'я (задня - верхня частина), червоне ядро, чорна субстанція, ядра III і IV пар черепно – мозкових нервів, частина ретикулярної формації, та водопровід мозку – порожнина середнього мозку.

Внутрішня будова. Покрівля - чотиригір'я, складається з 2х верхніх та 2х нижніх бугрів. В передніх розміщені первинні підкіркові зорові центри, в задніх – слухові центри. Вони беруть участь у формуванні зорових і слухових орієнтувальних рефлексорних реакцій у відповідь на несподівані світлові і звукові подразнення. Основу складають ніжки мозку – два товстих білих тяжі, що йдуть від мосту і занурюються у білу речовину великого мозку (мал. 23).



Мал. 23. Внутрішня будова середнього мозку.

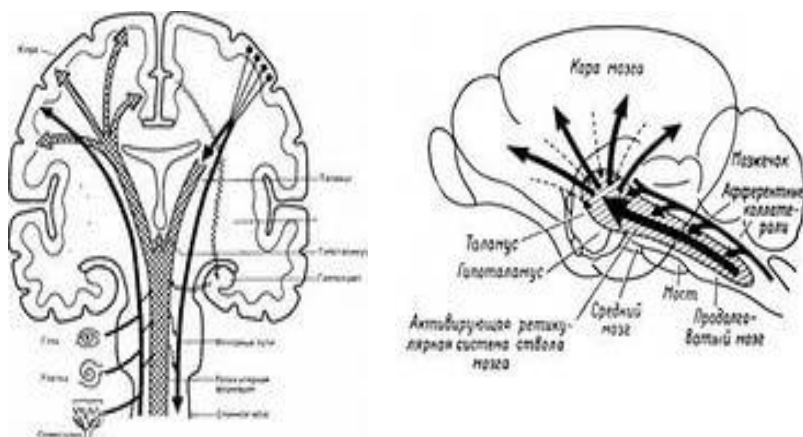
Тут знаходяться місця виходів окорухового (III) та блокуючого (IV) нервів. Чорна речовина відмежовує основу і підкришу. У підкриші розміщені також ядра цих двох нервів та ядра трійчастого (продовжуються від мосту). Сіра речовина утворює парне червоне ядро - скупчення нервових клітин, що підвищують тонус м'язів – згиначів. В них переключаються черепно – мозкові імпульси від волокон екстрапірамідної системи та мозочка. Тут також розміщена чорна речовина – парне підкіркове ядро, в склад якої входять ядра ретикулярної формації. В глибині середнього мозку міститься його трубкаподібна порожнина – Сильвії водопровід, що з'єднує 3й та 4й шлуночки головного мозку. На дні Сильвієвого водопроводу знаходяться ядра нервів: окорухового (III пара) і відвідного (IV пара). Ці ядра керують рухами очей і, крім того, ядра окорухового нерву, за допомогою парасимпатичних волокон, забезпечують звуження зіниць і акт акомодатії ока. Висхідні шляхи: медіальна, спинальна, тригемінальна петлі (пропріорецептивна і екстерорецептивні чутливість), латеральна (слухова) петля. Низхідні: тектоспинальний (покришечно – спинномозковий, бере початок з чотиригир'я до передніх канатиків спинного мозку) та червоно ядерно – спинномозковий

(від нейронів червоних ядер до бічних канатиків); кірково – мосто – мозочкові і пірамідні (кірково – спинномозкові та кірково – ядерні) шляхи, що пов'язують кору головного мозку з мозочком і спинним мозком.

3.

Ретикулярна формація (РФ) – просто організована, філогенетично давня нервова сітка з багатьма ядерними центрами (тіла нервових клітин) і групами ретикулярних нейронів. До дендритів і тіл ретикулярних нейронів підходять колатералі від аксонів аферентних нейронів і еферентних низхідних шляхів. Це комплекс клітинних і ядерних утворень, що займають центральне положення у стовбурі головного мозку і у верхньому відділі спинного мозку. Вона тягнеться через увесь стовбур до таламусу і далі пов'язана з великими областями кори. Їй відводиться важлива роль у підтриманні тону головного мозку. Вона регулює цикл сон – бадьорість, підтримує активний стан кори і допомагає фокусуванню уваги на окремих об'єктах. Приймає участь у механізмах формування складно – рефлекторних рухових актів (чихання, блювання і ін), що забезпечують захист організму від впливу зовнішнього середовища, що загрожує його життєдіяльності. Вона працює у функціональній єдності з аналізаторними системами і здійснює тонічний вплив на нижче – і вище лежачі відділи ЦНС (мал. 24). Відкрита Дейтерсом, вивчалася В. Бехтеревим. Нейрони РФ – клітини різноманітної форми, що мають довгі галузисті аксони і довгі не галузисті дендрити, останні утворюють синапси на нервових клітинах (деякі дендрити виходять за межі стовбуру мозку і доходять до поперекового відділу спинного мозку – утворюють низхідний ретикулоспинальний шлях). В РФ розрізняють 2 відділи: ростральний - міститься на рівні проміжного мозку і визначає специфічний локальний вплив на окремі зони кори великих півкуль та каудальний - РФ довгастого, середнього мозку та моста – дифузний, неспецифічний вплив на великі відділи і зони головного мозку. Таким чином, РФ – це універсальна система, що зумовлює функціональний стан всіх відділів головного мозку і впливає на

всі види нервової діяльності, тобто є “мозком в мозку”. Вивчені 48 пар ядер РФ.



Мал. 24. Взаємозв'язок ретикулярної формації з відділами головного мозку.

Особливості будови ретикулярної формації:

- глибоке і дифузне розміщення її ядер в стовбурі мозку (центральне положення на рівні довгастого мозку, мосту, середнього і проміжного мозку), що групуються у 3 поздовжніх стовпи: серединний – ядра шву, медіальний – ядра з великими ретикулярними нейронами та латеральний – середні та дрібні ядра.
- можливість проводити збудження в різних, як висхідних, так і низхідних, напрямках.
- здійснення як соматичних, так і вісцеральних функцій.

Особливості нейронів РФ. Постійна спонтанна електрична активність – забезпечується гуморальним впливом і впливом вище розміщених відділів ЦНС. Ця активність не має рефлекторного походження. Явище конвергенції – до РФ надходять імпульси по колатераліях різних провідникових шляхів. Сходячись на одних і тих же нейронах, імпульси втрачають свою специфічність; імпульси, що надходять до нейронів РФ, змінюють її функціональну активність (зменшується електрична активність під дією аферентних

імпульсів і навпаки: відбувається модуляція активності нейронів РФ; у нейронів РФ низький поріг збудження, і, як наслідок, висока збудливість; у нейронів РФ висока чутливість до дії гуморальних факторів – біологічно активних речовин, гормонів (адреналіну), надлишку CO₂, недостатньої кількості кисню. У склад РФ входять нейрони з різними медіаторами: адренергічні, холін -, серотонін -, дофамінергічні.

Вона має зв'язок з ядрами черепно – мозкових нервів, з мозочком, спинним мозком, проміжним мозком і корою великих півкуль. Функції РФ вивчені у 40-і рр. XX ст. Мегуном і Морущи. Вони проводили досліди на кішках, розміщуючи електроди у різних ядрах РФ.

РФ має низхідні і висхідні впливи. Висхідні впливи РФ на ЦНС (нейрони кори головного мозку): активують діяльність кори і визначають рівень активності всього організму. РФ регулює сон і стан неспання, звичайні і інстинктивні форми поведінки, бере участь у здійсненні умовно – рефлексорних реакцій, регулює свідомий і несвідомий стан (активний і гальмівний впливи). Низхідні впливи (на нейрони спинного мозку): полегшують чи гальмують функції нейронів спинного мозку; підвищують тонус скелетних м'язів шляхом активації гамма – мотонейронів передніх рогів спинного мозку. В РФ довгастого мозку знаходяться дихальний центр і центр серцево – судинної діяльності. До складу дихального центра входять інспіраторні нейрони (центр вдиху) і експіраторні (центр видиху). Ритмічне чергування вдиху і видиху пов'язане із попереминими розрядами інспіраторних і експіраторних нейронів. Під час активності інспіраторних нейронів експіраторні “мовчать” і навпаки. Імпульси від дихального центра надходять до мотонейронів спинного мозку, що іннервують основні дихальні м'язи – діафрагму і міжреберні м'язи. Оскільки основні і допоміжні дихальні м'язи поперечносмугасті, то при участі кори великих півкуль людина може довільно змінювати глибину і частоту дихання, затримуючи його, робити сильні вдихи і видихи. В РФ довгастого мозку знаходиться судиноруховий центр, який через симпатичну нервову систему регулює діяльність серцево – судинної системи. Його еферентні волокна йдуть від бокових

рогів спинного мозку. Тут розташовані тіла нейронів симпатичного відділу нервової системи. При збудженні цих нейронів імпульсами, що надходять від судинорухового центра, підвищується тонус кровоносних судин (звуження судин), збільшується сила і частота серцевих скорочень, підвищується артеріальний тиск. На регулюючу діяльність судинорухового центра впливає кора великих півкуль і гіпоталамус (вищі центри вегетативної нервової системи). Кора реалізує свій вплив на серцево – судинну діяльність через середній мозок і гіпоталамус, який об'єднує, інтегрує механізми нервової і гормональної регуляції.

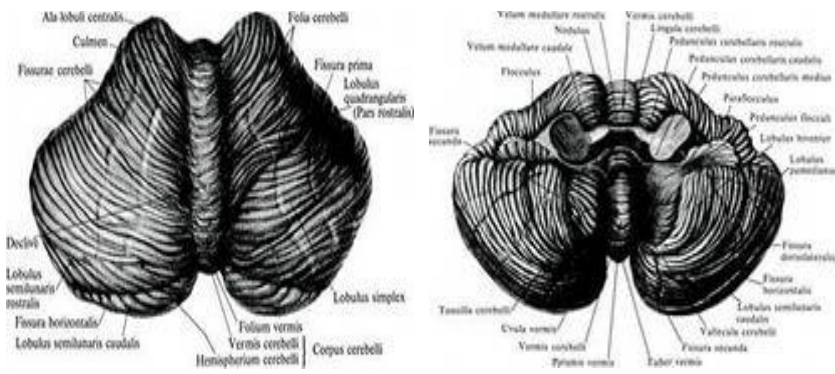
Вплив РФ на кору здійснюється за рахунок ретикуло – таламічних шляхів (через ядра таламуса), волокна яких закінчуються у всіх областях кори (неспецифічні аферентні волокна кори), але найбільше у лобних долях. Вони проводять грубу чутливість від шкіряного покриву і всіх органів, що здійснюють неспецифічний активізуючий вплив на кору і закінчуються синаптичними контактами на дендритах нейронів – дозволяє лише модулювати збудливість нейронів і впливати на проведення імпульсу. Специфічні волокна проводять більш тонку чутливість до сомато-сенсорної кори, що дає змогу більш чіткіше диференціювати локалізацію і нюанси відчуттів. Вони закінчуються аксосоматичними контактами на вставних нейронах кори, що дозволяє швидко надати диференційну відповідь нейронами. В основі впливу на кору РФ лежить аферентна імпульсація від сенсорних систем організму, а також гуморальні впливи. Ретикулоспинальний вплив носить полегшуючий чи гальмівний вплив і відіграє важливу роль у координації простих і складних рухів, в реалізації впливів психічної сфери на здійснення складної рухової поведінкової діяльності людини, на больову чутливість. Закінчується на мотонейронах спинного мозку і симпатичних передгангліозних нейронах його грудного відділу.

4.

Мозочок міститься під потиличними частками кори великих півкуль над довгастим мозком, позаду варолієвого

моста і середнього мозку. Основне функціональне значення мозочка полягає в доповненні і корекції діяльності рухових центрів кори і стовбурової частини головного мозку. Він узгоджує швидкі і повільні рухи, регулює позу і тонус м'язів, забезпечує рівновагу, бере участь у координації всіх складних рухових актів організму, включаючи і довільні рухи. В літературі висловлюється думка про те, що інформація про замисел руху передається корою великих півкуль в мозочок для перетворення її в програму руху (програмує плавні, точні і автоматичні виконання рухів), яка посиляється зворотно через таламус до рухових областей кори. Після цього стає можливим здійснення руху. При частковому чи повному видаленні мозочка у тварин спостерігали зниження м'язового тону (атонія), швидку втому (астенія), мимовільні рухи кінцівок і голови (астезія) і порушення координації рухів (атаксія). У осіб з патологічним ураженням мозочка – головокружіння, тремор, дефекти мови. Мозочок не тільки контролює діяльність скелетних м'язів, а й впливає на діяльність внутрішніх органів, на рівень артеріального тиску, склад крові.

Складається з 2х півкуль (філогенетично більш нова частина – керує координованими автоматизованими рухами кінцівок), з'єднаних середньою частиною, яка називається черв'яком (філогенетично більш давня частина, відіграє важливу роль у регуляції автоматизованих рухів тулуба і кінцівок – ходьба). Поверхня півкуль мозочка (кора мозочка) складається з сірої речовини товщиною 1-2,5мм, має борозни, що ділять мозочок на частини: передню долю (імпульси від спинного мозку), задню (від кори головного мозку) та клочково – вузлову. Остання складається з малої дольки (клочок) та ділянки черв'яка (вузол) – це найдавніша частина мозочка, що керує вестибулярними рефlekсами (мал.25).



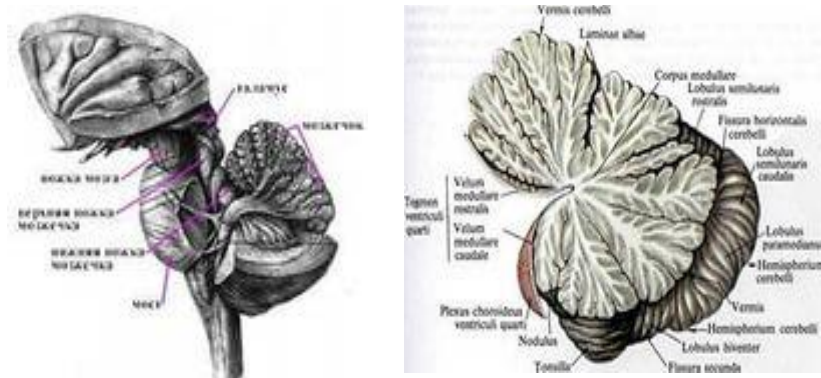
Мал. 25. Зовнішня будова мозочка.

Кора мозочка складається з 3х шарів: зовнішнього молекулярного, який є бідним на нервові клітини (в основному це біла речовина), внутрішнього - зернистого (багато туго розміщених зернистих нейронів дрібних розмірів) та гангліонарного шару. Останній розміщений між першими двома та складається клітин Пуркін'є – найбільших нейронів кори грушовидної форми.

Мозочок має аферентні і еферентні зв'язки з усіма руховими центрами. Аферентні волокна (від проприорецепторів по спинномозкових висхідних шляхах, вестибулярних ядер заднього мозку і через вароліїв міст від усіх рухових зон кори великих півкуль) закінчуються в зернистому шарі кори мозочка, де утворюють контакти з їх дендритами - моховинні волокна, від них збудження йде до клітин Пуркін'є, де закінчуються ліанові волокна (від оливкових ядер довгастого мозку). ліанові волокна здійснюють швидкий збуджуючий вплив на клітини Пуркін'є, так мозочок контролює швидкі і несвідомі рухові реакції на раптові подразники. Зерно видні клітини впливають на клітини Пуркін'є повільно збуджуючи їх (позо – тонічні рефлексів і навчання новим типам рухів). В корі також є мультиполярні нейрони (інтеронейрони)– здійснюють вибірково гальмівний вплив на зернисті і клітини Пуркін'є (при навчанні новим рухам забезпечує координацію). По еферентних від мозочка до кори великих півкуль через таламус, вестибулярних ядер заднього

мозку, червоного ядра, ретикулярної формації довгастого мозку і варолієвого моста.

Всередині мозочка знаходиться біла речовина з парними ядрами сірого кольору, пов'язаними з черв'яком. Саме за рахунок білої речовини, яка формує 3 пари ніжок мозочка він пов'язаний з стовбуром мозку. За рахунок верхніх ніжок мозочок пов'язаний з середнім мозком (до червоного ядра – екстрапірамідна система – вплив мозочка на підсвідому регуляцію рухів, визначає розташування центра ваги під час руху); середніх ніжок - з мостом (кірково – мостово – мозочків шлях, забезпечує зв'язок кори мозочка з різними відділами великих півкуль); нижніх – з довгастим мозком і спинним мозком (мал. 26).



Мал. 26. Внутрішня будова мозочка.

Завдяки зв'язкам з корою великих півкуль мозочок координує активність моторної кори і спинного мозку, допомагаючи більш гладкому виконанню тонких рухів, що він контролює. Він забезпечує своєчасне використання вже випрацюваного алгоритму рухів і приймає участь разом з корою великих півкуль і підкіркових центрів у формуванні нових рухових навичок. Фактично мозочок є самонавчаючою системою, яка суттєво полегшує і прискорює процеси навчання у великих півкулях .

Контрольні запитання та завдання

1. Поясніть, чому довгастий мозок називають “великою дорогою”?
2. Пригадайте, який відділ головного мозку є “головним комунікатором телефонних зв’язків”?
3. Опишіть стадії розвитку головного мозку у людини.
4. Назвіть відділ головного мозку, який має вузол життя і поясніть його будову.
5. Розкрийте особливості будови чотириригрія у вищих і нижчих тварин.
6. Пригадайте, який відділ головного мозку створює фон рухів?
7. Поясніть, до чого може призвести видалення мозочка?
8. Опишіть рух людини, яка багато випила алкоголю, та поясніть зміни, які при цьому виникають у мозочку.
9. Чому людина може не втрачати свідомість при видаленні навіть однієї півкулі, а при пошкодженні глибоких ділянок стовбуру мозку - так?
10. Опишіть значення ретикулярної формації та її будову.
11. Самостійно заповніть табл.5 “Черепно – мозкові нерви та області їх іннервації”.

Вид	Назва	Нервові волокна	Область іннервації
1	2	3	4

Лекція № 4

Тема: „Проміжний мозок. Лімбічна система”.

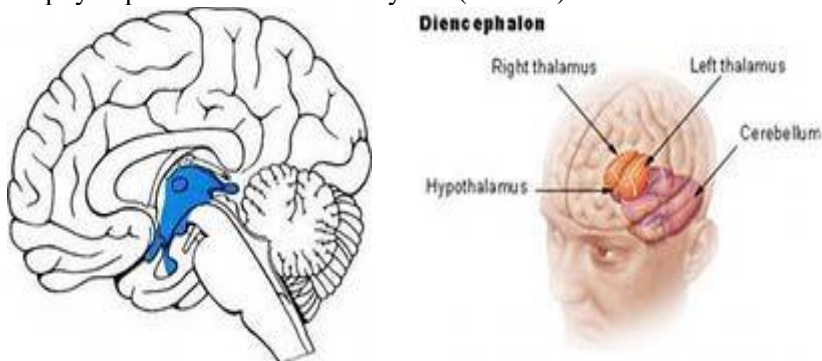
План:

1. Будова та функціональна роль проміжного мозку.
 - 1.1. Таламус.
 - 1.2. Епіталамус.
 - 1.3. Метаталамус.

- 1.4. Субталамус.
- 1.5. Гіпоталамус.
- 2. Лімбічна система та її зв'язки.
 - 2.1. Структура лімбічної системи.
 - 2.2. Онто – та філогенез лімбічної системи.
 - 2.3. Функції лімбічної системи.
 - 2.4. Зв'язки лімбічної системи.

1.

