

Міністерство освіти і науки України

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

Комісова Т.Є., Мамотенко А.В.

**Конспекти лекцій
до курсу “ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ”
Частина I**

**Харків
2015**

Укладачі:

Комісова Т.Є. – кандидат біологічних наук, професор кафедри анатомії та фізіології людини імені Я.Р.Синельникова

ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Мамотенко А.В. – старший викладач кафедри анатомії та фізіології людини імені Я.Р. Синельникова

ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Рецензенти:

Жванія Т.В. – кандидат психологічних наук, доцент кафедри практичної психології ХНПУ імені Г.С. Сковороди

Попова Т.М. - кандидат медичних наук, доцент кафедри анатомії та фізіології людини імені Я.Р. Синельникова ХНПУ імені Г.С.Сковороди

Конспекти лекцій до курсу “ Психофізіологія” Частина I. – Х.: ХНПУ імені Г.С. Сковороди, 2015. – 120 с.

Конспекти лекцій розроблені відповідно до навчальної програми з курсу “ Психофізіологія”. 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 № 4 від 21.09. 2015р.

Видано за рахунок
укладачів

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

ПЕРЕДМОВА

Основна мета вищої освіти – підготувати висококваліфікованих фахівців, які здатні до якісної організаційно – керувальної та науково – педагогічної діяльності. Курс вивчення психофізіології покликаний реалізувати дану мету шляхом надання потрібних знань з нейрофізіологічних основ психічної діяльності людини та інстинктивної, свідомо – мотиваційної поведінки.

Адекватна поведінка людини забезпечується нерво – гуморальною регуляцією її функцій, та виразно і багатозначно проявляється у психічній діяльності особистості. Психофізіологія, як наука, повинна забезпечити якісну природно - наукову підготовку студентів, необхідну для формування їх професійних умінь та навичок, що включає в себе, насамперед, правильну організацію наукової та психічної діяльності, спираючись на індивідуальні психофізіологічні особливості сприйняття, уваги, пам'яті та мислення. Це також дозволить оптимізувати процес навчання.

Посібник за своїм змістом відповідає чинній програмі з психофізіології. Включає два розділи: психофізіологічні особливості психічних процесів і функцій людини та психофізіологія сенсорних і пізнавальних процесів. Містить методичний коментар до дисципліни, тематичний план, теоретичну частину, контрольні запитання і завдання та рекомендовану до вивчення літературу.

У теоретичних відомостях висвітлені загальні механізми та закономірності психічних явищ, нейрофізіологічні особливості соматичних і вегетативних реакцій та формування безумовно - умовних поведінкових актів людини. Теоретична база посібника допоможе читачам у подальшому робити правильну оцінку основних психічних функцій людини та надавати їм вірну психофізіологічну характеристику; виявляти нейропсиходинамічні закономірності в різних видах повсякденної діяльності індивіда та аналізувати суть психофізіологічних явищ, процесів і станів людини. До навчального посібника включено завдання для самостійної роботи та контрольні запитання, відповіді на які допоможуть студентам здійснити додатковий самоконтроль та підготуватися до іспиту.

Методичні рекомендації розраховані на студентів психологічних і біологічних спеціальностей та вчителів середніх шкіл.

Методичний коментар до дисципліни

Мета: вивчити фізіологічні механізми і процеси психічної діяльності людини; розглянути основні нейродинамічні основи психіки, а також фізіологічні процеси у структурі активної, психічно - опосередкованої взаємодії особистості з навколишнім світом; розкрити нейрофізіологічні механізми психічних станів та шляхи реалізації психічних процесів; сформувати у студентів розуміння людини, як цілісної біопсихосоціальної системи та ознайомити їх з багатогранністю проявів психічної та повсякденної життєдіяльності особистості на основі здійснення нервово - гуморальної регуляції функцій. Підготувати висококваліфікованих фахівців, інформованих про нейрофізіологічні основи формування інстинктивної і свідомо - мотивованої поведінки.