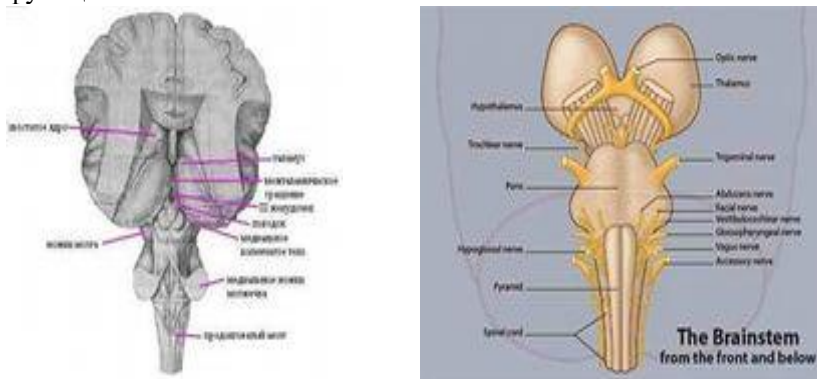
Проміжний мозок розташований над середнім мозком, зверху вкритий великими півкулями (мал. 27).



Мал. 27. Схематичне розміщення проміжного мозку.

Головними частинами проміжного мозку є два зорові бугри: дорсальний відділ – філогенетично більш молодший відділ – таламічний мозок та вентральний відділ – гіпоталамус – підзгір'я. Таламічний мозок є вищим підкорковим центром, де переключаються практично всі аферентні шляхи, що несуть інформацію від органів тіла та органів чуття. Гіпоталамус – більш старіше у філогенетичному плані утворення, що відіграє роль вищого центру регуляції вегетативних функцій організму. Таламічний мозок, в свою чергу, підрозділяється на парні утворення – таламус (зоровий бугор), метаталамус (заталамічна область), епіталамус (надталамічна область), субталамус (підталамічна) (мал. 28). І таламічний мозок і гіпоталамус є

скупченнями багатьох ядер; у таламічному мозку їх від 40 до 150, у гіпоталамусі – 32. Різні групи ядер виконують різні функції.



Мал. 28. Зовнішня будова проміжного мозку.

Порожнина проміжного мозку – це III шлуночок, що з'єднується з бічними шлуночками всередині великих півкуль, а також з'єднується за допомогою водопроводу мозку з порожниною IV шлуночка мозку. у порожнині розміщується судинне сплетіння, що приймає участь в утворенні, як і інші сплетіння головного мозку, в утворенні спинномозкової рідини.

1.1.

Таламус (зоровий бугор) – утворення яйцеподібної форми, що складається в основному з скупчення багаточисленних ядер. Утворюється за рахунок потовщення бічних стінок проміжного мозку. спереду він має загострену частину, де зосереджені центри аферентних - сенсорних шляхів, що надходять від стовбура мозку до великих півкуль. Задня частина – подушка, розширена та має підкорковий зоровий центр. Таламуси між собою зрощені міжталамічно. Латеральна поверхня таламусів межує з внутрішньою капсулою – шаром білої речовини, що складається з проєкційних волокон.

Сіра речовина таламусу розділена Y – пластинкою білої речовини на 3 частини: передню, медіальну і латеральну. В

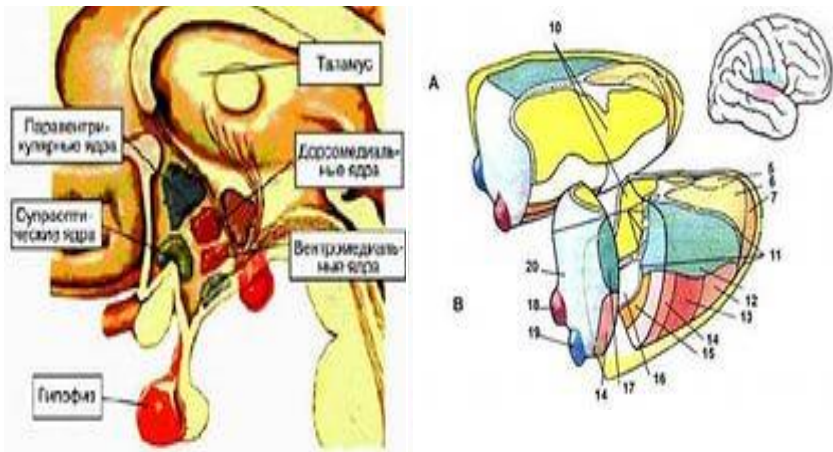
кожній з них знаходяться декілька груп таламічних ядер (всього в таламусі від 40 до 150 специфічних ядер, об'єднаних у 8 основних груп).

В передній частині таламусу розміщена передня група таламічних ядер (найбільш масивні – передньовентральне та передньомедіальне), отримують аферентні волокна від нюхового центру проміжного мозку, а від них еферентні волокна направляються до поясної звивини кори великих півкуль. Це важливий компонент лімбічної системи, що керує психоемоційною поведінкою.

В медіальній частині таламуса знаходяться медіодорсальне ядро та ядра середньої лінії. Медіодорсальне ядро має двосторонні зв'язки з нюховою корою лобної долі і поперековою звивиною великих півкуль, мигдалевидним тілом і перед медіальним ядром таламуса. Воно приймає участь у реалізації психічних процесів, бо пов'язане з корою тім'яної, скроневої і острівкової долей мозку та лімбічної системою. Його руйнування призводить до зникнення хвилювання, тривоги, напруження, агресивності, зникнення нав'язливих роздумів. Ядра середньої лінії численні, отримують аферентні волокна від гіпоталамуса, ядер шва і блакитної плями ретикулярної формації стовбуру мозку; еферентні волокна надходять до гіпокампу, мигдалевидного тіла і поперекової звивини великих півкуль, що входять до складу лімбічної системи. Ці ядра відіграють важливу роль у процесах пробудження і активації кори великих півкуль, а також забезпечення процесів пам'яті.

В латеральній частині таламусу розміщуються ядра дорсолатеральної групи (відповідають за сприйняття болю) (мал.29), вентролатеральної групи (задні, розглядаються часто як одне вентролатеральне ядро таламусу; отримують волокна висхідних шляхів загальної чутливості, смакової чутливості та вестибулярних ядер), задня група ядер (забезпечують аналіз різних сенсорних подразників, перцептивну – сприйняття, та когнітивну – розумову діяльність мозку, та процеси пам'яті), інтраламінарна група (в товщі Y – пластинки; відіграють важливу роль в активаційній системі мозку, їх руйнування призводить до зниження рухової активності - кінетичного мутизму, апатії та руйнування мотиваційної структури

особистості). Кора великих півкуль може регулювати функціональну активність цих ядер.



Мал. 29. Внутрішня будова таламусу.

1.2.

Епіталамус включає епіфіз - шишковидне тіло і ряд ядерних скупчень нейронів. Епіфіз – залоза внутрішньої секреції, що впливає на роботу інших залоз (гальмівний вплив на роботу гіпофізу, щитовидної і пара щитовидних залоз статевих залоз, наднирників) і виділяє гормон мелатонін, що регулює сезонні ритми життєдіяльності організму і підтримує імунний статус організму. Не має великого функціонального значення як мозковий центр. Тут є габенулярний ганглії– група дрібних ядер, що передають нюхові стимули з півкуль у стовбур мозку.

1.3.

Метаталамус розміщується у задньобічному відділі проміжного мозку і являє собою парні овальні утворення (під подушкою): трохи більше медальне та менше – латеральне тіла. Білою речовиною вони з'єднуються з верхніми та нижніми буграми покрівлі середнього мозку. Зверху колінчасті тіла

покриті білою речовиною, всередину – мають скупчення сірої речовини – ядра. Ядра медіального колінчастого тіла є підкорковими центрами слуху, там закінчуються аферентні волокна слухового шляху від присінково – завиткового нерву. Ядра латерального колінчастого тіла – підкоркові центри зору, де закінчуються волокна, що йдуть у складі зорового тракту – II пара. Ядра колінчастих тіл формують також висхідні шляхи до центрів зорового та слухового аналізаторів у корі великих півкуль.

1.4.

Субталамус – підталамічна область, де закінчуються червоні ядра і чорна речовина. Має субталамічне ядро - люїсове тіло – утворення екстрапірамідної системи мозку, що забезпечує керування автоматизованими складнокоординованими рухами тіла. При локальних пошкодженнях субталамічного ядра виникають сильні “бросковидні” рухи кінцівок (баллізм).

1.5.

Гіпоталамус міститься під зоровими буграми, має тісний анатомічний і функціональний зв'язок з гіпофізом – залозою внутрішньої секреції. Це відділ проміжного мозку, що включає ряд утворень, розміщених під II шлуночком. Спереду відмежований зоровим перехрестом (хіазмою), ззаду продовжується у підкришу середнього мозку. В гіпоталамусі розрізняють велику за розмірами передньобічну частину і меншу – задню частину.

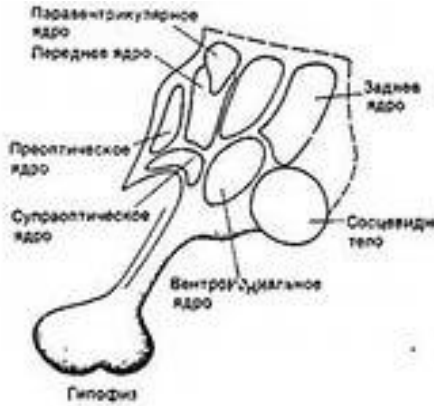
Передньобічна частина утворює дно III шлуночка мозку і включає:

- сірий бугор – тонка, випукла частина нижньої стінки III шлуночка; в його стінці містяться вегетативні ядра – емоціогенні зони мозку.
- воронка з гіпофізом – залоза внутрішньої секреції, що включає дві долі: нейрогіпофіз (задня доля), що складається з нейрогліальних клітин і є продовженням воронки гіпоталамуса; спереду міститься більш масивна доля - аденогіпофіз, побудована з залозистих клітин. Гіпоталамус

та гіпофіз функціонально поєднані в **гіпоталамо – гіпофізарно систему**, що керує роботою всіх ендокринних залоз, а з їх допомогою і вегетативними функціями організму. Взаємодія з гіпофізом відбувається за рахунок виділення нейрогормонів – рилізінг – факторів. Вони по системі кровоносних судин попадають у передню долю гіпофізу. Допомагають виділенню тропних гормонів, що стимулюють синтез специфічних гормонів у інші ендокринні залози. Гіпоталамо – гіпофізарно система здійснює контроль над гуморальною регуляцією водно – сольового балансу, обміном речовин і енергії, працею імунної системи, терморегуляцією, репродуктивною функцією і т.д. Виконуючи в цій системі регуляторну роль, гіпоталамус є вищим центром, що керує автономною (вегетативною) нервовою системою.

- Зорові тракти.
- Перехрестя зорових нервів (хіазма).
- Термінальна мозкова пластинка.
- Підбугорна область – скупчення ядер сірої речовини, розміщена під таламусом трохи вище сірого бугра і в його стінках. Має до 40 ядер.

Передньо – бічна частина має передню (паравентрикулярне, преоптичне, супраоптичне і супрахіазматичне ядра) та середню (дорсомедіальне, вентро медіальне ядра, ядро сірого бугра і ядро воронки) групи гіпоталамічних ядер (мал.30). В нейронах паравентрикулярного та супраоптичного ядер утворюється нейросекрети, який по аксонам переміщується у задній відділ гіпофіза (нейрогіпофіз), де вивільняється у вигляді нейрогормонів – вазопресину (стимулює реабсорбцію води в ниркових каналця - антидіуретичний гормон) та окситоцину (стимулює діяльність гладеньких м'язів, наприклад, матки), що регулюють водно – сольовий баланс організму. В преоптичному ядрі утворюється рилізінг – гормон – ліберин, що контролюють активність статевих залоз.



Мал. 30. Ядра гіпоталамусу.

В гіпоталамусі синтезуються також гормони, які затримують секрецію гормону росту і пролактину передньою часткою гіпофіза. Ці гіпоталамічні гормони називаються статинами. Таким чином, клітини гіпоталамусу, які виробляють гормони задньої частки гіпофіза і гормони, що впливають на передню частку гіпофіза (ліберини і статини), являють собою проміжну ланку між нервовою системою і ендокринною системою. Гіпоталамус і гіпофіз входять до складу адаптаційної гіпоталамо – гіпофізадренальної системи, яка бере участь у стресових реакціях. Супрахізматичні ядра приймають активну участь у регуляції циклічних змін активності організму – циркадіанних - добових біоритмів (чергування сну та бадьорості).

Відомо, що стимуляція переднього відділу гіпоталамусу приводить до реакцій парасимпатичного типу: звуження зіниці, зниженню частоти скорочень серця, розширення діаметру судин і спалу артеріального тиску, посилення перистальтики кишечника. Руйнація цього відділу супроводжується також підвищенням температури тіла. До середньої групи гіпоталамічних ядер відносять дорсомедіальне і вентро медіальне ядра, ядро сірого бугра та ядро воронки. Середня група ядер контролює водний, жировий і вуглеводний обмін, впливає на рівень цукру у крові, іонний баланс організму, проникність судин і клітинних мембран. У цих ядрах

локалізуються центри голоду і насичення. Руйнація вентрикулярного ядра призводить до надлишкового прийому їжі (гіперфагії) і ожирінню, пошкодження ядер сірого бугра – до зниження апетиту і різкому схудненню. Нейрони цих ядер виробляють ряд рилізінг – гормонів (соматостатин, соматоліберин, ліберин і ін.), що впливають на ростові процеси, швидкість фізичного розвитку і статевого дозрівання, формування вторинних статевих ознак, обмін речовин, функції статевої системи. Отже, ці ядра регулюють травну, статеву поведінку та роботу ендокринних залоз. У цій зоні знаходяться специфічні центри: центр задоволення, що відіграє важливу роль в процесах формування мотивацій і психоемоційних форм поведінки.

Задня частина гіпоталамусу складається з правого та лівого сосцевидних тіл, всередині яких під шаром білої речовини знаходяться два сірих ядра – підкоркові нюхові центри. Сюди також відноситься і гіпоталамічне ядро, що приймає участь у терморегуляції, має центри, що контролюють активність симпатичної частини автономної нервової системи. Його стимуляція приводить до реакцій симпатичного типу – розширенню зіниць, підвищення частоти скорочень серця і артеріального тиску, посилення дихання і зменшення тонічних скорочень кишечника. Руйнація заднього відділу гіпоталамусу викликає в'ялість, сонливість, зниження температури тіла.

Отже, у гіпоталамусі зосереджені вищі центри вегетативної нервової системи – центри симпатичного (в задній частині гіпоталамусу) і парасимпатичного (в передній) відділів. Також у гіпоталамусі зосереджені центри емоцій (сірий бугор), сну і неспання, насичення і обмеження прийому їжі, терморегуляції, водно – сольового обміну.

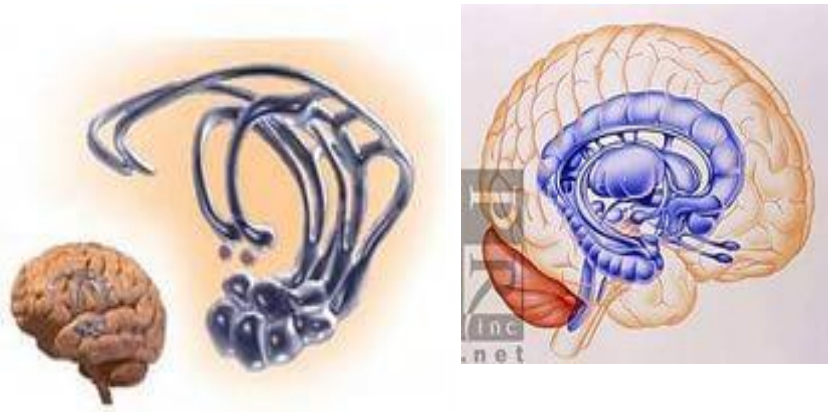
2.

Вперше Брок (1878) описав велику лімбічну долю – звивина, що обмежує у вигляді кільця вентральну частину внутрішньої поверхні півкулі. Зараз за новою анатомічною номенклатурою ця звивина має 3 частини, одна з них (*gyri cinguli*) відноситься до лімбічної системи. В.А.Бец (1881) виділив лімбічну область із складу плаща за характером її архітектоники, і розділив на

передню та задню підобласті, наголосив на різниці будови кори у борозні мозолистого тіла. Brodmann одним з перших дав аналіз лімбічної формації, виходячи з онто – та філогенетичних уяв. Він поділив її на 2 підобласті: передню вважав гетеротиповим утворенням, а ретроспленіальний відділ поясної звивини вважав рудиментарним (шари II, III та IV злиті в єдиний густий пояс клітин). Klempin (1921) та М.О. Гуревич (1928) лімбічну область собаки і людини поділили на передній відділ (гранулярний) та задній (гранулярний). Окрім того Гуревич у всіх лімбічних полях ділить кору на 6 шарів, що відповідає тектогенетичному типу за Бродманом. М. Rose вважав, що лише задній відділ поясної звивини за будовою принципово не відрізняється від неокортексу (має 7 шарів), а передній відділ має 5 шарів. А.С. Чернишов, І.Н. Філімонов Л.: кора – це перехід від архікортексу до неокортексі.

2.1.

На внутрішній поверхні кожної півкулі над мозолистим тілом лежить поясна закрутка, яка переходить у гіпокамп і гіпокампову закрутку. Ці кіркові структури належать до старої кори. Разом з мигдалеподібним ядром скроневої частки та іншими підкірковими ядрами вони складають **лімбічну систему (ЛС)** (від лат. *limbus* – обвід). Латинське слово *limbus* – означає кайма, край. Л.С.- названа так, бо кіркові структури, що входять до її складу, знаходяться на краю неокортексу і як би окаймляють мозок. Л.С. включає визначені зони кори – архіопалеокортикальні і міжучочні області та підкоркові утворення. Із коркових структур це: гіпокамп з зубчастою звивиною (стара кора), поясна звивина (лімбічна кора, що є між уточною), нюхова кора, перегородка (давня кора). Підкоркові: мамілярне тіло гіпоталамусу, переднє ядро таламусу, мигдалевидний комплекс (мал.31). Отже, лімбічна система об'єднує комплекс утворень кінцевого, проміжного і середнього мозку, що складають анатомічний субстрат для регуляції різних станів організму (сну, бадьорості, емоцій, мотивацій і т.д.) Лімбічна система має двосторонні зв'язки з новою корою в області лобової і скроневої часток, з гіпоталамусом, таламусом, середнім мозком (через гіпоталамус).



Мал. 31. Загальна будова лімбічної системи.

Будова нейронів у Л.С. людини дуже складна. Дендрити багатьох клітин утворюють значні галузження, значно зростає різноманіття форм нейронів. Суттєва особливість Л.С. людини – перевага маси дендритів у верхніх шарах у порівнянні з нижніми, задня підобласть має більш складну будову у порівнянні з передньою. У верхніх шарах кори зустрічаються довгоаксонні нейрони нетипової форми, що мають декілька товстих відростків. Всі утворення мозку, що складають Л.С., відносяться до найбільш філогенетично давніх областей, а еволюція Л. структур тісно пов'язана з формуванням нюхового аналізатору і тими утвореннями мозку, які отримують імпульси від нюхової цибулини.

2.2.

Закладка Л.С. відбувається на 6-му тижні внутрішньоутробного розвитку людини. На 13-му тижні її обмежують борозни, вона закладається на півкільцем і обмежує мозолисте тіло, ділиться на дві напівконцентричні формації, розміщені одна над одною (нижня і середня). Вентральна частина Л.С. межує з аммоновими формаціями біля мозолистого тіла і в ранньому онтогенезі її структурні зміни у всіх шарах співпадають з змінами стінки мозкового пухиря

(аммонова пластинка – є прямим продовженням закладки неокортексі). На 14-му тижні вагітності спостерігаються ознаки уособлення закладки Л.С. (набухання внутрішньої частини поверхні півкулі, що відповідає пояській звивині). На 15-му тижні – аммонова пластинка стає сильно тугою – нейробласти мігрують від матриксу до кіркової пластинки. Отже, в пренатальному періоді Л.С. розвивається з краєвої ділянки кіркової пластинки, що примикає до аммонової пластинки і безпосередньо переходить в неї на всіх стадіях свого диференціювання. Її закладка відбувається у вигляді 3х напівконцентричних поясів (обмежують на півкільцем спинку мозолистого тіла) та переднього і заднього відділів (різних за шириною кори). У новонародженого (Н.І. Цинга) вже є всі її формації, до 1-го року життя відбувається значний стрибок у розвитку Л.С. Такий стрибок спостерігається і в 4 роки, коли пошарова будова Л.С. наближається до диференціювання дорослої людини. Проте після 7 років філогенетично нові області сильно ускладнюються у порівнянні з лімфатичною.

У всіх ссавців передні поля Л.С. відстають від полів задньої області, а пояс формації біля мозолистого тіла – від сусідніх областей неокортексі. У людини і приматів передній відділ поясної звивини має однозначні формації, проте на основі різних цитоархітектонічних ознак. У комахоїдних ссавців і гризунів спільне у будові та темпах диференціювання спостерігається у передній та задній областях Л.С.; у малих рукокрилих – у межах всієї Л.С. у дорослих представників приматів спостерігається ділення Л.С., схоже з диференціюванням її у людського ембріону. Отже, Л.С. є у всіх ссавців, в еволюції вона зазнає однакових змін власної структури у одній і тій самій послідовності з іншими частинами неокортексі – генетичний зв'язок Л.С. з неокортикальною пластинкою. Проте вона відстає у складності цитоархітектонічного і нейтронного диференціювання від інших областей неокортексу.

2.3.

Існує уявлення про Л.С. як про важливий центр вегетативної регуляції функцій організму, що знайшло своє відбиття в

концепції “вісцерального мозку” (П.Мак – Лін, 1952). У відповідності до цієї концепції, центральними структурами Л.С. є гіпокамп і мигдалевидне тіло, що забезпечують інтеграцію (сумісний обробіток, узагальнення) і зберігання різної сенсорної інформації, в тому числі від внутрішніх органів, рухового апарату і органів чуття. Центральна роль належить також гіпоталамусу, що забезпечує регуляцію вегетативних реакцій з урахуванням результатів діяльності гіпокампу і мигдалевидного тіла.

Функції лімбічної системи проявляються в основному при її взаємодії з гіпоталамусом. Вона регулює секрецію ендокринних залоз і активність внутрішніх органів. Вплив лімбічної системи на діяльність внутрішніх органів опосередкований вегетативними центрами гіпоталамуса. Лімбічна система відіграє важливу роль у регуляції емоціональних станів, пам'яті та мотивацій поведінки. Вважають, що значна роль у зберіганні слідів пам'яті належить гіпокампу, який отримує сенсорну інформацію через таламус. В парагіпокамповій закрутці міститься кіркове представництво смакового і нюхового аналізаторів. Разом з тим, гіпокамп має важливу роль у навчанні: з ним пов'язані механізми короткочасної і тривалої пам'яті.

В Л.С. містяться найбільш ранимі – найбільш філогенетично ранні і найбільш складні механізми інтеграції і регулювання діяльності внутрішніх органів. Так, при електростимулюванні структур Л.С. виникає моментальна зупинка дихання, підвищується артеріальний тиск. При видаленні Л.С. у хворих на шизофренію, чи страждаючих на емоційну депресію, занурених в себе, деперсоналізованих може привести до покращення стану хворого. Аммонів ріг має відношення до свідомості, пам'яті, мотивацій, вісцеральних проявів. Патологічні процеси в ньому можуть викликати епілептичні напади, дезорієнтацію у просторі, нюхові галюцинації. У хворих з пухлинами гіпокампу виникає складна захисна поведінка – реакції страху, сильного збудження, часом агресії. Берітов вважає, що область прозорої перегородки має відношення до статевих функцій та сексуальної поведінки. Руйнація передоптичної зони призводить до підвищення тепловіддачі

(порушення механізмів терморегуляції), тремору, відмови від пиття води. Супраоптична область гіпоталамусу має відношення до парасимпатичної регуляції; паравентрикулярна – до симпатичної.

Отже, основною цілісною функцією Л.С. є здійснення емоційно – мотиваційної поведінки. Вона організовує і забезпечує протікання вегетативних, соматичних і психічних процесів при емоційно – мотиваційній діяльності. Також здійснює сприйняття і зберігання емоційно важливої інформації, вибір і реалізацію адаптаційних форм емоційної поведінки. Разом з тим, кожна структура, що входить до складу Л.С. має свій вклад в єдиний механізм, свої функціональні особливості. Так, функції гіпокамп пов'язані з пам'яттю, навчанням, формуванням нових програм поведінки при зміні умов. Передня лімбічна кора – забезпечує емоційну виразність мови, перегородка – приймає участь у перенавчанні, знижує агресивність і страх. Мамілярні тіла відіграють велику роль у випрацюванні просторових навичок, мигдалевидний комплекс – відповідає за травну та оборонну поведінку.

2.4.

В Л.С. можна виділити аферентні структури, пов'язані з нюховими цибулинами і передачею нюхової сенсорної інформації в мозок (домінують у задній лімбічній області, розвинуті у тварин, що мешкають у більш складних екологічних умовах); центральну частину, пов'язану переважно з лімбічною долею і гіпокампом де відбувається погодження (аналіз і синтез) впливів всіх тих нервових структур, які приймають участь у регуляції вегетативних функцій і випрацюванні емоційно забарвленої поведінки; і еферентний ланцюг, де відбувається конвергенція і передача сформованих команд, що несуть мотиваційно – емоційне забарвлення поведінки, до виконавчих нервових центрів і органів. Отже, механізми регуляції асиміляційних і гомеостатичних процесів в організмі представлені в передній, гранулярній, лімбічній областях Л.С., задня, гранулярна лімбічна області - мають відношення до адаптації вісцеральних процесів і внутрішніх органів до активної зовнішньої діяльності організму.

Нервові структури, що входять в Л.С. тісно пов'язані між собою висхідними та низхідними зв'язками. Проте характерною особливістю Л.С. є формування замкнених нейронних кіл з циклічно пов'язаними нервовими структурами, у яких відбувається циркуляція збудження. В Л.С. виділяють декілька таких кіл. Одне з найбільш важливих – велике лімбічне коло Пейпца, що включає гіпокамп – свод – сосцевидне тіло – сосцево – таламічний пучок – таламус (передню групу ядер) – поясну звивину (лімбічну долю) – гіпокамп. З цього кола здійснюються проєкції у фронтальну кору, а з неї на базальні ядра. Найбільш тісні зв'язки Л.С. має з лобовою корю. Низхідні шляхи пов'язують Л.С. з ретикулярною формацією стовбуру мозку і гіпоталамусом. Через гіпоталамо – гіпофізарно систему Л.С. здійснює контроль над гуморальною системою. Для Л.С. характерна особлива чутливість і особлива роль в її функціонуванні гормонів, що синтезуються в гіпоталамусі і секретуються гіпофізом – окситоцину та вазопресину. Через гіпоталамус регулюючі впливи до органів передаються на виконавчі моторні центри спинного мозку і черепних нервів по низхідним зв'язкам, а від них по нервам до органів (нейрогенний шлях регуляції) чи через гіпофіз на ендокринні органи (гуморальний шлях регуляції).

Більш давні функції Л.С., здійснюються проєкційними зв'язками - регуляторний контроль парасимпатичної та симпатичної іннервації внутрішніх органів; нові – здійснюються асоціативними зв'язками (діяльність дискантних і зовнішніх контактних аналізаторів мозку – між центральною діяльністю кори півкуль). Нові зв'язки Л.С.: з передньою та задньою областями ядер зорового бугра, колінчастим тілом, дорзальним ядром блукаючого нерву, ядрами гіпоталамусу – забезпечують відношення Л.С. до вісцерального аналізатору мозку. Окрім того, Л.С. отримує інтерорецептивну та екстерорецептивні інформацію від задньо – вентральних ядер таламуса, а далі в кору. Л.С. отримує також зв'язки від зон зовнішньої поверхні півкуль. Таким чином, Л.С. отримує “готову” перероблену інформацію про діяльність організму. Цим пояснюється, чому конструкція зв'язків Л.С. мало залежить від характеру і складності локомоцій у ссавців різних відділів. Проте, перерізка

зв'язків між Л.С. і руховими областями приводить до порушення нормальної реакції цієї області на хімічні подразники, що також підтверджує велике значення асоціативних зв'язків між руховою і лімбічною корою для нормальних функцій Л.С.

Контрольні запитання та завдання

1. Поясніть, чому проміжний мозок називають центром відчуттів людини?
2. Порівняйте зовнішню та внутрішню будову проміжного мозку.
3. Розкрийте значення таламічних ядер.
4. Поясніть твердження одного з хірургів Наполеона: “Рани у переможців загоюються швидше, чим у переможених”.
5. Самостійно опишіть особливості будови та діяльності залоз внутрішньої секреції, таких як епіфіз та гіпофіз.
6. Розкрийте значення лімбічної системи та її вікові особливості формування.
7. Поясніть висловлювання Ж.-Ж. Руссо: “Всі емоції гарні, коли ми володіємо ними: всі погані, коли ми їм підкорюємося”.
8. Складіть схему основних анатомічних компонентів лімбічної системи.
9. Поясніть, чому лише людина має здатність плакати при сильних негативних чи позитивних емоціях?
10. Складіть схему центрів та зв'язків лімбічної системи.
11. Розкрийте особливості “володіння відчуттями” у дорослих і дітей, та охарактеризуйте зв'язки проміжного мозку з корою головного мозку.

Лекція № 5

Тема: „Зв'язки головного та спинного мозку”.

План:

1. Поняття “провідникові шляхи”.
2. Внутрішні зв'язки головного та спинного мозку:
 - 2.1. Асоціативні провідникові шляхи;
 - 2.2. Комісуральні провідникові шляхи;Проекційні провідникові шляхи;
 - 2.3.1. Провідникові шляхи пірамідної системи;
 - 2.3.2. Провідникові шляхи екстрапірамідної системи.
3. Сенсорні провідникові шляхи:
 - 3.3. Види рецепції;
 - 3.4. Провідникові шляхи протопатичної чуттєвості;
 - 3.5. Провідникові шляхи глибокої чуттєвості;
 - 3.6. Провідникові шляхи поверхневої чуттєвості;
 - 3.7. Сенсорні шляхи мозочкового напрямку.
4. Проекційні зв'язки мозочка.

1.

Провідникові шляхи побудовані з функціонально однорідних груп нервових волокон; це – внутрішні зв'язки між ядрами і кірковими центрами, розміщеними у різних частинах і відділах мозку, і слугують для їх функціонального об'єднання (інтеграції). Провідникові шляхи, як правило проходять у білій речовині спинного та головного мозку, проте можуть і локалізуватися у стовбурі мозку, де чітких меж між сірою та білою речовинами ще не має. Основним провідниковим ланцюгом у системі передачі інформації від одних центрів мозку до інших є нервові волокна – аксони нейронів, що передають інформацію у формі нервового імпульсу у чіткому напрямку, а саме від тіла клітини. Серед провідникових шляхів в залежності від їх будови і функціонального значення виділяють різні групи нервових волокон: волокна, пучки, тракти, променистості, спайки (комісури).

2.

Серед внутрішніх зв'язків у ЦНС розрізняють 3 групи провідникових шляхів: асоціативні, комісуральні та проєкційні.

2.1.

Асоціативні шляхи багаточисленні і широко представлені у різних відділах ЦНС, проте найбільш розвинуті вони у корі головного мозку. Вони утворені асоціативними нейронами (інтеронейронами) і їх волокнами, що з'єднують різні області кори мозку однієї і тієї ж півкулі великого мозку чи мозочка. Волокна при цьому можуть проходити всередині сірої речовини (інтракортикально), утворюючи внутрішньо коркові горизонтальні пучки та знаходитися у складі білої речовини мозку (екстракортикально). Асоціативні шляхи з'єднують також різні ділянки однієї і тієї ж половини (правої чи лівої) спинного мозку (табл.6).

Табл. 6. Коротка анатома - фізіологічна характеристика асоціативних провідникових шляхів

Вид провідникових асоціативних шляхів	Функціональне значення	Локалізація
<u>Екстракортикальні волокна</u> (дугоподібні волокна): <ul style="list-style-type: none">• <i>короткі</i>• <i>довгі</i>	Зв'язки між ділянками у корі мозку і у мозочку <i>з'єднують сусідні звивини</i> <i>з'єднують між собою віддалену одну від одної ділянки кори чи долі великого мозку</i>	Біла речовина півкуль мозку і мозочку <i>в основному аксони нейронів 6 і 7 – го шарів кори;</i> <i>аксони пірамідних нейронів переважно 3 і 5 – го кіркових шарів, утворюють</i>

		<i>пучки</i>
Асоціативні пучки: <ul style="list-style-type: none"> • <i>пояс</i> • <i>верхній поздовжній</i> • <i>нижній поздовжній</i> • <i>гакоподібний пучок</i> 	Зв'язки між долями мозку з'єднує різні ділянки лімбічної доли з'єднує лобну і нижню тім'яну, потиличну і задню скроневу доли з'єднує потиличну і скроневу доли нижня лобна доля і скроневий полюс	Біла речовина півкуль мозку
Дугоподібні волокна мозочка	Поряд розміщені доли і листки як черв'ячка так і півкуль мозочка	Біла речовина мозочка
Власні пучки спинного мозку <ul style="list-style-type: none"> • <i>короткі</i> • <i>довгі</i> 	Зв'язки між сегментами спинного мозку з'єднують сусідні сегменти з'єднують віддалені сегменти	Внутрішня частина канатиків спинного мозку

До асоціативних волокон відносяться також зв'язки між ядрами однієї півкулі стовбура мозку і проміжним мозком та базальними ядрами відповідної півкулі.

2.2.

Комісуральні шляхи - спайки, складаються з нейронів і їх волокон, що забезпечують зв'язки між дзеркально симетричними ділянками правої і лівої половин головного і спинного мозку (табл. 7).

Табл. 7. Коротка анатомо - фізіологічна характеристика комісуральних провідникових шляхів

Вид провідникових шляхів	Функціональне значення	Локалізація
Мозолисте тіло	Зв'язок між лівою і правою півкулями	Півкулі великого мозку (найбільш масивна спайка кінцевого мозку)
Передня комісура	Зв'язок між нюховими зонами кінцевого мозку, а також між лівою і правою скроневими долями	Передній відділ кінцевого мозку
Комісура гіпокампу	Зв'язки між симетричними ділянками архіокортексу в лівій і правій півкулях	Між ніжками своду
Передня біла комісура	Перехрестя волокон між правою і лівою половинами спинного мозку	Біла речовина спинного мозку (перехрестя висхідних волокон правого і лівого спинногаламічних трактів, та низхідних волокон переднього кірково – спинномозкового шляху)

Передня комісура і комісура своду з'єднують ділянки старої і давньої кори півкуль (парагіпокампульні звивини, гіпокамп, зубчасті звивини і ін). В області спинного мозку і стовбурі

головного мозку справжні комісуральні шляхи відсутні, проте схожими на мозкові спайки є перехрестя – частини висхідних чи низхідних провідникових шляхів ЦНС, в яких відбувається перехід волокон з однієї половини мозку на протилежну.

2.3.

Проекційні шляхи складаються з нейронів і їх волокон, що забезпечують зв'язок між спинним і головним мозком. Проекційні шляхи з'єднують також ядра стовбуру з базальними ядрами і корою великих півкуль, а також ядра стовбуру з корою і ядрами мозочку. Проекційні шляхи можуть бути висхідними та низхідними. **Висхідні** (сенсорні, чуттєві, аферентні) проводять нервові імпульси від екстеро – (рецептори в шкірі), пропріо – (в м'язах) та інтерорецепторів (внутрішніх органів) і органів чуття у висхідному напрямку до головного мозку, переважно до кори, де в основному закінчуються на рівні 4-го цитоархітектонічного шару. Вони багатоетапні, сенсорна інформація послідовно передається через ряд проміжних нервових центрів у кору головного мозку. Сенсорна інформація також направляється і в мозочок, середній мозок та ретикулярну формацію. **Низхідні** (еферентні, центробіжні) проводять нервові імпульси від кори великих півкуль (від пірамідних нейронів 5 – го шару) до базальних і стовбурових ядер головного мозку і далі до моторних ядер спинного мозку і стовбуру мозку. Несуть інформацію про програмовані рухи у конкретних умовах. Т.б. це рухові провідникові шляхи. Також вони обов'язково проходять через внутрішню капсулу – прошарок білої речовини в півкулях великого мозку, що відокремлює таламус від базальних ядер (табл.8). У стовбурі мозку велика їх частина направляється у спинний мозок і мозочок, і йдуть через його основу.

Табл. 8. Проекційні шляхи ЦНС

Вид провідникових шляхів	Функціональне значення	Локалізація
<i>Висхідні провідникові шляхи</i>		
<i>До кори мозку:</i> всі		Біла речовина:

<p>сенсорні шляхи загальної і специфічної чуттєвості)</p> <p><i>До мозочка:</i> пропріорецептивні сенсорні шляхи і сенсорні шляхи інших модальностей</p> <p><i>До чотиризгір'я</i> (покрівлі середнього мозку) – спинно – ректальних тракт</p>	<p>Проведення сенсорної інформації всіх модальностей.</p> <p>Проведення сенсорної інформації у кору мозочка</p> <p>Проведення сенсорної інформації у ядра чотиризгір'я</p>	<p>спинного мозку, покрішки стовбуру мозку, внутрішньої капсули, таламо – кортикальні волокна (променистості)</p> <p>Біла речовина спинного мозку, нижні та верхні ніжки мозочку</p> <p>Біла речовина спинного мозку та покрівлі стовбуру мозку.</p>
<p><i>Низхідні провідникові шляхи</i></p>		
<p><i>Проекційні зв'язки кори мозку:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • кірково – спинномозкові та кірково – ядерні шляхи (<i>пірамідна система</i>) • червоно ядерно – спинномозковий, ретикуло – спинальний, вестибулоспинальний і текто – спинальний тракти (<i>екстрапірамідна система</i>) <p><i>Проекційні зв'язки</i></p>	<p>Проведення кіркових впливів на моторні центри спинного мозку і стовбуру мозку</p> <p>Проведення впливів структур екстрапірамідної системи на моторні центри спинного мозку і стовбуру мозку</p>	<p>Біла речовина внутрішньої капсули, основи стовбуру мозку та канатики спинного мозку</p> <p>Біла речовина основи стовбуру мозку та канатики спинного мозку</p>

<p><i>великого мозку з мозочком – кірково – мостові і мостово – мозочкові шляхи</i></p>	<p>Проведення кіркових впливів на центри мозочка</p>	<p>Біла речовина внутрішньої капсули, основи стовбуру мозку та середні ніжки мозочку</p>
---	--	--

Низхідні провідникові шляхи, що приймають участь у регуляції та координації рухів, умовно ділять на пірамідну та екстрапірамідну системи. Серед низхідних шляхів суттєве значення мають шляхи екстрапірамідної системи, а також ретикулоспинальні шляхи.

2.3.1.