Завдання :

- оволодіти теоретичними знаннями з дисципліни;
- випрацювати у студентів основні навички та вміння у використанні методичного арсеналу з ціллю дослідження психофізіологічних механізмів реалізації психічних станів;
- вільно використовувати знання матеріалу для оптимізації процесів адаптації людини до чинників довкілля;
- виявляти головні фактори, які визначають основні етапи психічного розвитку організму та методи впливу на індивідуальний розвиток людини у практичній діяльності психолога;
- враховувати психофізіологічні закономірності вікової динаміки розвитку особистості при організації фізичної, психічної та інтелектуальної діяльності учнів;
- оволодіти навичками оптимізації емоційного стану дітей.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен

знати:

- психофізіологічні механізми і закономірності психічних явищ;
- принципи діяльності структур головного мозку у забезпеченні життєдіяльності організму, у керуванні соматичними і вегетативними реакціями та формуванні безумовно - умовних поведінкових актів людини;
- нейрофізіологічні особливості діяльності головного мозку і їх вплив на перебіг психічних процесів; значення кори великих півкуль і базальних ядер у забезпеченні вищих психічних функцій людини, таких як мислення, увага, пам'ять та мова;

- нейрофізіологічні особливості психічних функцій, зумовлені статтю, віком та особистісними властивостями;
- основи психофізіологічних станів людини і етапи формування адаптації до факторів навколишнього середовища, можливості її корекції;
- особливості нейропсихофізіологічної діяльності людини та працездатності нервової системи.

вміти:

- надавати психофізіологічну характеристику основним психічним функціям людини;
- виявляти нейропсиходинамічні закономірності в різних видах повсякденної діяльності індивіда;
- правильно аналізувати сутність психофізіологічних явищ;
- проводити експериментальні психофізіологічні дослідження за допомогою доступних методів і методик;
- вміти аналізувати нейрофізіологічні показники сну і бадьорості, сенсорних і моторних реакцій, пам'яті, моуи і уваги.
- вірно надавати психофізіологічну характеристику та оцінку основним психічним процесам і станам людини;
- вільно використовувати у повсякденній роботі шкільного психолога знання з оптимізації процесу навчання, що включає в себе правильну організацію наукової та психічної діяльності учнів, спираючись на їх психофізіологічні особливості сприйняття, уваги, пам'яті та мислення.

Тематичний план дисципліни

Розділ 1. Психофізіологічні особливості психічних процесів і функцій людини.

Змістовий модуль 1. Ведення в науку „Психофізіологія”.

Тема 1. Предмет, завдання і методи психофізіології.

Психофізіологія та її місце в системі психофізіологічних наук. Предмет та задачі психофізіології на сучасному етапі розвитку науки. Психофізіологія, психологічна фізіологія, нейропсихологія та ВНД. Історія становлення психофізіології, як науки. Розділи сучасної психофізіології. Основні напрямки теоретичної психофізіології. Прикладні області психофізіології. Методи психофізіологічних досліджень. Проблеми співвідношення мозку і психіки, психічного і фізіологічного. Основні психофізіологічні поняття. Функціональна організація організму: функціональні одиниці, фізіологічні системи органів та функціональні системи. Загальні властивості організму. Принципи регуляції фізіологічних функцій. Функціональні системи – унікальна організація живих організмів.

Змістовий модуль 2. Психофізіологічні основи психічних процесів.

Тема 2. Основи фізіології нервової системи.

Подразливість і збудливість, подразнення та збудження. Подразники і їх види. Структура і властивості клітинної мембрани. Потенціал спокою. Потенціал дії. Зміни збудливості клітин в процесі розвитку хвилі збудження. Механізм розповсюдження збудження. Рухова хронаксія, реобаза. Принципи будови нервової системи. Будова, властивості та класифікація нейронів. Нервові центри та фізіологічні принципи їх функціонування. Синапси. Передача збудження в синапсі. Механізм виникнення і передачі збудження по нервових структурах. Гальмування і його види. Рефлекторна діяльність центральної нервової системи. Загальні властивості нервових центрів.

Тема 3. Психофізіологія рухової діяльності.

Поняття рухової діяльності. Структура і функції рухового апарату. Будова поперечно – смугастого м'язового волокна: сарколема, саркоплазма, саркоплазматична сітка, саркомер, міофібрили та актинові і міозонові міофіламенти. Нервово – м'язове сполучення. Хімічний синапс, його будова. Електричний синапс. Гладенька м'язова тканина. Механізм скорочення м'яза. Хімізм і енергетика м'язового скорочення. Фізичне стомлення. Поодинокі і тетанічне скорочення. Форми і типи скорочення м'язів. Сила і робота м'язів. Рухові одиниці і їх різноманітність. Тонус скелетних м'язів. Регуляція рухів.

Класифікація рухів. Система управління рухами (за М.О. Бернштейном). Моторний рівень кіркового керування рухами. Кільцеве керування рухами (теорія сенсорних корекцій). Рухові програми. Координація рухів. Рухові навички. Типи рухів. Класифікація рухових рефлексів.