Пірамідна система – сукупність рухових центрів кори мозку, моторних центрів черепних нервів, що знаходяться у стовбурі, і моторних центрів у передніх ріжках спинного мозку, а також еферентних проєкційних нервових волокон, що пов'язують їх між собою. Ці шляхи забезпечують проведення імпульсів у процесі свідомої регуляції рухів. Формуються від гігантських пірамідних нейронів (клітин Беца) і великих пірамідних нейронів 5-го шару кори. 40 % волокон починається від пірамідних нейронів перед центральної звивини, де знаходиться **кірковий центр рухового аналізатору**; 20 % – від пост центральної звивини та 40 % - від задніх ділянок верхньої та середньої лобових звивин і від надкраєвих звивин тьмяної долі, у якій розміщений **центр праксії**, що контролює складні координовані ціленаправлені рухи. Число нервових волокон у пірамідних шляхах на одній стороні тіла складає \approx 1 млн. Пірамідні шляхи діляться на кірково – спинномозковий та кірково – ядерний, які починаються в корі півкуль переходять на протилежну сторону мозку (перехрещуються) і здійснюють регуляцію рухів контр латеральної половини тіла. Кірково – спинномозковий шлях починається від нової кори великих півкуль, по волокнах в задній ніжці внутрішньої капсули прямують до основи середнього мозку (середня частина ніжки мозку). Далі до основи мосту і в довгастий мозок. На рівні

пірамід медіальні волокна перехрещуються (80 % волокон), далі спускаються у спинний мозок і йдуть у складі бічних канатиків (латеральний кірково – спинномозковий тракт). Не перехрещені волокна йдуть у спинний мозок у складі передніх канатиків (передній кірково – спинномозковий тракт) до мотонейронів рухових ядер передніх рогів спинного мозку. Тільки невелика частина пірамідних волокон – 8 % безпосередньо закінчується на великих мотонейронах спинного мозку. Більша частина волокон – 55 % закінчується у шийних сегментах спинного мозку, 20 % - в грудних і 25 % – в попереково – крижових. При цьому волокна переднього кірково- спинномозкового тракту не опускається нижче грудних сегментів. Волокна пірамідної системи, в основному, тонкі і немієлінізовані (великих, швидких, мієлінових мало).

Функції: по пірамідним шляхам відбувається активація переважно згинальної мускулатури і гальмування розгинальної; здійснює тонізуючий кірковий вплив на роботу мотонейронів спинного мозку..

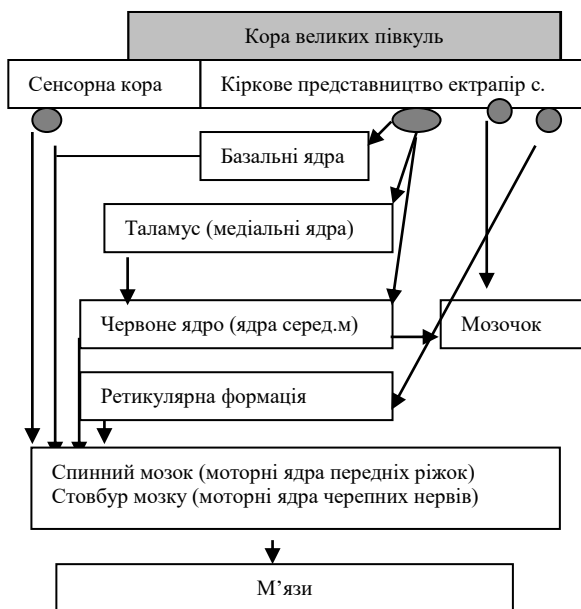
Кірково – ядерний шлях починається де і кірково – спинальний - 5й шар кори, клітини Беца, проте, у нижній третині передцентральної звивини. Волокна йдуть у складі коліна внутрішньої капсули до основи ніжок мозку. Далі у стовбурі перехрещуються і закінчуються синапсами на мотонейронах у складі рухових ядер черепних нервів.

2.3.2.

Екстрапірамідна система об'єднує філогенетично більш давні механізми керування рухами людини, чим пірамідна система. **Функції:** здійснює переважно несвідому, автоматичну регуляцію складних рухових актів (ходьба, біг, підтримка пози, жування); регулює тонус м'язів, приймає участь у регуляції рухових проявів емоцій; передає рухові команди при захисних рухових рефлексах, що протікають несвідомо (відновлення вертикального положення при втраті рівноваги – вестибулярні рефлексі, при рухових реакціях на миттєві світлові та звукові впливи – захисні рефлексі, що замикаються у покрівлі середнього мозку). **Особливість:** багатоетапна, з численними переключеннями, передача впливів від відділів головного мозку

до виконавчих центрів – моторних ядер спинного мозку і черепних нервів. Систему утворюють ядерні центри півкуль (базальні ядра – хвостате та чечевицеподібне), проміжного мозку (медіальні ядра таламусу, субталамічне ядро) і стовбуру мозку (червоне ядро, чорна речовина); провідникові шляхи, що пов'язують її з корою великих півкуль, з мозочком, з ретикулярною формацією і виконавчими центрами (лежать у моторних ядрах черепних нервів і передніх ріжках спинного мозку). Також до неї можуть долучатися мозочок, ядро чотириригир'я середнього мозку та ядра ретикулярної формації та ін. (схема 2).

Схема 2. Екстрапірамідна система зв'язків.



Кіркові шляхи беруть початок від передцентральної звивини і інших відділів кори. Прямують до базальних ядер: хвостатого та чечевицеподібного, що тісно взаємопов'язані між собою та ядрами таламусу і червоним ядром середнього мозку. Від них до

рухових центрів спинного мозку через червоно ядерно – спинномозковий (руброспинальний) тракт та ядра ретикулярної формації (ретикулоспинальний тракт). Через червоне ядро здійснюється передача впливів мозочка на роботу спинномозкових моторних центрів.

Червоно ядерно – спинномозковий тракт утворений відростками нейронів, розміщених в червоному ядрі, яке отримує інформацію від базальних ядер, субталамічного ядра, зубчастого ядра мозочка і інших підкіркових структур головного мозку. У подальшому, аксони нейронів червоного ядра утворюють вентральний перехрест - перехрест Фореля на рівні середнього мозку. Потім прямують у стовбур мозку і до рухових ядер спинного мозку. На цих мотонейронах також закінчуються волокна ретикулоспинального тракту, присінково – спинномозкового (вестибулоспинального) і оливоспинального трактів. Вони забезпечують активність спинномозкових рухових центрів та вестибулярний контроль у процесі регуляції рухів. Не мають перехрестів власних волокон, бо кожний з них забезпечує зв'язки правої та лівої половин стовбуру мозку лише з своєю половиною спинного мозку.

3.

Сенсорна інформація надходить до нервової системи різними шляхами: екстерорецептивні інформація (про стан навколишнього середовища); інтерорецептивна (стан внутрішнього середовища організму); пропріорецептивні чутливість (стан виконавчих органів – м'язів і суглобів – здійснюється корекція рухових реакцій організму в залежності від досягнутого результату).

Сукупність всіх нервових утворень ЦНС та периферичної НС, що здійснюють сприйняття і аналіз сенсорної інформації – це **аналізатори** (І.П.Павлов). Вони мають загальний тип будови – складаються з 3х відділів: рецепторного, провідникового та кіркового відділів.

Сенсорна інформація від тулуба та кінцівок по чуттєвим волокнам спинномозкових нервів прямує у спинний мозок, а потім по висхідним шляхам у головний мозок. Висхідні шляхи починаються як за межами спинного мозку - у нейронах

спинномозкових вузлів, так і нейронами у задніх стовпах спинного мозку. Від голови і частково шиї – безпосередньо у головний мозок по чуттєвим волокнам черепних нервів.

Особливість: багатоетапна передача збудження через різні ядерні центри з його поступовим аналізом; направляючись до кори, обов'язково проходять проміжний мозок. У зорових буграх (таламусі) містяться підкоркові центри всіх видів чуттєвості, окрім слухової; здійснюється переключення сенсорних шляхів, при цьому інформація частково аналізується і синтезується.

3.1.

Кожний вид рецепторів має специфічність за відношенням до конкретного подразника, сприймає окремий вид подразника, т.б. мають сенсорну модальність (табл.9.)

Табл. 9. Сенсорні провідникові шляхи.

Сенсорна модальність	Тип нервового закінчення	Локалізація рецепторів
Екстерорецептори (з поверхні шкіри сприймають подразнення)		
<ul style="list-style-type: none"> • Тактильна • Больова (ноцицепція) • Тиск • Температурна 	Тільця Мейснера, тільця Меркеля Вільні нервові закінчення Тільця Пачині Тільця Руфіні, колби Краузе	Шкіра і слизові оболонки, Поверхневий шар Серединний шар глибокий шар
Пропріорецептори (від м'язів, суглобів, зв'язок про положення тіла у просторі і взаємне розміщення частин тіла)		
<ul style="list-style-type: none"> • Розтягнення м'язів • Напруга м'язів • Суглобове відчуття 	Нервово – м'язове веретено Нервово – сухожилків орган Механорецептори	Черевце м'язу Сухожилля м'язу Суглобова капсула,

		зв'язки
Інтерорецептори (у внутрішніх органах і судинах)		
<ul style="list-style-type: none"> • Хеморецепція • Осморецепція • Барорецепція • Ноцицепція 	<p>Хеморецептори</p> <p>Осморецептори Барорецептори, тіляця Пачині</p> <p>Ноцицептори</p>	<p>Каротидний синус</p> <p>Гіпоталамус</p> <p>Кровоносні судини, внутрішні органи</p> <p>Внутрішні органи</p>

Екстерорецептивні чутливість буває як свідомо (надходить збудження в кору), так і несвідомо (до підкоркових центрів), пропріорецептивні у повній мірі людиною не усвідомлюється. Практично всі рецептори, окрім власної специфічної сенсорної модальності, можуть сприймати больові сигнали, працюючи як ноцицептори - больові рецептори.

Серед сенсорних шляхів розрізняють: шляхи протопатичної чутливості (найбільш давня і пов'язана з передачею сенсорної інформації через ядра ретикулярної формації), шляхів глибокої чутливості (передача пропріорецептивних і інтерорецептивної сенсорної інформації), шляхів поверхневої = епікритичної чутливості (проведення нервових імпульсів, викликаних впливом больового, тактильного та температурного подразника).

3.2.

Провідникові шляхи **протопатичної чутливості** - екстралемніскові шляхи, проводять грубі больові відчуття, неспецифічну температурну чутливість, грубе доторкання і тиск, що надходять від всіх рецепторів (проводять імпульси, що загрожують організму руйнуванням). У спинному мозку передаються спинно – ретикулярний трактом і численно переключаються у ядрах ретикулярної формації. З кожного спинно – ретикулярного тракту прямують білатерально у всі області кори мозку.

3.3.

Провідникові шляхи глибокої чутливості:

- **шляхи пропріорецептивної чутливості** прямують від пропріорецепторів до кори та інформують про стан опорно – рухового апарату і просторову орієнтацію частин тіла. Первинні нейрони (від тулуба і кінцівок) розміщені у спинномозкових вузлах. Їх волокна утворюють тонкий (пучок Голля, несе інформацію від нижніх кінцівок і нижньої половини тулуба) і клиновидний пучки (пучок Бурдах – від верхніх кінцівок і верхньої частини тулуба). Ці пучки розміщені у задніх канатиках спинного мозку. Прямують до довгастого мозку, де закінчуються синапсами на тілах вторинних нейронів . Переходять на протилежну сторону, утворюючи медіальну петлю, потім до зорових бугрів проміжного мозку, а саме до лемніскового перехрестя. Висхідні волокна утворюють бульбо – таламічний тракт у товщі стовбуру мозку. Через вентральне ядро таламусу нервові імпульси прямують до перед – і постцентральної звивин, парацентральної та верхньої тім'яної дольки великих півкуль (інформація про свідоме керування рухами). Пропріорецептивні інформація від м'язів голови починається у чуттєвих вузлах черепних нервів. У складі черепних нервів (трійчастий нерв – V пара) прямує до вторинних нейронів (сенсорні області стовбуру мозку), утворюють перехрестя – петлю трійчастого нерву і приєднуються до волокон медіальної петлі. Прямують до ядер таламусу і т.д.
- **шляхи інтерорецептивної чутливості** (від внутрішніх органів). Первинні нейрони містяться у спинномозкових вузлах. Частина волокон прямує у складі тонкого і клиновидного пучків до довгастого мозку, інша – переключається на власних ядрах задніх стовпів спинного мозку. Через ядра таламусу (як і ін. глибока чутливість) імпульси направляються до нижнього відділу перед – і пост

центральної звивин великих півкуль на межі з латеральною борозною - кіркве представництво інтерорецептивного аналізатору. Його площа, у порівнянні з іншими аналізаторами, невелика, чим пояснюється неточність, “розмитість” розпізнання джерела інтерорецептивних імпульсів на рівні свідомості.

3.4.

Провідникові шляхи **поверхневої чутливості - епікритичної** передають больову, тактильну, температурну і інші види чутливості з високим розрізненням дії подразника за його інтенсивністю та залежно від локалізації. Виникають в шкірі – шляхи шкіряної чутливості.

Шкіряна чутливість тулуба і кінцівок – первинні нейрони – сенсорні нейрони спинномозкових вузлів, аксони яких закінчуються в драглистій речовині і власному ядрі заднього стовпу спинного мозку. Вторинні нейрони містяться переважно у драглистій речовині (II пластинка Ріксада) задніх стовпів спинного мозку. Перехрестя волокон відбувається у передній сірій спайці. В спинально – таламічному тракті волокна, що несуть інформацію від нижніх кінцівок займають латеральне – зовнішнє положення, від тулуба – серединне, від верхніх кінцівок – медіальне. Утворюється так звана спинальна петля. На рівні стовбуру мозку спинальна петля приєднуються до медіальної петлі та волокон тригеминальної петлі (аксони ядер спинномозкового шляху трійчастого нерву – інформація від шкіри голови). Третинні нейрони знаходяться у вентролатеральному ядрі таламусу, де їх відростки утворюють таламо – кортикальні волокна. Кірковий центр шкіряного аналізатору міститься у задній частині парацентральної доли і у верхній тім'яній долі.

3.5.

Сенсорні шляхи мозочкового напрямку проводять чутливість від всіх компонентів опорно – рухового апарату. Починаються де і шляхи глибокої чутливості – від сенсорних нейронів спинномозкових вузлів (I нейрони), їх аксони входять у спинний мозок через задні корінці спинномозкових нервів,

обминаючи сіру речовину. Її нейрони знаходяться у довгастому мозку - тонкий і клиновидний пучки. Через зовнішні дугоподібні волокна, по нижнім ніжкам мозочка нервові імпульси прямують у кору черв'яка. Частина волокон утворює перехрестя - у корі черв'яка волокна білатерально проєцируються тобто на праву і на ліву половини черв'яка. Вступають у сіру речовину спинного мозку, закінчуються синапсами на медіальному проміжному та грудному ядрах. Від грудного ядра починається задній спинно – мозочковий тракт (тракт Флексіга), що через стовбур мозку заходить у кору черв'яка. Від медіального проміжного ядра починається передній спинно – мозочковий тракт (тракт Говерла). Він прямує до передньої сірої спайки, далі у довгастий мозок, верхню ніжку мозочка до кори черв'яка.

Пропріорецептивні інформація по спинно – мозочковим трактам проходить частковий обробіток у спинномозкових ядрах (кращий контроль активності і праці спинномозкових рухових центрів), а у зовнішніх дугоподібних волокнах – ні.

У кору мозочка також поступає інформація і від інших відділів мозку по оливо – мозочковому, вестибуло – мозочковому, ретикуло – мозочковому і іншим трактам.

4.

Проекційні зв'язки мозочка включають:

- шляхи, що йдуть від спинного мозку і стовбуру мозку до мозочка;
- провідникові шляхи, що пов'язують мозочок з півкулями головного мозку (найбільш численні);
- шляхи від мозочка до стовбуру мозку.

Мозочок не має прямих еферентних шляхів, що пов'язують його з спинним мозком. Його вплив здійснюється опосередковано, через екстрапірамідальну систему.

Шляхи від мозочка до стовбура проходять в основному у верхній мозочковій ніжці. Беруть початок від великих грушоподібних нейронів кори мозочка, заходять у мозочкові ядра. Потім прямують від зубчастого ядра мозочка до червоного ядра протилежної половини середнього мозку; від

інших ядер мозочка до вестибулярних і ретикулярних ядер своєї сторони. Імпульси, що надходять від мозочка по еферентним волокнам здійснюють гальмівний вплив на ядерні центри стовбуру мозку, знижуючи імпульсну активність екстра пірамідних шляхів, забезпечуючи оптимальні умови для регуляції рухів.

Проекційні шляхи, що пов'язують мозочок і кору:

- **Висхідні шляхи.** Мозочок у ієрархії займає нижче положення чим кора, тому висхідні шляхи саме від мозочка до кори. Починаються від грушоподібних нейронів кори мозочка, через зубчасті ядра своєї сторони по волокнам зубчато – таламічного тракту. Вони йдуть по верхнім мозочковим ніжкам у середній мозок, формують перехрестя. Заходять в таламус, утворюють синапси на нейронах вентро латеральної групи таламічних ядер. У складі таламо – кортикальних волокон прямують до кори головного мозку, а саме до нейронів IV шару. Особливо багато волокон від мозочка закінчується у лобних областях кори, що забезпечує планування складних координованих свідомих дій.
- **Низхідні шляхи:** від кори великих півкуль до кори мозочка, переключаючись у ядрах мосту - кірково – мостово – мозочковий шлях. Від пірамідних нейронів V шару лобової, тім'яної, скроневої та потиличної областей кори великих півкуль імпульси прямують у внутрішню капсулу: лобно – мостовий пучок (через її передню ніжку), потилично – мостовий, т'мяно – мостовий та скронево – мостовий шляхи (через задню ніжку). В цих пучках нараховується з кожної сторони більше 3 млн. нервових волокон. Від ядер мосту починаються волокна мостово – мозочкового тракту, що заходять у основу мосту і формують перехрестя. Через середню мозочкові ніжку волокна входять у мозочок, відбиваються на кору відповідної півкулі мозочка. Отже, імпульси від півкуль великого мозку поступають у контр латеральну півкулю мозочка.

Контрольні запитання та завдання

1. Порівняйте асоціативні, комісуральні та проєкційні зв'язки.
2. Поясніть суть пірамідної та експірамідних систем зв'язків.
3. Розкрийте особливості сенсорної чуттєвості.
4. Порівняйте провідникові шляхи глибокої та поверхневої чуттєвості.
5. Поясніть значення висхідних та низхідних проєкційних шляхів, що пов'язують мозочок та кору.
6. Самостійно складіть порівняльну таблицю внутрішніх зв'язків у ЦНС (локалізація, види функції).
7. Схематично замалюйте шляхи асоціативних волокон, комісур та проєкційних волокон.

Розділ 2. Еволюція нервової системи

Лекція № 6

Тема: „Еволюція нервової системи у тварин”.

План:

1. Елементи еволюції нервової системи.
2. Стадія незалежного ефектору.
3. Дифузна нервова система.
4. Вузлова (гангліонарна) нервова система.
5. Трубочаста нервова система.
6. Шляхи розвитку нервової системи хребетних тварин.
7. Будова нервової системи у різних класів хребетних тварин.

1.

У одноклітинних організмів збудження, що виникає у відповідь на дію подразника, поширюється однаково повільно у всіх напрямках. У багатоклітинних тварин різні частини організму виконують різні функції, відрізняючись за своєю збудливістю. Інформація про їх діяльність надходить до центрального органа, який керує всіма реакціями тварин, - нервового центру і спеціальної провідної системи, яка поширює

збудження окремими шляхами як до центрального органу, так і від нього на периферію.

Спеціальна провідна система багатоклітинних організмів виконує функції сприйняття подразнень (сенсорна функція) зовнішнього і внутрішнього середовищ організму, провідну (проводить збудження до інтегративних органів - вузлів мозку, а від них до різних виконавчих органів), моторну (організація відповідних реакцій), інтегративну (формування тимчасових зв'язків, об'єднання сенсорних і моторних структур нервової системи) та організацію психічних процесів. Окрім того, нервова система регулює і інтегрує функції внутрішніх органів, т.б. здійснює вісцеральну функцію.

Сукупність клітин – нейронів, функцією яких є сприйняття, аналіз та передача інформації, що забезпечує пристосування організму до навколишнього середовища, називають нервовою системою (НС). Структура, яка сприймає подразнення від навколишнього середовища – клітинна мембрана. У багатоклітинних організмів відбулася диференціація клітин тіла за їх розміщенням (зовнішні, проміжні і внутрішні, що вистилають внутрішню порожнину тіла) та функціями. Частина поверхневих клітин спеціалізувалася на сприйняття впливів зовнішнього середовища і перетворилася на чутливі (рецепторні) клітини. Інші – можливість скорочуватися і створили м'язові шари. І, врешті решт, з'явилися клітини, спеціалізовані на передачі збудження від рецепторів до м'язових клітин - нервові клітини. Так як м'язові клітини об'єдналися в шари, то нервові клітини теж повинні були об'єднатися в систему для їх координації, так розвивалася нервова система. Чим більш досконалі рухи, тим краще розвинута нервова система.

Удосконалення НС іде шляхом централізації клітинних тіл і подовження одного з відростків нервових клітин. Вважають, що вихідною формою НС всіх тварин була дифузна НС, з якої в ході еволюції вторинноротих сформувалися “спинна” трубчаста НС (спинний і головний мозок), а в ході еволюції первинноротих (комахи)- вузлова (черевний нервовий ланцюг, де навкологлотковий ганглії відіграє роль головного мозку).

Основним напрямком еволюційного розвитку НС були централізація елементів - цефалізація - розвиток головного мозку і головних гангліїв) та загальне збільшення числа нейронів і їх синаптичних зв'язків. Паралельно йшла диференціація самих нервових елементів – формування уніполярних і мультиполярних нейронів з недиференційованих веретеноподібних нервових клітин (сформувалися раніш з міоепіталіальних клітин). Важливим напрямком еволюції нервових елементів є мієлінізація нервових волокон у хребетних і формування гігантських нервових провідників у деяких безхребетних (головоногі молюски), що істотно збільшили швидкість нервової сигналізації. Швидкість розповсюдження збудження в протоплазмі амеби не перевищує 1-2 мікрони в секунду, у найпростішій нервовій системі – 0,5 м/сек., у НС жаби – 25 м/сек., у людини – 120 м/сек. Разом з тим молекулярні механізми НС – іонні канали, медіатори і їх рецептори, були сформовані на більш ранніх стадіях філогенезу (“донервових”), бо практично не відрізняються у тварин різного рівня розвитку.

В онтогенезі у хребетних їх НС розвивається з ектодерми, а у безхребетних – з ектодерми і ентодерми. Клітини – попередники нейронів називаються нейробластами, їх дозрівання пов'язане з ростом відростків і встановленням синаптичних зв'язків. При цьому відростки знаходять відповідні клітини – мішені шляхом хемотаксису за допомогою спеціальних витягнутих гліальних клітин, що відіграють роль направляючих структур. Клітини – попередниці глії (гліонів) – спонгіобласти. Зрілі сформовані нейрони втрачають здатність до розмноження, а у гліонів ця здатність залишається (з віком частина нейронів гине, а клітини – глії посилено розмножуються).

2.

Відомо, що торкання до тіла амеби викликає зміни в її стані – на місці торкання виникають ніжки - псевдоніжки, якими вона охоплює об'єкт, що викликає подразнення (якщо це їжа – вона засвоюється, якщо – нейтральний – викидається). Інший рефлекс (досліди Дженнінґса) – амеба наближається чи віддаляється від подразника, так як наче вона “нападає” чи

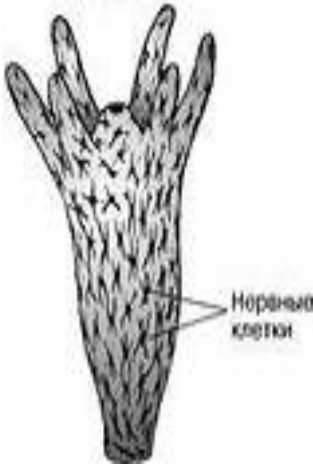
“втікає”. Протоплазма у амеби біля поверхні – тугого шару знаходиться у стані гелю, всередині – у стані золя - рідкого стану. Подразнення викликає підвищення обміну речовин у тому місці протоплазми, на яке було здійснено безпосередньо вплив і протоплазма у цьому місці переходить у стан золя, утворюються псевдоніжки і амеба рухається, залежно від інтенсивності подразнення. Амеба звикає до сигналів і повторення однотипних сигналів може не викликати відповідної реакції. Зміна сигналу знову може викликати реакцію збудження. Це можна пояснити виникненням зачаткової форми поведінки, яка далі переросте у орієнтувальний рефлекс, з характерним для нього звиканням до повторних стимулів і до підвищення реакції на новизну сигналів.

У представників одного з перших типів багатоклітинних організмів – губок, справжньої НС немає. Вони мають поодинокі нервові клітини: бі- чи мультиполярні, точний механізм функціонування яких невідомий. Ці клітини найчастіше розташовані біля пор іригаційної системи і мають здатність до скорочення: у відповідь на подразнення виникають локальні повільні скорочення без поширення збудження. Такий етап розвитку нервової системи називається **стадією незалежного ефектору**.

3.

Вперше найпримітивніша , але справжня нервова система - **дифузна нервова система** з'являється у кишковопорожнинних тварин (двошарові тварини, що мають тіло –мішок, внутрішня порожнина якого є травною порожниною) , у яких нервові клітини розкидані по всьому тілу і відповідають на подразнення всім тілом (медузи, поліпи) Її нервова сітка являє собою накопичення мульті – та біполярних (великих та малих) нейронів, відростки яких можуть перехрещуватися, сплітатися та підходити один до одного і не мають функціональної диференціації на аксони і дендрити (мал.32). Дифузна нервова сітка не розділена на центральний та периферичний відділи і може бути локалізована у ектодермі і ентодермі. Нервова мережа у гідри розміщується під ектодермою між поздовжніми скоротливими волокнами і складається з великих і малих

біполярних нейронів, які за своїми функціями поділяються на чутливі, асоціативні і рухові. Біполярні нейрони є чутливими, а мультиполярні – руховими і асоціативними.



Відростки нейронів тісно стикаються між собою і проходять крізь усе тіло гідри та не утворюють довгих провідникових шляхів. Збудження проходить у всіх напрямках переважно до ефektorних (м'язових) клітин, проте рухова діяльність гідри обмежується лише найпростішими харчовими та захисними реакціями. Хвилю збудження як правило супроводжує хвиля м'язового скорочення.

Мал. 32. Дифузна нервова система гідри.

Збудження має градуальний характер – змінюється пропорційно силі подразнення, та поширюється з декрементами – поступово зменшується по мірі його поширення у збуджуваному нервовому волокні, що обмежує відстань поширення і силу відповідної реакції. У дифузній нервовій системі здебільшого існує прямий зв'язок між чутливими клітинами і робочим органом, що обмежує гнучкість пристосувальної поведінки. Нервові клітини гідри рівномірно розподілені по поверхні тіла, утворюючи скупчення в “стратегічних місцях” – у районі ротового отвору, в основі щупалець та підошви (або вздовж дзвона у медуз). Вони мають розмір 100 мкм і генерують повільні потенціали дії, які найчастіше мають локальний характер, на них не поширюється закон “все або нічого”. Крім мережі таких нейронів з повільною провідністю (менш як 0,5 м/с) у гідри є ділянки наскрізного проведення збудження з більшою швидкістю – 0,7 -2 м/с, що забезпечується нейронами, довжина яких досягає кілька міліметрів.

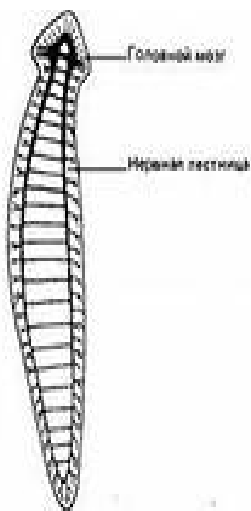
У всіх кишковопорожнинних виявлено типові синаптичні структури з пре – і постсинаптичним мембранами і синаптичною щілиною завширшки до 10 нм. Деякі з них здатні до двобічного проведення збудження. У синапсах зосереджені світлі і темні пухирці діаметром 100 – 200 нм, при цьому у синапсах з одnobічною провідністю пухирці розміщені біля однієї мембрани, а з двобічною – біля обох.

Дифузна нервова система досягає свого апогею у голкошкірих (голотурій, морських зірок, їжаків). У їх дифузній нервовій системі є провідні шляхи, кількість нейронів збільшена та зв'язки між чутливими органами і ефекторами більш досконалі. Річ у тому, що коли нервова мережа почала концентруватися у нервові шляхи і віддалятися від поверхні тіла тварин, відстань між рецепторами стала збільшуватися, між ними зникли прямі синаптичні контакти і з'явилися вставні (проміжні) нейрони (інтеронейрони), які забезпечили зв'язок з руховими нейронами. Отже, завдяки виникненню проміжних нейронів, утворенню великої кількості синапсів і провідних шляхів значно зросли можливості нервової системи.

З розвитком двобічної (білатеральної) симетрії більшість тварин набувають поздовжньої осі тіла з переднім та заднім кінцями. Саме з цього моменту починається новий етап розвитку нервової системи. Еволюційні тенденції, такі як морфологічна і функціональна диференціація нервової системи (формування провідних шляхів, поява вставних нейронів між руховими і чутливими клітинами по мірі їх віддалення одна від одної), помічене ще у радіальносиметричних тварин, були остаточно завершені у двобічно (білатерально-) симетричних тварин. Крім того відбувалося подальше вдосконалення органів чуття. Величезним досягненням, пов'язаним з двобічністю, стала централізація контролюючого механізму. Концентрація нервових структур у нервові центри відбувалася одночасно у різних частинах організму, виконуючи контролюючу роль.

У якості прикладу такої централізації і концентрації нервових елементів можна привести **ортогональну нервову систему плоских червів** (тришарові – є мезодерма; як і кишковопорожнинні мають травну порожнину, що з'єднується з зовнішнім середовищем ротовим отвором; білатерально

симетричні з чітко вираженою поздовжньою віссю тіла). Нервова система нижчих плоских червів є дифузною, у більш досконалих форм відбувається концентрація рецепторів, які сигналізують про наближення джерела подразнення (пігментні очі, нюхові ямки, статоцисти, тактильні клітини покривів тіла) на оформленому передньому кінці тіла. Це призводить до появи скопичення нервової тканини на передньому кінці тіла, з якої формується мозковий (головний) чи церебральний ганглії. У клітин церебрального ганглію з'являються відростки, що формують поздовжні нервові тяжі, що віддають в поперечному напрямку нерви – **ортогон** (мал.33). Це впорядкована структура, що складається з асоціативних і рухових клітин, формуючих разом декілька пар поздовжніх тяжів, чи стволів, з'єднаних великою кількістю поперечних і кільцевих комісуральних стволів.



Концентрація нервових елементів супроводжується їх зануренням в глибину тіла. Таким чином, ортогон є проміжним кроком до централізації нервового апарату і його цефалізації (появи мозку). Цефалізація і централізація є результатом розвитку сенсорних (чуттєвих) структур. При загальній обмеженості форм поведінки плоскі черви демонструють найпростіші орієнтувальні рефлекси. У паразитичних форм є повна чи часткова редукція органів чуття і нервових клітин.

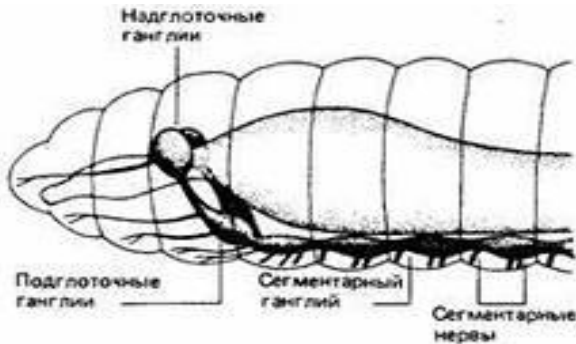
Мал. 33. Ортогональна НС.

4.

З подальшим розвитком вузлової нервової системи (вищих безхребетних, кільчастих червів, молюсків та членистоногих) нервові тяжі набували ролі переважно

провідних елементів, а тіла нервових клітин утворили вузли (**ганглії**). Ганглії – парне скупчення нервових клітин, розміщених по одному в кожному сегменті тіла (метамері).

У **кільчастих червів** нервові клітини в ганглії розміщуються по периферії, а ганглії розміщені на черевній стороні сегменту (по парі гангліїв в кожному сегменті). Ганглії посилає свої чуттєві і рухові волокна у свій сегмент та у два сусідні – отже, кожний ганглії має три пари бічних нервів, кожний з яких є змішаним і іннервує свій сегмент. Чуттєві нейрони розміщені у вентральній частині ганглію, а рухові – у дорсальній. Нейрони не утворюють центрів - розміщені дифузно. З'єднання між метамерами здійснюється за допомогою поздовжніх тяжів - коннектив, а з периферією – за допомогою нервів. Ганглії, з'єднані коннективами - комісурами (у примітивних), утворюють нервовий ланцюг, що призводить до утворення **драбинчастої нервової системи**. (мал.34) У більш досконалих форм кільчастих червів спостерігається тенденція до зближення черевних стовбурів аж до повного злиття гангліїв правої і лівої сторін і переходу від драбинчастого до **ланцюгового типу НС**. Це спостерігається і у членистоногих, проте там злиття може відбуватися не лише за рахунок злиття сусідніх гангліїв одного сегменту, але і при злитті послідовних гангліїв різних сегменті. На передньому кінці тіла кільчастих червів 2 ганглії, що злилися утворюють великий підглотковий нервовий вузол, коннективи, що йдуть від нього, вливаються в надглотковий – найбільший ганглії, розміщений на передній частині тіла. У його склад входять лише чуттєві та асоціативні нейрони, рухові елементи – відсутні.



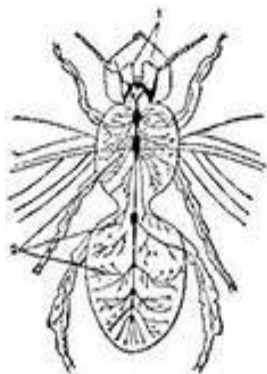
Мал. 34. Драбинчаста НС

Таким чином, надглотковий ганглії кільчастих червів є вищим асоціативним центром, він здійснює контроль над підглотковим ганглієм. Підглотковий ганглії контролює нижче розміщені вузли, він має зв'язки з 2 -3 послідовними гангліями, тоді як інші ганглії черевного нервового ланцюга не утворюють зв'язків довше, чим до сусіднього ганглію.

Нервовими тяжами збудження передається швидше ніж нервовою мережею. Найвища швидкість поширення збудження була досягнута завдяки виникненню системи гігантських нервових волокон, які утворилися внаслідок злиття багатьох аксонів. Діаметр гігантських нервових волокон може досягти 1 мм, що робить їх дуже зручним об'єктом електрофізіологічних досліджень. Основні відкриття щодо механізмів формування мембранних потенціалів спокою і дії було зроблено саме на таких гігантських аксонах. У зв'язку з розвитком вузлів і спеціалізацією нервових тяжів для проведення збудження примітивний мозок усе більше занурюється вглиб тіла тварини, де він краще захищений опорними і покривними тканинами. Локалізація вузлів у різних тварин залежить від форми їх тіла і ділянок інтенсивної спеціалізованої активності. У білатеральних тварин найбільшого розвитку досягають над – та підглотковий вузли, при цьому ступінь їх розвитку пов'язаний зі складністю чутливого (сенсорного) апарату.

За типом черевного нервового ланцюга також побудована НС у членистоногих (хітиновий зовнішній покрив та членисті кінцівки – комахи, паукоподібні і ракоподібні). Вона включає в

себе значно розвинутий надглотковий ганглії, що виконує функцію мозку, підглотковий ганглії, що керує органами ротового апарату і сегментарні ганглії червонного нервового ланцюга (мал. 35.) Ганглії червонного нервового ланцюга можуть зливатися між собою, утворюючи складні гангліозні маси. Також є серцевий ганглії, що керує скороченнями серця та система гігантських нервових волокон.



- 1 – надглотковий ганглії;
- 2 – червоний нервовий ланцюг

Мал. 35. Ланцюгова НС

Рецепторні органи: фасеточні очі, статоцисти, механорецептори, хеморецептори антен. У комах складається з центрального, периферичного і вегетативного відділів (симпатичний). Головний мозок (90% всіх нейронів ЦНС) членистоногих складається з 3х відділів: переднього - протоцеребрума, середнього - дейтоцеребрума та заднього - тритоцеребрума; складається з надглоткового і підглоткового гангліїв, з'єднаних між собою тяжами. Так як, зовнішня і внутрішня будова членистоногих змінюється у порівнянні з червами (тіло ділиться на голову, груди і черевце, з'являються крила, кінцівки), ускладнюється їх нервова система – вузли, що мають відношення до якоїсь частини тіла зливаються разом і утворюють нервові центри. Ускладнюється координативна діяльність, особливо ускладнюється головний вузол, що сприймає зорові, нюхові і тактильні подразники і регулює рухи кінцівок і інших органів. Черевні вузли виконують переважно

вісцеральні функції, грудні – моторні (рух кінцівок), сенсорні (чутливі) і інтегративні (асоціативні) – головним мозком. Особливо важливими асоціативними центрами комах є грибовидні тіла, що розміщені на поверхні протоцеребрума, при цьому чим більш складною поведінкою характеризується вид, тим більш розвинуті у нього грибовидні тіла. Тому найбільшого розвитку грибовидні тіла досягають у суцільних комах. Практично у всіх відділах НС членистоногих існують **нейросекреторні клітини**. Нейросекрети відіграють важливу регуляторну роль у гормональних процесах членистоногих. В процесі еволюції першопочатково дифузно розміщені біполярні нейросекреторні клітини сприймали сигнали відростками чи всією поверхнею клітини, потім сформувалися нейросекреторні центри, тракти і контактні області. У подальшому відбулася спеціалізація нервових центрів, збільшилася степінь надійності у взаємозв'язках двох основних регуляторних систем (нервової і гуморальної) і сформувався принципово новий етап регуляції – підкора нейросекреторним центрам периферичних ендокринних залоз.