Змістовий модуль 3. Особливості психофізіологічних функцій.

Тема 4. Психофізіологія регуляції вегетативних функцій.

Будова і функції автономної нервової системи (АНС). Відділи вегетативної нервової системи. Симпатична, парасимпатична та метасимпатична частини АНС. Особливості вегетативної іннервації. Трьохнейронна вегетативна рефлекторна дуга. Рівні рефлекторної регуляції вегетативних функцій. Рефлекси вегетивної нервової системи: вісцеро – вісцеральний; вісцеросоматичний; вісцеросенсорний, вісцеродермальний і соматовісцеральний.

Тема 5. Психофізіологія емоцій.

Поняття, класифікація і функції емоцій. Емоції і їх походження. Емоційне переживання і емоційне вираження. Методи дослідження емоцій. Теорії емоцій. Індикатор емоцій. Психофізіологічні механізми емоцій (мозкові і фізіологічні). Розвиток базових емоцій в ранньому онтогенезі. Психофізіологічний вплив кольору на людину.

Розділ 2. Психофізіологія сенсорних і пізнавальних процесів.

Змістовий модуль 4. Психофізіологія сенсорних процесів.

Тема 6. Слуховий і вестибулярний аналізатори.

Сенсорні системи, органи чуття та аналізатори. Роль аналізаторів у пізнанні зовнішнього світу. Загальна фізіологія сенсорних систем. Функції та принципи діяльності сенсорних систем. Рецептори, їх будова та класифікації. Сенсорна рецепція. Механізм збудження рецепторів і сенсорні пороги. Передача і перетворення сигналів. Перетворення сигналів на інформацію. Адаптація сенсорної системи. Взаємодія сенсорних систем. Ілюзії сприйняття. Звук. Значення слухового аналізатору (СА). Фізіологія слухового аналізатора. Структура (зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо; кістковий лабіринт, основна мембрана, мембрана Рейснера, кортієв орган, присінок і барабанний канали) та функції органу слуху. Механізм рецепції СА. Провідникові шляхи СА. Слухові відчуття. Еволюція слухового аналізатору. Аналіз звуків за частотою та інтенсивністю: резонансна теорія слуху А. Гельмгольца; теорія хвилі, що біжить Г. Бекеші та теорія місця. Шум і його фізіологічний вплив на організм. Фізіологія вестибулярного апарату. Значення вестибулярного апарату (ВА). Периферичний відділ ВА (апарат присінка: маточка, мішечок, отолітова мембрана і отолітовий апарат; півколові канали: ампульний

гребінь та купули). Механізм рецепції. Провідниковий і центральний відділи ВА. Рефлекси, пов'язані з вестибулярною стимуляцією. Розлади ВА.

Тема 7. Руховий аналізатор.

Фізіологія рухового аналізатору (РА). Значення РА. Пропріорецептивні відчуття: відчуття положення, відчуття руху та відчуття сили. Пропріорецептори. Периферичний відділ РА. Нерво – м'язові веретена: інтрафузальні та екстрафузальні волокна. Нерво – сухожилкові веретена. Кінестезія. Суглобові рецептори. Механізм рецепції РА. Провідниковий і центральний відділи. Еволюція рухового аналізатору.

Тема 8. Зоровий аналізатор.

Загальна будова зорового аналізатору (ЗА) і його значення. Будова периферичного відділу зорової сенсорної системи. Допоміжний апарат ока. Будова очного яблука: склера, рогівка, судинна оболонка, війчасте тіло, райдужка, кришталик, сітківка. Акомодація ока. Точка ясного бачення. Порушення рефракції ока: міопія, гіперметропія, косоокість, астигматизм та аберація. Оптичний апарат ока. Фоторецепція ока. Сітківка, її сліпа і зорова частина. Пігментний та нервовий шари сітківки, меланосоми. Фото сенсорний шар (колбочки та палички). Нейронні шари сітківки: біполярні, гангліонарні, горизонтальні та амокринові нейрони. Зоровий нерв, сліпа пляма, жовта пляма. Інвертоване око. Механізм фоторецепції. Поширення сигналу в сітківці. Рецептивні поля гангліозних нейронів. Провідниковий відділ зорової сенсорної системи. Центральний відділ зорової сенсорної системи. Гностичні нейрони, нейронні ансамблі. Світлова чутливість і зорова адаптація. Світлова і темнова адаптація. Кольоровий зір. Трикомпонентна теорія кольоросприйняття Юнга —Гельмгольца та теорія опонентних кольорів Герінга. Аномалії колірного зору. Сприйняття простору. Гострота зору, бінокулярний зір, поле зору. Сприйняття глибини простору, оцінка відстані до предмету, оцінка розмірів предмету та сприйняття форми і руху. Саркадичні рухи очей. Еволюція органу зору.

Тема 9. Соматовісцеральний аналізатор.

Соматовісцеральна сенсорна система і її складові. Соматичний аналізатор. Механорецептори і їх класифікація. Терморецептори: холодові та теплові. Еволюція терморецепції. Механізми терморецепції. Центр терморегуляції. Температурне відчуття. Адаптація до температур. Біль, класифікація больових відчуттів. Больові рецептори: специфічні та полімодальні. Механізм збудження больових рецепторів. Теорії болю. Центри болю. Види болю: відбитий

і фантомний. Вісцеральний або інтерорецептивний аналізатор, його значення. Інтерорецептивні відчуття. Рецептори внутрішніх органів і їх класифікація. Інтерорецепція. Провідниковий і центральний відділи вісцерального аналізатору. Відчуття спраги, голоду і насичення. Еволюція соматовісцеральної системи.

Змістовий модуль 5. Психофізіологія пізнавальних процесів.

Тема 10. ВНД. Нейрофізіологічні основи психічної діяльності людини.

Вища нервова діяльність, історія пізнання. Основні поняття фізіології ВНД: безумовний і умовний рефлекс, інстинкт, безумовний і умовний подразники. Індивідуально набута форма ВНД - умовний рефлекс. Формування умовного рефлексу. Класифікація умовних рефлексів. Механізм утворення умовних рефлексів. Тимчасовий зв'язок. Роль підкоркових структур в утворенні умовного рефлексу. Умовнорефлекторна домінанта. Роль кори головного мозку в утворенні умовного рефлексу. Гальмування умовних рефлексів: зовнішнє та внутрішнє. Аналітико – синтетична діяльність мозку: іррадіація, індукція, динамічний стереотип. Типи вищої нервової діяльності. Порушення вищої нервової діяльності: неврози і психози. Вікові особливості ВНД. Еволюція ВНД. Специфіка розумової діяльності людини. Мовна форма відображення дійсності. Центри мови. Функціональна асиметрія півкуль великого мозку. Нейрофізіологічних основ психічної діяльності людини. Пам'ять. Види і форми пам'яті. Механізми виникнення пам'яті. Пам'ять і структури головного мозку. Стани пам'яті і консолідація.

Розділ 1. Психофізіологічні особливості психічних процесів та функцій людини.

Лекція №1.

Тема: “Психофізіологія та її системні основи”.

План:

1. Предмет психофізіології. Історія становлення психофізіології, як науки.
2. Розділи сучасної психофізіології.
3. Методи психофізіологічних досліджень.
4. Проблеми співвідношення мозку і психіки, психічного і фізіологічного.

1.

Павлов І.П. :“По суті, нас цікавить у житті лише одне – наш психічний стан”. Аристотель: “Дослідження душі є справа природного дослідження”.

Психічна складова пізнається не тільки наукою, а і в процесі діяльності людини, такими її видами як релігія та культура. З погляду науки, психічне розглядають окремо фізіологія і психологія. Але нейропсихічний процес, який лежить в основі психології і формує цілісну картину психофізіологічної картини реальності, складається з психологічних процесів, які мають фізіологічну природу (нервовий імпульс). А самостійна фізіологія, без підтримки психології не може надати обумовлену концепцію цілісної діяльності мозку.

Психофізіологія (**психологічна фізіологія**) – наукова дисципліна, що виникла на межі перетину психології та фізіології, що вивчає роль всієї сукупності біологічних властивостей, і передусім, властивостей нервової системи, у детермінації психічної діяльності і стійкої індивідуально – психологічної різниці.

Предмет вивчення психофізіології – фізіологічні основи психічної діяльності і поведінки людини. Отже, головна задача – причинне обґрунтування психічних явищ шляхом розкриття лежачих в основі нейрофізіологічних механізмів.

Вагомий вклад у розвиток психофізіології внесли такі вчені: Мюллер, Вебер, Фехнер, Гельмгольц, Сеченов, Павлов.