Розміщення вузлів у “стратегічних пунктах ” дуже чітко виявляється у черевоногих і двостулкових молюсків, які втрачають двобічну симетрію тіла і внаслідок цього мають розкидано – вузлову НС. Кожна пара гангліїв керує окремою групою органів: ногою, вісцеральними органами, легенями і т.д. і розміщена поруч з іннервувемим органом чи всередині нього. Однойменні ганглії попарно з'єднані між собою комісурами. Окрім того, кожний ганглій пов'язаний довгими коннективами з церебральним комплексом гангліїв. У більш високоорганізованих молюсків (головноногі) НС перетворюється. Ганглії її зливаються і утворюють загальну навколوجلоткову масу – головний мозок. Від заднього відділу головного мозку відходять два великих мантийних нерви і утворюють два великих зірко видних гангліїв. Таким чином, у головноногих спостерігається висока степінь цефалізації. Етап цефалізації – зосередження великих гангліїв. Відіграє важливу роль, бо відбувається підкора периферичних гангліїв головному ганглію, який здійснює аналіз біологічно значимої інформації, регулює роботу підглоткового ганглію, що відповідає за моторику. Тобто

спостерігається взаємодія 2х рівнів організації: нижчого - сегментарного (підглотковий та сегментарні ганглії) та вищого (надглотковий), що лежить в основі **пластичності поведінки** вищих хребетних, що включає вроджені і набуті реакції. Отже, мозкові вузли поступово набувають особливого значення. Спочатку вони були лише передавальними структурами чутливої інформації, пізніше почали здійснювати збуджувальний чи гальмівний вплив на вузли черевного ланцюжка. Високого рівня розвитку досягають очі. Зорові ганглії перетворюються у складні зорові долі – найбільші відділи головного мозку, де відбувається диференціювання нейронів.

5.

На ранніх етапах філогенезу сформувалася II гілка еволюційного дерева, що дала початок Голкошкірим та Хордовим (наявна хорда, глоткові жаберні щілини і дорсальний нервовий тяж - нервова трубка - похідна ектодерми). Хребетні тварини мають нервову систему **трубчастого типу**. Вона координує функції всіх органів і систем, забезпечує ефективне пристосування організму до зовнішнього середовища і формує цілеспрямовану поведінку. Всі ці функції здійснюються за допомогою нервових клітин, або нейронів, які спеціалізуються на сприйнятті, обробці, зберіганні і передачі інформації. Звичайно нейрони об'єднуються для виконання цих функцій у спеціальні нейронні ланцюги, мережі чи інші структури, утворюючи різні функціональні системи мозку. Передній кінець нервової трубки розширений і утворює головний мозок, тоді як задня циліндрична частина трубки є спинним мозком.

Основні відмінності будови НС хребетних і безхребетних тварин.

1. Розміщення нервових елементів у хребетних відрізняється від розміщення у безхребетних: нервові клітини розміщуються в центральній частині трубки, а волокна – в периферійній НС.

2. Нервова система хребетних не гомологічна нижчим тваринам, вона розвинулася з особливого органу – чуттєвої пластинки. Нервова система у хребетних виникла шляхом уособлення чуттєвих клітин, розміщених в епітелії з спинної сторони, які занурювалися глибше під захист поверхневого

епітелію. У предків хордових тварин була поздовжня спинна смужка чуттєвого епітелію, яка вся цілком занурилася під ектодерму спочатку у вигляді відкритого жолобка, а потім утворила замкнену трубку. На зародковому стані розвитку передній кінець нервової трубки залишається відкритим і цей отвір називається невропорою. Задній кінець трубки з'єднується з порожниною кишки. Проте, у більш давніх хордових головний мозок відсутній і нервова трубка мало диференційована.

3. НС хребетних захищена твердою тканиною хребта і черепа.

4. Змінюється швидкість проведення збудження по аксону: з'являється мієлінова оболонка, яка утворюється клітинами глії.

5. Для НС хребетних також характерна більша кількість інтернейронів, що опрацьовують і зберігають інформацію.

6.

1. Розвиток НС у хребетних йде за шляхом **цефалізації** – переважного розвитку головного мозку, вище розміщені відділи якого беруть під свій контроль функції нижче розміщених структур. Збільшення об'єму і ускладнення структури відділів головного мозку тісно пов'язані з розвитком у хребетних тварин сенсорних систем і інтегративної діяльності. В результаті переважно розвиваються відділи мозку. поступово в уже існуючих відділах мозку з'являються філогенетичні нові утворення, які беруть під свій контроль все більшу кількість функцій.

2. **Кортикалізації** функцій – переважний розвиток кори кінцевого мозку, яка є похідною плаща великих півкуль.

3. **Мієлінізації** нервових волокон. Поява мієлінової оболонки дала можливість значно збільшити розміри тіла при порівняно невеликому збільшенні об'єму нервових відростків. Перевага мієлінізація у тому, що за рахунок мієлінової оболонки можна регулювати швидкість проведення нервових імпульсів. Чим товща мієлінова оболонка, тим більша швидкість проведення імпульсів, наприклад, у аксонів, що прямують до дихальних м'язів.

7.

У найбільш просто побудованої хордової тварини – ланцетника будова ЦНС примітивна – **спинальний рівень організації**. Вона являє собою жолоб з тісно зімкненими краями, і не має потовщень на головному кінці (лише на дні переднього кінця жолобка міститься зачаток гіпофізарної системи нейросекреторні клітини). Нервова трубка має метамерну будову і складається з 62 – 64 сегментів, в їх центрі проходить спинномозковий канал. Від кожного сегменту відходять черевні (рухові) та спинні (чуттєві) корінці, які не утворюють змішаний нерв, а йдуть окремо у вигляді самостійних стволів. Це стосується 2х пар головних нервів і черевного (руховий – відходить багатьма гілками до м'язового сегменту – міомеру), а спинний нерв є змішаним (включає чуттєві волокна, що іннервують в основному шкіру і рухові – іннервують м'язи внутрішніх органів; відходить однією гілкою) Зовні нервова трубка не ділиться на головний і спинний відділи, лише умовно. У головному відділі (два перших сегменти) знаходяться великі гангліозні клітини Овсяннікова, що мають синаптичні контакти з біполярними чуттєвими клітинами нюхової ямки; знаходиться редукований орган рівноваги – чуттєве вічко (руйнування переднього відділу викликає порушення рівноваги) По всій нервовій трубці, за виключенням головного відділу, переважно в області жолобка (невроцелю) розміщені глазки Гессе – світлочуттєві клітини. Отже, у ланцетника нервова трубка не диференційована, чуттєві корінці не зливаються, а сенсорну, моторну і інтегративну функції (організація поведінки) вона виконує вся цілком.

Круглороті – перший клас хребетних тварин. Вони мають потовщення нервової трубки на передньому кінці тіла – головний мозок у зачатковому стані, що включає всі 5 відділів, розміщених в одній площині, без вигинів і дуже слабо розвинутий мозочок. Головний інтегративний рівень міститься у середньому та довгастому відділах головного мозку, тобто на зміні спинальної організації прийшла **бульбомезенцеребеллярна організація**. Розвиток вестибулярної системи, пов'язаної з пів коловими каналами і рецепторами бічної лінії, виникнення ядер блукаючого нерву і дихального центру призвело до формуванню заднього мозку,

представленим довгастим мозком і мозочком – вирячування нервової трубки. В передній мозок Круглоротих входять нюхові шляхи (нюхові долі та нюхові цибулини), і є виходи від інших модальностей – отже, передній мозок вже починає приймати участь у переробці інформації і керуванні поведінкою. Проміжний мозок має епіфізарний орган, який у інших хребетних пізніше перетворюється на епіфіз, та гіпофіз. Середній мозок має розвинуті зорові долі. Мозочок – найбільш важливий відділ, бо для водних тварин велике значення насамперед має механорецепція, проте він розвинутий слабо. Задній мозок і середній виконують, як вище зазначалося, інтегративні функції. Нейрони спинного мозку виділяються вже із спинного мозку і концентруються у спинномозковій ганглії – відбувається удосконалення провідникової частини спинного мозку. Провідникові волокна бічних стовбурів мають контакти з масивною сіткою мотонейронів. Формуються низхідні зв'язки головного мозку з спинним через мюллеровські волокна – гігантські аксони клітин, що лежать у середньому та довгастому мозку.

У спинному мозку риб чуттєві нейрони виділяються із спинного мозку і концентруються у спинно – мозковій ганглії. Формуються низхідні провідникові шляхи. вдосконалення організації спинного мозку приводить до появи складних форм рухів, а це призводить до розділення на шкірну та м'язову – суглобову чуттєвість. В спинальних гангліях є спеціалізовані нейрони для виконання цих функцій. Вкорочуються шлях рухових нейронів всередині мозку. Висхідні шляхи бічних стовбурів доходять до довгастого мозку, висхідні задні – не диференційовані. Є 12 пар черепно–мозкових нервів. Низхідні шляхи (ретикulosпинальний, вестибулоспинальний та цереброспинальний) забезпечують зв'язок мозочка з спинним мозком. Поява бічної лінії та 3-го півколового каналу призводить до розвитку ядер вестибулолатеральної зони (включає ядра бічної лінії та вестибулярного апарату) у довгастому мозку. Це центр координації кровоносної, дихальної, скелетно – м'язової, травної і видільної систем. Розвиток рухової координації призводить до інтенсивного розвитку мозочка, він вже багат шаровий (молекулярний шар, шар клітин

Пуркін'є і зернистий шар), має серединну частину та бічні пагорби. Утворює двосторонні зв'язки з спинним, довгастим мозком та покрівлею середнього мозку. Має борозни та звивини, забезпечує координацію рухів, підтримує рівновагу і м'язовий тонус, пов'язаний з рецепторами бічної лінії. В кришу середнього мозку підходять аферентні шляхи від зорового аналізатору і соматичні. Його морфологічна організація свідчить про виконання інтегруючих функцій. Проміжний мозок у риб – первинний зоровий центр. У даному відділі відбувається диференціація гіпоталамуса який має зв'язки з кінцевим мозком на передню частину – епіталамус, середню – таламус та нижню - гіпоталамус. Кінцевий мозок розростається з нюхових цибулин і парних півкуль (розвинутий нюх), зовні формує дві півкулі, але всередині цього ділення не має. У півкулях кори є зачатки старої кори (архікортекс – аналіз складної нюхової інформації) і давньої кори (палеокортекс- слугує для сприйняття нюхових стимулів). У півкулях також міститься зорова та соматичні сенсорні системи. Стара і давня кора приймають участь у регуляції пошукових травних, статевих і оборонних рефлексів, бо багато риб є хижаками. Інтегративні функції у риб здійснюють середній мозок та мозочок, що говорить про **мезенцефалоцеребеллярну** систему інтеграції на даному етапі філогенетичного розвитку. Кінцевий мозок залишається нюховим, хоча і приймає участь у регуляції функцій нижче розміщених відділів.

Перехід на сушу (зміна локомоції, дихання, кровообігу, обміну речовин) призводить до функціональної перебудови в ЦНС. В спинному мозку амфібій з'являються два потовщення, що відповідають верхнім та нижнім поясам кінцівок. В спинальних гангліях замість біполярного формується уніполярний нейрон, що забезпечує високу швидкість проведення збудження без участі клітинного тіла. На периферії в шкірі амфібій формуються рецептори і рецепторні поля. В процесі еволюції спинний мозок все більше втрачає незалежність, що пов'язано з розвитком висхідних і низхідних шляхів рухових трактів головного мозку. У довгастому мозку відбувається редукція бічної лінії і формуються слухові ядра, що здійснюють аналіз від примітивного слуху. Амфібії мають

стереотипну локомоцію (однотипні рухи у порівнянні з рибами), тому спостерігається редукція мозочка. Середній мозок також багат шаровий, але окрім передніх двох бугрів (інтегративний відділ зорового аналізатору), з'являються зачатки 2х нижніх бугрів (чоризгір'я). Найбільш суттєві зміни виникають в проміжному мозку, де таламус (зоровий бугор) обмежується, з'являються структуровані ядра – зовнішнє колінчасте тіло і висхідні шляхи, що пов'язують зоровий бугор з корою – таламокортикальний тракт. Гіпофіз складається з 2х частин: задньої – нейрогіпофіза та меншої, передньої – аденогіпофіза. У півкулях переднього мозку відбувається подальша диференціація старої і давньої кори. У старій корі (архикортексі) з'являються зірчасті клітини і пірамідні клітини. У проміжку між старою і давньою корою з'являється смужка плаща предтечі нової кори (неокортексі). Знизу передній мозок не має чіткого ділення на півкулі, але збоку проходить нюхова борозна. У амфібій система інтеграції переходить до діенцефалотелецефальної, де головним є передній мозок, а зоровий бугор проміжного мозку стає колектором всіх аферентних сигналів, у повній мірі ця система інтеграції представлена Плазунів. У примітивних хребетних домінують сегментарні рефлексі спинного мозку, на діяльність якого не дуже впливає порівняно маленький головний мозок. Тому риби і амфібії є спинномозковими тваринами. Відомо, що після видалення голови рефлексі спинного мозку зберігаються ще довго, годинами, що доводить їх незалежність від діяльності головного мозку.

У Плазунів розвиток таламокортикальної системи зв'язків призводить до формування нових провідникових шляхів: висхідний спинноталамічний тракт (проводить до головного мозку інформацію про температурну і больову чутливість) та низхідний червоно ядерний спинномозковий тракт (пов'язує мотонейрони спинного мозку з червоним ядром середнього мозку, що здійснює давню екстрапірамідну регуляцію рухів). Ця багатогалузиста система об'єднує вплив переднього мозку, мозочка, ретикулярної формації стовбура, ядер вестибулярного комплексу і координує рухову активність. У Плазунів, справжніх наземних тварин зростає роль акустичної і зорової

інформації, виникає необхідність співставлення цієї інформації з нюховою та смаковою, тому виникають структурні зміни:

1) у стовбурі мозку з'являються додаткові слухові ядра, а саме у довгастому мозку;

2) в середньому мозку двозгір'я перетворюється у чотиризгір'я, в задніх буграх якого локалізуються акустичні центри (слух); подальша диференціація зв'язків покривлі середнього мозку з таламусом, який є присінком всіх висхідних сенсорних шляхів; в таламусі відбувається подальше уособлення ядерних структур і встановлення між ними спеціалізованих зв'язків;

3) мозочок гарно розвинутий і розділений на доли;

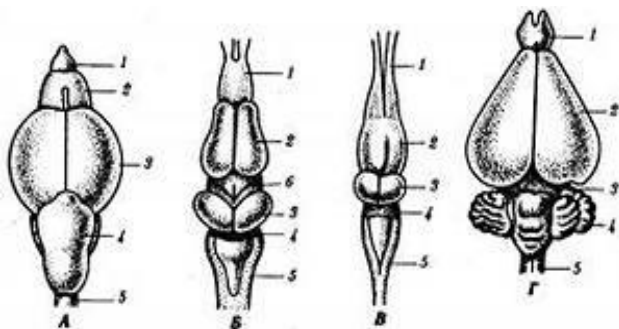
4) вдосконалення передніх відділів мозку – на поверхні плаща з'являється сіра речовина – кора; кінцевий мозок Плазунів має два типи організації: кортикальний (властивий сучасним черепахам), що характеризується розвитком півкуль переднього мозку паралельно новим відділам мозочка (у подальшому, цей напрям еволюції зберігається у Ссавців) та стріатальний – розвиток базальних гангліїв великих півкуль (характерний у подальшому для Птахів).

5) вищі інтегративні функції виконуються проміжним мозком і базальними ядрами великих півкуль.

Високий рівень життєдіяльності, складні внутрішньовидові взаємовідносини та різноманітні умови існування спровокували, перед усім, розвиток головного мозку у Птахів. Нейрони смугастого тіла отримують однакову аферентацію, що робить їх схожими з нейронами, об'єднаними у вертикальні колонки у новій корі Ссавців. Його маса значно зросла, у порівнянні з спинним мозком, хоча у Плазунів вона була 1: 1. удосконалення кінцевого мозку іде за типом розвитку стріарних ядер (домінування базальних гангліїв – ядер основи мозку, частково смугастого тіла). Кіркові утворення розвинуті слабо, нова кора відсутня (півкулі головного мозку гладенькі, за виключенням хижаків, де мають дрібні борозни) має дві півкулі і центральну борозну. Нюхові доли мають невеликі розміри, що пов'язано з зменшенням ролі нюху у житті Птахів (при швидкому польоті важко отримати інформацію через нюх). Функція кори – нюхова, вона практично не бере участі у вищій нервовій

діяльності. Сенсорні і моторні функції розміщені по відділам мозку таким чином, як і у останніх хребетних тварин, проте частину цих функцій бере на себе стріатум кінцевого мозку. У проміжному мозку епіфіз розвинутий слабко, а гіпофіз, навпаки, дуже великий. Середній мозок має великі зорові долі відтіснені півкулями переднього мозку в сторони. Мозочок виділяється своїми розмірами, складається з черв'ячка, що має поперечні борозни, тому і виділяється складчастою будовою та парних бічних виступів. В розрізі мозочок являє собою чергування шарів сірої та білої речовин (сіра розрослась і проникла в товщу розташованої глибше білої). Вищі інтегративні функції виконує специфічна для Птахів структура – додатковий гіперстріатумом.

В процесі філогенезу спинний мозок все більше втрачав незалежність. У Ссавців, домінування головного мозку настільки велике, що навіть при перерізання спинного всі рефлекси нижче перерізки зникають і у подальшому не відновлюються. Головний мозок домінує над спинним за рахунок збільшення числа інтеронейронів і нових внутрішньо центральних зв'язків. Проте, кількість рухових нейронів зросла незначно. Розвиток головного мозку Ссавців йшов шляхом збільшення відносної площі нової кори за рахунок розвитку складчастості плаща, закривання ним інших відділів головного мозку. (мал.36).



Мал. 36. Еволюція головного мозку хребетних тварин
 А — риби; Б — земноводні; В — плазуни; Г—ссавці;

1 — нюхові доли, 2—передній мозок, 3 — середній мозок, 4 — мозочок, 5 — довгастий мозок, 6—проміжний мозок

Так виникають нові зв'язки кори з іншими відділами центральної нервової системи, і, відповідно, структури, що їх забезпечують: із тіла мозочка розвиваються черв'як і дві півкулі; відмежувалася передня частина ромбовидного мозку і стала мати вид моста (Варолієв міст відділився від довгастого мозку і утворив задній мозок – це зв'язок кори і мозочка); з'явилися середні ніжки мозочка, у ньому розвиваються кіркові структури – з'являються борозни і всередині, відбувся поділ мозочка на п'ять відділів; в середньому мозку з'явилося чотиригир'я (в покрівлі середнього мозку виникає заднє двогир'я, з дорсальної сторони – ніжки мозку); довгастий мозок отримує піраміди і оливи, що пов'язані з розвитком кортикоспинальних шляхів. В стовбурі окрім провідних шляхів є нове утворення – ретикулярна формація – дифузна нервова система, що забезпечує нормальну діяльність кори і інших областей центральної нервової системи. Її руйнування викликає тривалу втрату свідомості і впливає на спинномозкові рефлексії, вона регулює цикл сон – бадьорість. У найбільш низько організованих однопрохідних тварин (утконіс) на поверхні півкуль закладаються перші дві борозни, інша поверхня залишається гладенькою (листоенцефальний тип кори – не має борозен). Утворення борозен – сулькація, звивин – гіріфікація.