Термін “**психофізіологія**” був вперше використаний на початку ХІХст. французьким філософом Н.Массіасом, що першочергово використовував його для визначення широкого кола досліджень психіки, що спиралися на точні об’єктивні фізіологічні методи (визначення сенсорних порогів, часу реакції і т.д.)

Найбільш близька до психофізіології – фізіологічна психологія, наука, що виникла в кінці ХІХст. як розділ експериментальної

психології. Термін “фізіологічна психологія” був введений В. Вундтом для визначення психологічних досліджень, що використовують методи і результати досліджень власне фізіології людини. У наш час фізіологічна психологія – це галузь психологічної науки, що вивчає фізіологічні механізми психічної діяльності від нижчих до вищих рівнів її організації. Отже задачі психофізіології і фізіологічної психології співпадають, а різниця між ними має в основному термінологічний характер.

Виділення психофізіології як самостійної дисципліни за відношенням до фізіологічної психології було проведено А.Р. Лурієм (1973). Згідно його уяві, фізіологічна психологія вивчає основи складних психологічних процесів – мотивів, потреб, відчуттів і сприйняття, уваги, пам’яті, складних форм мовних і інтелектуальних актів, т.б. окремих психічних процесів і функцій. Вона утворилася в результаті накопичення великого об’єму емпіричного матеріалу про функціонування різних фізіологічних систем організму у різних психічних станах.

На відміну від фізіологічної психології, де предметом є вивчення окремих фізіологічних функцій, предметом психофізіології, як наголошував А.Р. Лурія, є поведінка людини чи тварин. За А.Р. Лурієм, психофізіологія – це фізіологія цілісних форм психічної діяльності, вона виникла у якості необхідності пояснити психічні явища за допомогою фізіологічних процесів (форми поведінкових характеристик людини складаються з процесів різної складності). Витоки цих уяв можна знайти у працях Л.С.Виготського, який наголошував на необхідності дослідження співвідношення психічних і фізіологічних систем, що лежить в основі розвитку психофізіології. Теоретично – експериментальною основою цього напрямку є теорія функціональних систем П.К.Анохіна (1968): психічні і фізіологічні процеси – це складні функціональні системи, у яких окремі механізми пов’язані загальною задачею в єдине ціле, загальні комплекси, направлені на досягнення корисного, пристосувального результату. З ідеєю функціональних систем пов’язаний принцип саморегуляції фізіологічних процесів, сформульованих у вітчизняній фізіології Н.А. Бернштейном (1963) задовго до появи кібернетики. У ході розвитку цього напрямку у психофізіології призвело до виникнення нової області дослідження = системної психофізіології (В.Б. Швірков, 1988; Ю.И. Александров, 1997).

Нейропсихологія – це галузь психологічної науки, що склалася на межі декількох дисциплін: психології, медицини (нейрохірургії, неврології), фізіології – і направлена на вивчення мозкових механізмів

вищих психологічних функцій на матеріалі локальних пошкоджень головного мозку. Теоретичною основою нейропсихології є теорія А.Р.Лурії – теорія системної динамічної локалізації психічних процесів. Поряд з цим, в останні десятиріччя з'явилися нові методи (позитронно-емісійна томографія), які дозволяють досліджувати мозкову локалізацію вищих психічних функцій у здорових людей. Отже сучасна нейропсихологія вивчає організацію психічної діяльності і в патології, і в нормі, з'явилися такі напрямки, як нейропсихологія індивідуальних відмін, вікова нейропсихологія. Останні призводять до фактичного стирання меж між нейропсихологією та психофізіологією.

Також треба наголосити на відносинах фізіології вищої нервової діяльності (ВНД) та психофізіології. **ВНД** – поняття введене в науку І.П.Павловим, протягом багатьох років ототожнювалося з поняттям “психічна діяльність”. Таким чином фізіологія ВНД являла собою науку про психічну діяльність, тобто психофізіологію. Фізіологія ВНД має гарно описану методологію і широкий асортимент експериментальних прийомів вивчення фізіологічних основ поведінки людини. У 1950 р. відбулася "Павловська сесія", де наголошувалося про відродження Павловського вчення і нещадно критикувалися вчені, які відійшли від нього, в тому числі і Анохін П.К. у подальшому відбувається насильницьке введення у психологію Павловського вчення, що, за твердженням А.В.Петровського, привело до тенденції ліквідації психології і заміни її на Павловські фізіологію ВНД. Стан справ змінився лише з 1962р., коли відбулася Всесоюзна рада з філософських питань фізіології ВНД і психології. У зв'язку з інтенсивним розвитком техніки, появою нових методів експериментальних досліджень (ЕЕГ, вживлення електродів), що лежать в основі психічних процесів і поведінки, розвиток кібернетики і т.д., це потребувало переосмислення традиційних положень фізіології ВНД. Відбулися зміни і в закордонній психофізіології, яка до цього часу займалася дослідженням фізіологічних процесів і функцій людини при різних психічних станах (Хессет, 1981). У 1982р. в Канаді відбувся I Міжнародний психофізіологічний конгрес, на якому була створена Міжнародна психофізіологічна асоціація і затверджений Міжнародний журнал психофізіології. До інтенсивного розвитку психофізіології привело і оголошення останнього десятиріччя ХХ ст. "Десятиріччям мозку" - інтеграція усіх аспектів знань про мозок і принципи його роботи. У 1993 р при Інституті ВНД і НФ РАН був створений Міжнародний дослідницький центр нейробіології свідомого "Світла пляма".