Кора розвивалася у тісній взаємодії з зоровим бугром проміжного мозку. В корі закладаються еферентні пірамідні клітини, що посилають свої довгі аксони до мотонейронів спинного мозку. Таким чином, поряд з багато галузистою екстрапірамідною системою з'являються прямі пірамідні шляхи, що забезпечують безпосередній контроль за руховими актами. Кіркова регуляція моторики приводить до розвитку філогенетично більш молоді частини мозочка – передньої частини задніх долей півкуль – неocerebellума. У нижчих ссавців мозок не має мозолистого тіла, відсутня чітка локалізація моторних зорових і слухових проєкцій. У плацентарних ссавців (гризуни) відбувається локалізація проєкційних зон в корі, поряд з цим у новій корі формуються

асоціативні зони, проте, їх зони можуть перекриватися. У комахоїдних – вже є мозолисте тіло і збільшується загальна площа нової кори. У хижаків з'являються тім'яні і лобові асоціативні поля, що відповідають за оцінку біологічно значимої інформації і мотивацію поведінки, програмування складних поведінкових актів; подальша складчастість нової кори відбувається. У приматів найбільш складна будова кори – шестишарова, без перекриття асоціативних і проєкційних зон; формуються зв'язки між фронтальними і тім'яними асоціативними полями, і, таким чином, виникає цілісна інтегративна система великих півкуль. Отже, у ссавців нова кора здійснює майже всі вищі сенсорні функції, за старою і давньою корою залишаються лише нюхова і вісцеральні функції. У вищих ссавців відносно представництво сенсорних функцій зменшується. Більшу поверхню кори займають асоціативні зони кори. У примітивних ссавців вищі інтегративні функції виконують стріатум і кора, у високоорганізованих – асоціативні зони нової кори

Контрольні запитання та завдання

1. Укажіть, в яких напрямках іде удосконалення нервової системи?
2. Порівняйте будову дифузної та ортогональної нервових систем.
3. Складіть схему загальної будови НС хребетних тварин
4. Опишіть будову драбинчастої та ланцюгової НС.
5. Заповніть таблицю 10.

Таблиця 10. НС хребетних тварин

№	Тип тварин	Основні риси будови НС	Рівень організації НС

6. Самостійно розгляньте особливості нервової діяльності суспільних Комах.

Лекція № 7.

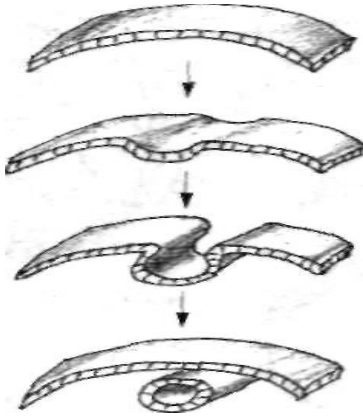
Тема:” Основні етапи розвитку центральної нервової системи (ЦНС) людини”.

План:

1. Онтогенез нервової системи.
2. Порівняльна будова головного мозку (ГМ) нижчих та вищих хребетних тварин.
3. Унікальні особливості людини.
4. Філогенез кори великого мозку.
5. Вищі інтегративні функції і еволюція асоціативних систем.
6. Онтогенез інтегративних систем кори.

1.

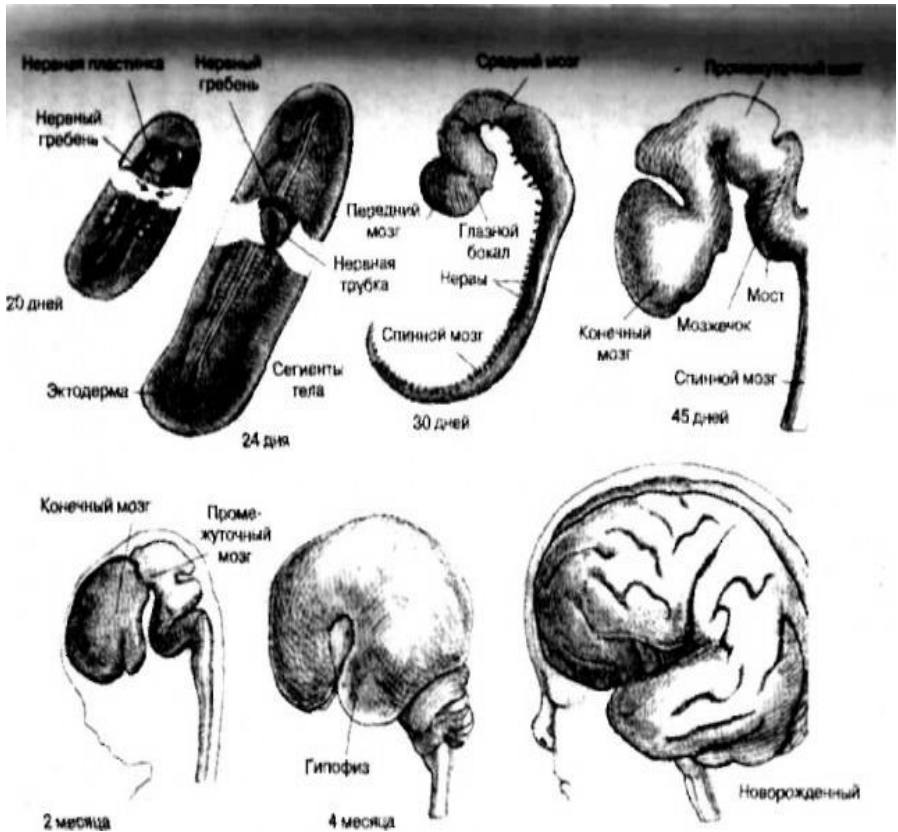
В онтогенезі нервова система розвивається з ектодерми (мал. 37.) і вже на ранніх стадіях розвитку стають помітними майбутні частини головного мозку – 3 міхури: передній, середній і задній (ромбоподібний). Це первинні відділи мозку – це стовбур головного мозку (не включає кору і мозочок) –



найдавніша частина мозку, де розміщуються центри найпростіших але найважливіших функцій НС. Ділення головного мозку на 3 первинних відділі може бути пов'язане з появою на ранніх стадіях розвитку трьох головних органів чуття – органу зору (первинний середній міхур), слуху (первинний задній) і нюху разом з бічною лінією (первинний передній).

Мал. 37. Утворення нервової Трубки.

У примітивних хребетних кожний з 3х первинних відділів мозку пов'язаний з одним з 3х органів чуття, і утворює для його обслуговування вирачування з шаром сірої речовини. Ці три вирачування являють собою власне великий мозок, кришу середнього мозку та мозочок. На стадії 3х міхурів передній мозок вже має очні пухирі з очними стеблами, які пізніше перетворюються на зорові нерви.(мал.38) .



Мал. 38. Онтогенез головного мозку людини

Далі нервова пластинка послідовно перетворюється в нервовий жолобок, а потім в нервову трубку, по бокам якої розміщені гангліонарні пластинки. Потім формується п'ять міхурів: первинний передній ділиться на два міхури, з яких формується кора і проміжний мозок; первинний середній мало змінюється - формується середній мозок і його покрівля; первинний задній формує міст і мозочок.

Найбільш інтенсивно розвивається кінцевий мозок, ділиться поздовжньою щілиною на праву і ліву півкулі. У людини на 4у місяці вагітності поверхня головного мозку гладенька, ще не

має ні борозен, ні закруток. До 5го місяця утворюються основні борозни – центральна (Роландова), бокова (Сильвієва) і тьмяно – потилична. Ці борозни ділять півкулі на чотири долі: лобову, тім'яну, потиличну, скроневу. Центральна борозна відділяє лобну частку від тім'яної, латеральна (бокова) – відділяє скроневу частку від лобової і тім'яної, тьмяно – потилична – розмежовує потиличну і тім'яну частки. Вторинні не глибокі борозни з'являються після бти місяців розвитку плода. Вони утворюють закрутки (валики). До моменту народження борозни і закрутки добре виражені і кора великих півкуль має такий же тип будови, як і в дорослої людини. Але розвиток форми і величини борозен і закруток, формування нових борозен і закруток продовжується і після народження. Повного розвитку борозни досягають до 8го віку дитини. Формування всіх відділів головного мозку, мієлінізація волокон і диференціювання нервових клітин завершуються в основному до 3х років. Причини виникнення олігофренії (розумового відставання) в постнатальному періоді обмежуються цим 3 - річним періодом. Порушення розумового розвитку дітей, старших цього віку, спеціалісти не відносять до олігофренії.

Мієлінізація нервових волокон починається ще у внутрішньоутробному розвитку. Спочатку мієліном покриваються периферійні нерви, потім волокна спинного мозку і, нарешті, головного мозку. В несприятливих умовах розвитку процес мієлінізація сповільнений і це призводить до фізичного і розумового відставання. Порушення структури мієліну лежить в основі таких хвороб, як розсіяний склероз, поліневрит. До моменту народження кора великих півкуль має таку ж кількість нервових клітин (14-16млрд.), як і в дорослого організму.

Маса головного мозку новонародженої дитини становить 340-400г, в 7 років – 1250г, в 13- 1300г, у дорослої людини - 1400г. Найбільш інтенсивний ріст мозку відбувається в перші 3 роки життя дитини. збудливість нервової системи у новонародженої дитини в перші дні її життя знижена. В подальшому вона підвищується і в 12-денному віці стає більш високою, ніж у дорослих. У дітей раннього віку в синапсах виділяється менше медіатора, він швидше витрачається і тому працездатність їх нервової системи, внаслідок швидкого

настання втоми, знижується швидше ніж у дорослих. Нервова система дитини більш чутлива до недостачі кисню. Клітини організму дитини потребують постійного надходження великої кількості кисню.

На ранніх стадіях розвитку організму встановлюється тісний взаємозв'язок між нервовою трубкою і міотомами – ділянками тіла ембріона, з яких потім розвинуться м'язи. Рано встановлений взаємозв'язок між нервовою і м'язовою системами є необхідною умовою їх нормального розвитку. З нервової трубки в області тулуба розвивається спинний мозок. У своєму розвитку він зберігає риси метамерності – кожному сегменту тіла (34-35) відповідає окрема ділянка нервової трубки – невромер, від якого здійснюється іннервація цього сегмента.

Багато властивостей нервових клітин визначаються їх місце розміщенням (топографією) в нервовій трубці, і ці властивості зберігаються при всіх послідовних перетвореннях нервової системи. Так у вентральній (нижній - базальній пластинці) частині нервової пластинки розміщені нервові клітини, які встановлюють контакт з м'язовими елементами і в процесі подальшого розвитку дають початок моторним нейронам (руховим мотонейронам). Нервові клітини, розміщені за межами ЦНС - всі чуттєві (аферентні) нейрони і периферичні нейрони автономної нервової системи, розвиваються з гангліонарних пластинок, розміщених з боків від нервової трубки. В спинній (крильна пластинка) частині нервової трубки знаходяться нервові клітини, що виконують роль вставочних нейронів - інтернейронів, що замикають зв'язок між чуттєвими і руховими нейронами. Ця частина нервової трубки найбільш піддатлива змінам в процесі розвитку нервової системи. На межі між базальною і курильною пластинками розміщена проміжна зона, в якій локалізуються нейрони, пов'язані з вегетативною нервовою системою і іннервацією внутрішніх органів

2.

Під час еволюції периферичні нерви та нейрогуморальні частини НС змінювалися повільно у порівнянні з тими змінами, які пов'язані зі зміною зв'язків головного мозку. Еволюція найбільш складних форм поведінки у хребетних у значному ступені пов'язана зі збільшенням складності стовбура мозку і

особливо кінцевого мозку. Деякі з таких змін були викликані зміною кісткової тканини, м'язів або інших органів (як при виході водних форм на сушу чи при переході до прямоходіння). Проте, багато змін були незалежними від будови тіла чи були результатом удосконалення самого мозку.

Щоб розібратися і оцінити як у процесі еволюції виник головний мозок (ГМ) вищих хребетних треба розібратися яким чином побудований ГМ нижчих. У будові ГМ нижчих розрізняють всі частини мозку. важлива особливість будови ГМ – розвинута покрівля (тектум) середнього мозку. Його входи – це волокна зорових нервів, від тектума йдуть прямі зв'язки або з переключеннями до спинного мозку. Це забезпечує керування м'язами. Волокна від тектума утворюють текто – спинальний шлях. Інші сенсорні волокна, що йдуть від тектуму і входять до спинного мозку через дорсальні корінці прямують потім угору – до середнього мозку. Це підтверджує те, що середній мозок – це ключовий центр, де відбувається інтеграція входів і керування моторними виходами (руховими функціями).

Нюхова цибулина сприймає подразнення від рецепторів, що надходять по нервовим волокнам від носу; має прямі чи з переключенням вихідні волокна, що прямують до кінцевого мозку і назад до гіпоталамусу. Це підтверджує точку зору, що в процесі еволюції хребетних кінцевий мозок виник у тісному зв'язку з нюховою системою. У деяких хребетних нюхова система настільки домінує над кінцевим, що її розглядають як нюховий мозок (риби).

У процесі еволюції розвивається мозочок, де здійснюється складна сенсомоторна координація, в результаті чого задній мозок розділився на міст та довгастих мозок. В середньому мозку тек тум змінився для більш складної переробки зорової та слухової інформації. У передньому мозку відбувся інтенсивний розвиток зовнішнього шару (кора, плащ), який разом з базальними гангліями утворив півкулі ГМ. У птахів і ссавців такий розвиток великого мозку пов'язаний з надходженням зорової, слухової, сома то – сенсорної вхідної інформації, а також з ускладненням її переробки і здійсненням складних рухів. Диференціювання проміжного мозку сприяє виконанню двох важливих функцій – переключенню інформації до кори ГМ

від інших структур мозку (вхід в кору тільки через таламус) і керування гіпофізом, який регулює діяльність ендокринної системи організму. Не дивлячись на модифікацію кожної з частин ЦНС у процесі еволюції, залишається вихідним ланцюг структур. Ускладнення вищих структур мозку з переробки інформації та з забезпечення керування поведінкою є проявом енцефалізації. Принцип енцефалізації діє вже у безхребетних, а найбільш проявляється у хребетних.

Складність організації ГМ збільшується при переході від нижчих до вищих хребетних, проте ситуація є більш складною. Так, мозочок – це не просто виріст з маленького шишкоподібного утворення у нижчих, який поступово ускладнюється у хребетних, у деяких він складає до 90 % всієї маси ГМ (риби). У нижчих - нюхові доли відіграють обмежену роль і мають інші сенсорні входи, а у вищих - вони не тільки не редукувалися, а навпроти домінують при організації їстівної, статевої і суспільної поведінки.

В процесі еволюції ГМ спостерігається тенденція до збільшення розмірів і складності мозку від нижчих до вищих. Найбільш змінюються півкулі великого мозку і мозочок – збільшується число звивин, за рахунок чого досягається подальше збільшення загальної площі кори мозку. Даний процес найбільший розвиток отримав у людини.

3.

Тенденція до збільшення ГМ і ускладнення його кори досягає своєї вершини у людини. До великого мозку людини належать дві півкулі в яких виділяють кору, білу речовину, основні (базальні) ядра, бічні шлуночки та нюховий мозок.

У ссавців деякі зони кори спеціалізовані для виконання певних функцій, пов'язаних з переробкою сенсорної інформації, регулюванням рухів, центральною інтеграцією складної поведінки. Специфічні зони, що є у нижчих ссавців, у приматів та людини більш складні і розвинуті. Еволюція цих зон, безумовно відіграла важливу роль у становленні особливостей людини, проте найбільшого розвитку у людини досягли інші ділянки кори. Загальна площа кори у кішки становить 100 см², у людини – 2400см². При цьому, на долю специфічних областей

приходиться незначна частина всієї поверхні. Інші ділянки кори, які включають мільярди нейронів, сотні мільярдів синапсів обумовлюють унікальні особливості людини:

- 1) прямоходіння; верхні кінцівки звільнилися для виконання особливих функцій – для здійснення нових видів впливів на оточуючі предмети; важливо те, що у людини верхні кінцівки не перетворилися на органи, що виконують певну функцію (політ – у птаха, лазіння – у мавп)
 - 2) хватальна рука, що дозволяє виготовляти знаряддя праці і розвивати технології
 - 3) збільшення відносних розмірів кори
 - 4) розвиток мови і язика, що призвело до розвитку спілкування, а це до розвитку абстрактного мислення
 - 5) розвиток соціальних відносин і культури, суспільний розподіл праці, стримування статевої і агресивної інстинктивності
- б) артистичне і духовне самовираження особистості

Розвиток усіх цих особливостей супроводжується зміною опорно – рухового апарату і нервових структур, що забезпечують сенсомоторну регуляцію пози, локомоцій, вокалізацію. Крім того, збільшувався період дитинства, що сприяє ускладненню соціальної організації і виникненню стійких культурних традицій. Для людини характерний прояв особистих властивостей. Їх компонентами є емоції, мотивації, уявлення, способи їх розкриття – гра, а найповнішим проявом є такі вищі прояви людської діяльності, як мистецтво та духовне життя.

4.

За походженням і структурою кора великих півкуль неоднорідна. Більшу частину кори у людини займає нова кора – неокортексі (neocortex), філогенетично найбільш молодша коркова формація. Філогенетично більш ранніми кірковими структурами є давня кора (paleocortex), з характерною відсутністю шарової будови, і перевагою великих нейронів (нюхова доля де давня кора утворює маленьку ділянку на поверхні півкуль – грушоподібну частку) , згрупованих у клітинні острівки та стара кора (archiocortex), що має три

клітинні шари і ключову структуру – гіпокамп. Вони займають невелику частину поверхні півкуль. Гіпокамп – аммонієв ріг, розміщений в глибині скроневих долей і має вигнуту форму (гіпокамп в перекладі – морській коник) та майже по всій свої довжині утворює вп'ячування у порожнину нижнього рогу бічного шлуночка. Він є власне складкою (звивиною) старої кори, з явою зрощена і повертається над нею зубчата звивина. Гіпокамп має шарову будову (бо є частиною старої кори): до зубчастої звивини підходить шар кінцевих гілок апікальних дендритів пірамідних клітин (на їх кінцевих галузженнях і основах закінчуються різні аферентні волокна) – молекулярний шар; власне апікальні дендрити утворюють слідуєчий шар – радіальний шар; в бік нижнього рога бічного шлуночка розміщений шар тіл пірамідних клітин і їх базальних дендритів, потім іде шар поліморфних клітин. З стінкою бічного шлуночка межує шар білої речовини гіпокампа, що складається з аксонів пірамідних нейронів гіпокампа (еферентні волокна гіпокампа, що входять до складу бахромки у свод), так і з аферентних волокон, що проходять по своду з перегородки. Гіпокамп має величезні зв'язки з багатьма структурами мозку. Він є центральною структурою лімбічної системи мозку. Смугасте тіло зберігається у якості центру для стереотипних автоматизованих форм поведінки.

Закладка нової кори утворюється в латеральних частинах плаща. Нова кора інтенсивно розвивається і відтісняє давню кору на основу півкуль (*всередину*), де вона зберігається у вигляді вузької смужки нюхової кори і займає 0,6% поверхні півкуль (вздовж бокової поверхні півкуль - давня кора, у риб має переважно нюховий характер, а на вищих стадіях еволюції залишається ділянкою нюхових часток) а стара кора відтісняється до медіальної поверхні півкуль (ближче до осі тіла), займає 2,2% поверхні кори і представлена гіпокампом і зубчастою звивиною. За походженням і клітинною будовою нова кора відрізняється від давньої і старої кори. Проте різних цитоархітектонічних меж не має між ними. Перехід від однієї кіркової формації до іншої у клітинній будові відбувається поступово. Кора перехідного типу називається межіточною корою, вона займає 1,3% загальної площі кори. Таким чином,

більшу частину поверхні кори – 95,6%, займає нова кора. Структури кори правої і лівої півкуль зв'язуються у плацентарних ссавців мозолистим тілом. Мозолисте тіло об'єднує пам'ять обох півкуль і підвищує здатність до навчання.