Б.І. Кочубей (1990 р.) виділяє 3 нові характеристики сучасної психофізіології: активізм, селективізм і інформатизм. Активізм включає явища про людину як істоту, що не пасивно реагує на зовнішні впливи, а є активною особистістю, що керується внутрішніми цілями, і здатна до вільної саморегуляції. Селективізм – тонке диференціювання в аналізі фізіологічних процесів і явищ, що дозволяє поставити їх в один ряд поряд з психічними процесами. Інформатизм відбиває переорієнтацію фізіології з вивчення енергетичного обміну з середовищем на обмін інформацією.

Таким чином, сучасна психофізіологія як наука про фізіологічні основи психічної діяльності і поведінки, являє собою область знань, яка об'єднує :

- фізіологічну психологію;
- фізіологію вищої нервової діяльності;
- “нормальну” нейропсихологію;
- системну психофізіологію.

2.

Психофізіологія включає 3 відносно самостійні частини: загальну, вікову і диференційну. Кожна з них має власний предмет вивчення, задачі і методи.

Предмет *загальної психофізіології* – фізіологічні основи психічної діяльності і поведінки людини. Вона вивчає фізіологічні основи пізнавальних процесів, емоційно – потребової сфери людини і функціональних станів.

Предмет *вікової психофізіології* – онтогенетичні зміни фізіологічних основ психічної діяльності людини.

Диференційна психофізіологія вивчає природно – наукові основи і передумови індивідуальних особливостей в психіці і поведінці людини.

Основні напрямки теоретичної психофізіології:

- психофізіологічні механізми кодування і декодування інформації (розглядається структура рефлекторної дуги, будова нейрону, командні нейрони, мотонейрони, м'язові одиниці, ланцюг рухів, векторне кодування вегетативних реакцій, системний підхід у психофізіології, поведінка, функціональна система, мотивація, пам'ять, програмування дії, взаємодія когнітивних систем у ціленаправленій поведінці, координація рухів рук і голови, роль тім'яної зони кори головного мозку у ціленаправленій поведінці).
- психофізіологія відчуттів і сприйняття (вивчає нервові процеси в аналізаторах, починаючи з рецепторів і закінчуючи кірковими відділами, специфічний апарат кольорового

зору, рецептори і провідникові шляхи тактильної і больової чутливості, складні форми сприйняття, гностичні одиниці, нейрони, що вибірково реагують на зображення обличчя, його емоційні вирази, на жести, формування гностичних одиниць, роль сигналу новизни у формуванні гностичних одиниць).

- психофізіологія уваги
(досліджує нейрофізіологічні кореляти уваги, зміни шкірно – гальванічних реакцій; орієнтовний рефлекс як основу мимовільної уваги, його електроенцефалографічні, вегетативні і моторні компоненти; нервову модель стимулу, нейрони “новизни” і “ототожнення” в гіпокампі, звикання; умовний орієнтовний рефлекс і свідома увага, роль специфічних і неспецифічних нейронів таламуса в активації кори).
- психофізіологія пам’яті і навчання
(вивчає короткочасну і тривалу пам’ять, форми короткочасної пам’яті - процедурна і образна, форми процедурної пам’яті – умовний рефлекс і навички, згасання умовного рефлексу, роль гіпокампу у формуванні асоціацій, гіпокампу, як системи, що розділяє нові і звичні стимули, детектори новизни і тотожності; емоційну пам’ять, функцію лобових відділів кори у емоційних реакціях, мигдалину і її роль, біохімічні основи тривалої і короткочасної емоційної пам’яті, умовний рефлекс страху і мигдалина; оперативну пам’ять, активну пам’ять; синаптичні механізми навчання, вікову функціональну активність геному при навчанні).
- психофізіологія рухів і керування вегетативними реакціями
(розглядає програмовані рухи, центральні моторні програми, командні нейрони, пропріорецепції, ініціацію рухового акту, моторну і префронтальну та премоторну зони кори, базальні ядра, роль мозочку у ціленаправленій поведінці людини).
- психофізіологія волі
- психофізіологія мислення і мови
(вивчає функціональну роль різних областей мозку і їх взаємозв’язків у здійсненні мовних процесів, взаємодію першої і другої сигнальних систем, активацію одиниць тривалої пам’яті, розвиток мови, сприйняття мовних сигналів, генерацію звуків мови, артикуляцію, жести, письмові знаки, функціональну асиметрію мозку і особливості розумової діяльності, механізми творчої діяльності, статеві відмінності і інтелектуальні функції, вербальний і невербальний інтелект).
- психофізіологія емоцій

(досліджує нейрогуморальні механізми виникнення емоційних станів, центри задоволення і незадоволення, що розміщені у підкоркових областях мозку, гормональний вплив на емоційний стан людини, потребово – інформаційні фактори виникнення емоцій, прояв емоцій у людини і тварин, експресія обличчя, пластику, голос як засіб невербального емоційного спілкування, індивідуальну різницю і емоції, статеву різницю емоцій, центри позитивних і негативних емоцій, лімбічну систему, роль мигдалини, гіпоталамуса в емоційних реакціях).

- психофізіологія функціональних станів, стресу і сну
- психофізіологія тривоги, агресивності, депресії
- диференційна психофізіологія (вивчає залежність індивідуальних особливостей психіки і поведінки від індивідуальних відмінностей у діяльності мозку).
- системна психофізіологія
- психофізіологія свідомості і її змінених станів

Прикладні області психофізіології: клінічна психофізіологія, педагогічна психофізіологія, соціальна психофізіологія, ергономічна психофізіологія, екологічна психофізіологія, онтогенетична психофізіологія, психофізіологія діагностики і компенсації когнітивних порушень, психофізіологія алкоголізму і наркоманії.

3.

Методи психофізіологічних досліджень, що найбільш часто використовуються:

1) реєстрація імпульсної активності нервових клітин. Показником активності нейронів є потенціали дії – електричні імпульси тривалістю декілька мілісекунд; реєструється у вільній поведінці у тварин (рідко у людей у нейрохірургії) і співставляється з активністю різних поведінкових показників; мікроелектроди через отвори у черепі тварин вводять максимально наближено до нейрону і реєструють його фонову активність не пошкоджуючи його мембрану у стані спокою чи на різних етапах поведінки; викликані потенціали і потенціали пов'язані з подією.

2) електроенцефалографія (ЕЕГ) – реєстрація коливань електричних потенціалів мозку з поверхні черепа. Відбиваються лише низькочастотні біоелектричні процеси тривалістю від 10мс до 10хв; електроди накладаються на поверхню голови. Реєструється різниця між двома активними електродами, застосовується у клініці для локалізації патологічного вогнища. Монополярна реєстрація – різниця потенціалів між різними точками на поверхні голови по відношенню до індіферентної точки, де електричні процеси мінімальні і їх можна