Вивчаючи еволюцію, науковці звернули увагу на процеси цефалізації і кортиколізація переднього мозку і, особливо, неокортексі ссавців. В експериментах на хребетних тваринах у I половині XX століття були з'ясовано існування специфічних зон кори (нюх, кінестезія, рухи, слух та ін.). Більшість нейробіологів вважала, що кортикогенез почався з палеокортексу, нюхової кори і відбувався лінійно в ряді хребетних: спочатку переважали нюхові шляхи, пізніше – таламічні шляхи (зір, рухова кора і соматична чутливість, слух, гравітація). Існувала думка, що у нижчих хребетних існує тільки примітивна кора і відсутні довгі низхідні тракти до хребетного стовбура, функції специфічних трактів стабільні у різних групах хребетних (зокрема чітко визначена ділянка кори чи центр відповідає чітко визначеній функції на периферії – теорія вузької локалізації). У 1936 році вийшла фундаментальна монографія Каппера, Хьюбера та Кросбі “Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных, включая человека” в якій була розроблена концепція, що в ході еволюції від риб до ссавців відбувалося поступове, “лінійне” збільшення переднього мозку, яке супроводжується диференціацією неокортексі. У риб кора примітивна, сприймає нюхові стимули (палеокортекс) і обробляє більш складну інформацію (архіокортекс). Сіра речовина півкуль зосереджена у нижчих і внутрішніх частинах, що заглиблюються у шлуночки. Покрівля півкуль - тонка мембрана, що не містить нервових клітин. У амфібій і рептилій з'являється нова кора. У рептилій і птахів починають розвиватися нові сенсорні системи з проєкційними шляхами через таламус. У рептилій півкулі більш розвинуті ніж у амфібій, як за складністю будови, так і за розмірами – частина сірої речовини розростається назовні. Базальні ядра великі, це – важливі центри кореляції. У них розвиток кори протікає (вперше) за типом розвитку у ссавців : між давньою та старою корою розвинута ділянка поверхні сірої речовини – нова кора (асоціативна – сприймає сигнали від органів чуття і передає

команди у рухові стовбури). У птахів півкулі ще більші, але їх розвиток протікав по – іншому, ніж у ссавців: редукція нюху призвела до слабого розвитку кори, ділянка давньої кори дуже невелика, помірно розвинута стара кора. У ссавців неокортексі і пов'язані з корою базальні ганглії досягли інтенсивного розвитку. Вважалося, що саме такий хід подій привів до формування неокортексі приматів. Приведена концепція стала хрестоматійною і до наших днів існує в підручниках і навчальних посібниках. Але положення про лінійний розвиток неокортексі не може пояснити незвичайне збільшення розмірів кори у вищих приматів, а особливо у людини.

Тільки в останні десятиріччя нейроморфологи і нейрофізіологи почали проводити нові дослідження в цій самій області. До загального подиву, були одержані результати, які примусили передивитись еволюцію переднього мозку. Найважливішим відкриттям, яке зруйнувало стару концепцію еволюції був той факт, що еволюція переднього мозку і його кори не відбувалася поступово, а на різних етапах еволюції розвивався то один, то інший відділ переднього мозку. Спостерігається помірний розвиток як нюхових так і таламічних шляхів; у всіх хребетних представлені всі головні типи кори і є довгі еферентні тракти від кори переднього мозку. У різних хребетних за одну і ту саму функцію можуть відповідати різні тракти (“філогенетична пластичність”). Не має такого центру чи такого шляху, який би у всіх виконував одну якусь визначену функцію. За теорією Павлова кора розглядається відносно рівнозначною: кожний кірковий центр не є чітко обмежованим, а має ядро і розсіяну частину, остання – розсіяні елементи – розміщена поблизу і на віддаленні від ядра (теорія ядра і розсіяних елементів).

Встановлено, що саме по собі збільшення розмірів кори великих півкуль додає тільки обмежені адаптаційні переваги (приклад дельфіна). По мірі розвитку нова кора бере на себе функції центрів вищої нервової діяльності (ВНД). Для ВНД (поведінки) людського типу (прямоходіння, хватальна рука, яка дозволяє виготовляти знаряддя праці, збільшення відносних розмірів кори, розвиток мови і т.д.) був необхідний розвиток інтегративних систем головного мозку.

Абсолютні розміри мозку не є критеріями інтелекту. Мозок кита у п'ять разів більший за об'єм мозку людини. Також відношення розмірів мозку до розмірів тіла не може бути надійним критерієм; так південно - американські дрібні мавпочки мають мозок вага якого складає $1/15 - 1/20$ ваги тіла, тоді як у людини цей показник становить лише $1/40$. Показником ступеня розвитку головного мозку є коефіцієнт теленцефалізації: відношення ваги переднього мозку до ваги всього мозку, виражене у процентах. Найвищий коефіцієнт т. мають ластоногі (67 – 72%), китоподібні (68 – 75%), примати (76 – 80%) та людина (86%). У цих тварин і людини найбільш складною є кора ГМ, так як теленцефалізація супроводжується дуже швидким збільшенням поверхні великих півкуль, в основному за рахунок сулькації (прогресивне ускладнення розвитку півкуль переднього мозку виражалось у збільшенні поверхні кори за рахунок утворення борозен, щілин) та гирифікації (за рахунок утворення звивин, закруток, складок). У нижчих ссавців (комахоїдні, гризуни, зайцеподібні) поверхня кори залишається гладенькою – на ній не має борозен і звивин – лиссенцефальний тип кори. У подальшому, спочатку з'являються первинні (основні) звивини і борозни (протогириницефалія), потім звивини і борозни другого і третього порядку (дейтерогириницефалія) і, врешті решт, виникає особливий рельєф кори з чітко вираженою видовою і внутрішньо видовою мінливістю (мультигириницефалія).

5.

Фізіологічне поняття інтегративної діяльності мозку ввів видатний англійський фізіолог Ч. Шеррінгтон, який встановив основні принципи інтеграції: конвергенцію імпульсів на окремих нейронах, оклюзію, рецепторне гальмування та ін. В наш час матеріальною (морфофункціональною) основою інтегративної діяльності мозку вважають обмежені коркові території, або асоціативні поля. Згідно з морфологічними даними розрізняють дві асоціативні системи: таламонарістальну і таламофронтальну.

Таламонарістальна система – це центральний апарат первинного аналізу обстановочної аферентації, рухів очей і

тулубу, “схеми тіла” і сенсорного контролю рухової активності, центр інтеграції, який приймає участь у формуванні образів.

Таламофронтальна – представлена медіодорсальним ядром таламуса, яке проектується на лобну долю великих півкуль. Цю систему вважають корковим модулятором лімбічної системи. Основна функція лобної асоціативної системи – програмування цілеспрямованих актів поведінки на основі домінуючої мотивації і минулого життєвого досвіду.

Еволюція асоціативних шляхів: у хижаків в корі великих півкуль вперше з’являються, відносно автономні лобні і тім’яні асоціативні поля і відповідні структури таламусу. У приматів асоціативні структури таламусу і їх великі проєкції в лобній і тім’яній корі створюють цілісну асоціативну систему великих півкуль. Це досягається завдяки створенню розвинених кортико – кортикальних асоціативних зв’язків.

6.

Вивчення проблеми створення в онтогенезі кори великих півкуль дозволило з’ясувати, що клітини - попередниці розташовані в проліферативних зонах, у шлуночках мозку, де і відбувається мітотичне ділення, а потім нейрони мігрують за допомогою клітин радіальної глії до первісної коркової пластинки (П.Ракіч, 1976 р.). У мавпи всі нейрони створюються за 60 днів (у людини за 100), а вагітність триває 165 діб. У процесі розвитку кори нейрони, які мігрують першими заповнюють спочатку глибинні шари, а потім коркові шари нейронів формуються з середини на зовні. Вважають, що час останнього мітозу заздалегідь визначає до якого клітинного типу буде належати кожен нейрон і в якому шарі кори він буде знаходитись. В межах кори раніш за все дозрівають великі, масивні пірамідні (проєкційні) нейрони, а потім дрібні (інтеронейрон), які створюють локальні сітки і функціональні модулі.

Дозрівання нейронів і створення контактів продовжується дуже довго, але найбільш інтенсивний період – це перші тижні постнатального онтогенезу. Гістологічні методи фарбування довели, що в корі шурів з 12 по 26 день після народження кількість синапсів збільшується у 7 разів. Аналогічна картина

спостерігається у приматів, включаючи людину. В цей час дуже велике значення має вплив зовнішнього середовища – збагачення умов життя в експерименті з щурами підвищувало щільність нервової тканини і кількість синапсів у корі мозку. таким чином, під час розвитку нейрони кори підпорядковуються не тільки генетичним програмам, а залежать і від впливів зовнішнього середовища – фізичного та соціального.

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть стадії перетворення нервової пластинки на нервову трубку та утворення головного мозку.
2. Розкрийте особливості енцефалізації у людини.
3. Поясніть процес кортикогенезу.
4. Наведіть значення коефіцієнту теленцефалізації.
5. Розкрийте особливості еволюції асоціативних шляхів.
6. Самостійно розгляньте методи вивчення функцій кори великих півкуль (морфологічні, гістохімічні, радіоавтографічні, біохімічні, хірургічні, ЕЕГ, електрокортикограма, метод викликаних потенціалів, метод вироблення умовних рефлексів).

Перелік тем рефератів з курсу „Анатомії та еволюції нервової системи людини”:

1. Українські вчені – нейроанатоми (роботи В. Беца, В.М. Бехтерева) та їх історичний внесок у розвиток науки анатомії та еволюції нервової системи людини.
2. Історія вивчення анатомії нервової системи (праці Гіппократа, Авл Корнелія Цельса, Галена, Авіценни, Андрія Везалія).
3. Френологія – її витоки та послідовники..

4. Сучасні наукові уявлення про походження життя на Землі.
5. Будова та розвиток нервових клітин.
6. Мієлінова оболонка – роль, філогенез, онтогенез та функції.
7. М'якотні та безм'якотні нервові волокна – їх будова, топографія та функції.
8. Будова та види синапсів.
9. Нейроглія – її типи, місце локалізації та значення.
10. Рефлекси нервової системи, та їх класифікація.
11. Нервові центри, їх властивості та принципи діяльності..
12. Історія вивчення функціональної гістології нервової системи.
13. Оболонки і кровопостачання головного і спинного мозку.
14. Лікворна система мозку.
15. Вікові особливості розвитку спинного мозку людини.
16. Метамерність спинного мозку.
17. Ядра сірої черевини та їх функції.
18. Висхідні і низхідні провідні шляхи спинного мозку.
19. Гілки спинномозкових нервів та області їх іннервації.
20. Нервові сплетіння та їх гілки (шийне, плечове, попереково – крижове сплетіння).
21. Особливості розвитку голови і головного мозку в онтогенезі.
22. Топографія, будова та функції довгастого мозку, мосту та середнього мозку.
23. Будова та роль ретикулярної формації.
24. Еволюція периферичної нервової системи.
25. Ядра черепно-мозкових нервів і області їх іннервації.
26. Особливості будови та функцій мозочка.
27. Еволюція периферичної нервової системи. Спинномозкові нерви.
28. Морфо - функціональна організація лімбічної системи.
29. Особливості будови та діяльності залоз внутрішньої секреції: епіфізу та гіпофізу.
30. Гіпоталамо – гіпофізарна система.
31. Кора головного мозку, її онто – і філогенез.

32. Неокортекс, архікортекс і палеокортекс.
33. Півкулі головного мозку та їх рельєф.
34. Зони кори головного мозку та їх функціональна характеристика.
35. Лобна, тім'яна, потилична, скронева, острівкова, лімбічна долі кори головного мозку.
36. Функціональні центри кори і їх локалізація.
37. Цито – та мієлоархітектоніка кори великого мозку.
38. Базальні ядра: смугасте тіло (стріатум, паллідіум, бліда куля), огорожа та миндалевидне тіло, їх особливості діяльності, взаємозв'язки та значення.
39. Стріо- паллідарна система.
40. “Провідникові шляхи”, волокна, пучки, тракти, променистості, спайки (комісури).
41. Внутрішні зв'язки головного та спинного мозку: асоціативні, комісуральні, проєкційні шляхи.
42. Провідникові шляхи пірамідної системи.
43. Провідникові шляхи екстрапірамідної системи.
44. Сенсорні провідникові шляхи.
45. Проєкційні зв'язки мозочка.
46. Анатомічні структури і особливості будови автономної нервової системи.
47. Особливості розвитку АНС в ембріогенезі.
48. Еволюція вегетативної нервової системи.
49. Особливості будови вегетативної рефлексорної дуги
50. Симпатична частина АНС.
51. Парасимпатична частина АНС.
52. Вісцеральні сплетіння та вісцеральні вузли.
53. Особливості нервової діяльності суспільних Комах.
54. Формування нейросекреторного типу регуляції.
55. Пластинчастий та ригідний тип нервової системи.
56. Ортогон і формування первинних гангліїв.
57. Основні напрямки еволюції нервової системи: гангліозація, цефалізація.
58. Розвиток нервової системи в онтогенезі хребетних тварин.
59. Нейруляція та будова нервової трубки.

60. Стадії розвитку спинного мозку та диференціації нейрону.
61. Згини мозку, їх утворення та причини існування.
62. Розвиток нервової системи в філогенезі хребетних тварин.
63. Похідні відділів головного мозку.
64. Порожнина первинної мозкової трубки та її похідні.
65. Кортиколізація функцій.
66. Унікальні особливості людини та філогенез кори великого мозку.
67. Коефіцієнт теленцефалізації.
68. Вищі інтегративні функції і еволюція асоціативних систем.
69. Онтогенез інтегративних систем кори.
70. Методи вивчення функцій кори великих півкуль.
71. Онтогенез нервової системи людини.
72. Нейрогуморальна регуляція; філогенез форм поведінки.

Література з курсу

Базова

1. Алейникова Т.В., Думбай В.Н., Кураев Г.А., Фельдман Г.Л. Физиология центральной нервной системы.- М.: Феникс, 2006. – 307 с.
2. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. – М.: Высш. шк., 1991.- 256 с.
3. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность.— Санкт. – Петербург: Лань, 2002. – 416 с.

4. Безруких М.М. и др. Возрастная физиология. – М.: Академия, 2002. – 416 с.
5. Блинова Н.Г. и др. Практикум по психофизиологической диагностике. – М.: ВЛАДОС, 2000. – 128 с.
6. Блум Ф., Лайзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. – М.: Мир, 1988. – 248 с.
7. Будко К.П., Гладкович Н.Г, Максимова Е.В. и др. Нейрогенез. – М.: Наука, 1989. – 269 с.
8. Буреш Ян и др. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. – М.: Высш.шк., 1991. – 250 с.
9. Воронова Н.В., Климова Н.М., Менджеричкий А.М. Анатомия центральной нервной системы.- М.: Аспект – Прес., 2005. – 128 с.
10. Жуков В.В., Пономарёва Е.В. Анатомия нервной системы. – М. – Высш. шк., 1998. – 228с.
11. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. – Л.: Наука, 1987. – 132 с.
12. Козлов В.И., Цехмистренко Т.А. Анатомия центральной нервной системы. – М.: Мир, 2006. – 208 с.
13. Недоспасов В.О. Физиология центральной нервной системы. – М.: Психология, 2002. – 377 с.
14. Общий курс физиологии человека и животных. В 2 кн. Кн.2. Физиология висцеральных систем / Под ред. А.Д. Ноздрачева. – М. – Высш. шк., 1991. – 528с.
15. Плахтій П., Кучерук О. Фізіологія людини. Нейрогуморальна регуляція функцій. – К.: ВД “Професіонал”, 2006. – С.164 – 200 с.
16. Поляков Г.И. Эволюция нервной системы. – Биомедгиз, 1991. – 186 с.
17. Савельев С.В. Происхождение мозга. – М.: ВЕДИ, 2005. – 368 с.
18. Савельев С.В., Негашева М.А. Практикум по анатомии мозга человека. – М.: ВЕДИ, 2001. – 192 с.
19. Скворцов И.А. Детство нервной системы. – Тривола, 1995. – 96 с.

20. Солодовникова И.И., Полухович Г.С., Карман Е.К. Висцеральные системы. – М.: Мир, 2003. – 130 с.
21. Хомутов А.Е. Анатомия центральной системы. – М.: Феникс, 2008. – 337 с.
22. Чайченко Г.М. та ін. Фізіологія людини і тварин. – К.: Вища шк., 2003. – С. 398. – 437
23. Чайченко Г.М. Фізіологія вищої нервової діяльності. – К.: Либідь, 1993.–216 с.
24. Шеперд Г. Нейробиология: в 2-х т.- М.: Мир, 1987.
25. Шмехтин Г.В. Анатомия и эволюция нервной системы. Учебное пособие для студентов психологов. – Саратов: Из – во у – та, 1984. – 342 с.
26. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии.- М.: Академия, 2003. – 464 с.
27. Щербатых Ю.В., Туровский Я.А. Анатомия центральной системы для психологов. – Питер, 2010. – 128 с.

Допоміжна

1. Анатомия человека. Под ред. проф. Козлова В.И. М.: ФиС, 1978.- 463 с.
2. А.А. Александров. Психогенетика. Москва, Питер, 2004, 192с.
3. Волковой В.А., Малоштан Л.М. Анатомія людини. Підручник/ - Х.: БУРУН і К, 2010.- 336с
4. Гол. ред. Тоні Сміт. Людина. Навч. посібник з анатомії та фізіології. Л.: Бак, 2002.
5. Ермолаев Ю.А. Возрастная физиология: Учеб. пособ. для студ. пед. вузов. – М.: Высш.шк., 1985. – 384 с.
6. За ред.. Пішака В.П., Мажори Ю.І. Медична біологія. Підручник. – Вінниця: НОВА КНИГА, 2004. – 656 с.
7. И.В. Равич-Щербо. Психогенетика. Аспект Пресс, Москва, 2003, 448с.
8. Коляденко Г.І. Анатомія людини. Підручник. К.Либідь, 2001.- 384 с.

9. Леонтьева Н.Н. Анатомия и физиология детского организма. М.: Просвещение, 1986.
10. Путінцева Г.Й., Решетняк Т.А. Медична генетика. – К.: Здоров'я, 2008. – 342 с.
11. Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. Физиология животных: Механизмы и адаптация: в 2-х т.- М.: Мир, 1991.

Інформаційні ресурси

1. <http://meduniver.com/Medical/gistologia/> Атлас по гистологии.
2. <http://www.morphology.dp.ua/> Словарь морфологических терминов.
3. <http://medicininform.net/human/anatomy.htm> анатомія, фізіологія, біологія і генетика, цікаві статті про людину.
4. URL: <http://anatom.hut.ru/> Анатомия человека.
5. Електронні атласи: „Атлас Воробйова” та „Великий анатомічний атлас”.
6. Електронні підручники: „Анатомия нервной системы» під редакцією Козлова В.І., Цехмістренко Т.А.; „Анатомія людини” під редакцією Сапіна М.Р. та „Психогенетика” під редакцією Александров А.А.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	3
Методичний коментар до дисципліни.....	4
Тематичний план та структура навчальної дисципліни.....	6
Розділ 1. Структурно-функціональна організація	
нервової системи людини.....	11
Лекція №1. Введення в науку “Анатомія та еволюція нервової системи людини”. Еволюція – історія життя.....	11
Лекція №2. Будова та розвиток нервової системи. Спинний	

мозок та області іннервації спинномозкових нервів.....	29
Лекція №3. Стовбур мозку та “малий” мозок.....	62
Лекція №4. Проміжний мозок. Лімбічна система	79
Лекція №5. Зв’язки головного та спинного мозку	95
Розділ 2. Еволюція нервової системи.....	111
Лекція №6.Еволюція нервової системи у тварин	111
Лекція №7.Основні етапи розвитку центральної нервової системи (ЦНС) людини	131
Перелік тем рефератів з курсу „Анатомії та еволюції нервової системи людини”.....	145
Література з курсу.....	148

Навчальне видання

Комісова Тетяна Євгенівна

Мамотенко Алла Віталіївна

Конспекти лекцій до курсу “Анатомія та еволюція нервової системи людини”

Відповідальний за випуск: проф. Микитюк О.М.

**Харківський національний педагогічний університет
імені Г.С. Сковороди**