- прийняти за нуль (мочка вуха, відросток скроневої кістки).
- 3) магнітоенцефалографія (МЕГ) – реєстрація магнітних полів, що створюються синхронною активністю великої кількості нервових клітин, що супроводжуються слабкими електричними токами. Реєструють спеціальними датчиками. Якщо ЕЕГ – реєстрація токів з поверхонь звивин, то МЕГ – з поверхонь борозен, а площа тих і тих приблизно рівна, отже і значення МЕГ пропорційно рівне ЕЕГ.
- 4) комп'ютерне картування мозку: рентгенівська комп'ютерна томографія, структурна магнітно – резонансна томографія (МРТ), позитронно – емісійна томографія (ПЕТ), функціональна магнітно – резонансна томографія (ФМРТ). Дозволяють візуалізувати функціонування мозку, шляхом побудови за допомогою комп'ютера “картин” мозку на основі даних про метаболічну активність його структур. ПЕТ – в кров'яне русло вводять ізотоп, які стикаються з електроном і знешкоджують один одного, на їх місці виникають 2 протона, що розлітаються на 180° і фіксуються детекторами, від них інформація фіксується комп'ютером і створюється плоский зріз мозку на зареєстрованому рівні і визначається метаболічна активність.
- 5) інтеграція даних ЕЕГ і МЕГ з структурною і функціональною МРТ.
- 6) ядерна магнітна резонансна інтроскопія – зображення тканин чи органу людини за допомогою ядерного магнітного резонансу. Людину розміщують у циліндричній трубці з постійним магнітним полем, яке в 30 разів перевищує земне і реєструють густоту хімічно еквівалентних ядер, розподіл швидкості потоку рідини (крові), біохімічні процеси обміну речовин. Виявлення структур, що залучені до забезпечення діяльності і психічних процесів.
- 7) електроокулограма (ЕОГ) – реєстрація руху очей. Є 3 види рухів: тремор - малі, часті коливання, дрейф - повільні. Плавне переміщення і мікросаккади - швидкі рухи тривалістю 10-20мс, що направлені на збереження місцезонашування очей в орбіті. ЕОГ виключає контакт з очним яблуком, проводиться при різному освітленні, зберігаючи тим самим природні умови зорової активності. Рухи очей викликають зміни в ЕЕГ тому реєстрація ЕЕГ без ЕОГ в психофізіологічних експериментах є недопустимою помилкою.
- 8) електроміографія – реєстрація сумарних коливань потенціалів, що виникають як компонент процесу збудження в області нервово - м'язових з'єднань і м'язових волокон при надходженні до них імпульсів від мотонейронів спинного мозку чи довгастого мозку. У стані спокою скелетна мускулатура завжди є в стані легкого тонічного напруження, що проявляється на ЕМГ у вигляді низько амплітудних коливань; при готовності до руху без його підкріплення (мислення),

тонічна ЕМГ зростає за амплітудою і частотою; наприклад читання “про себе” викликає збільшення ЕМГ активності нижньої губи, при уявному письмі у правців посилюється активність поверхневих згиначів правої руки.

9) електрична активність шкіри пов’язана з активністю потовиділення. З ЦНС до потових залоз поступають впливи з кори великих півкуль і з глибинних структур мозку – гіпоталамусу і ретикулярної формації; у людини 2-3 млн. потових залоз, при цьому на підошві і долонях їх у декілька раз більше чим на інших ділянках тіл. Головна функція – підтримка постійної температури тіла, активуються при сильних емоційних переживаннях, стресі і різних формах активної діяльності.

10) ресстрація вегетативних показників: активності шлунка, кров’яний тиск, зміна тонуус судин голови і кінцівок, ресстрація дихання і електрокардіографія.

11) побудова перцептивних, мнемічних і семантичних просторів за суб’єктивними реакціями і фізіологічними показниками.

4.

Уявимо, що мозок живої людини має вигляд невеличкого овального тіла з нерівною поверхнею, що складається з желеподібної речовини, вагою 1500г. Яким чином це тіло продукує відчуття, керує тонкими рухами художників? Яким чином процеси, що в ньому виникають пов’язані з культурою, релігією, поезією, прозою, добротою і ненавистю? Яким способом ця сірувата – біла субстанція постійно накопичує ідеї і знання, наказує тілу здійснювати дії різної складності від простих до віртуозних рухів гімнастів чи хірургічних? В цих питаннях знаходиться суть проблеми співвідношення мозку і психіки, психічного і фізіологічного.

В європейській традиції терміни "душа" і "тіло" вперше з наукових позицій розглянув філософ і лікар Рене Декарт, у XVII в. Тіло — це автомат, що діє за законами механіки, і лише при наявності зовнішніх стимулів. Саме Декарт надав ідею рефлексу як машиноподібного відповідного поведінкового акту. Душа — особлива сутність (субстанція), що складається з явищ свідомості — "роздумів". Саме вони є найбільш доступним об’єктом самоспостереження. Звідси знамените твердження: "Я думаю, отже, я існую". Отже, Р.Декарт розглядав душу і тіло як 2 самостійні, незалежні субстанції. Душа здатна впливати на діяльність тіла, а тіло доповідає душі про події зовнішнього світу. Р.Декарт пояснив це тим, що у мозку людини є спеціальний орган – шишкоподібна залоза – посередник між душею і тілом. Впливи зовнішнього світу передаються нервовою системою,

потім "дехто" (гомункулус) розкодує інформацію, що знаходиться у нервовій діяльності. Отже, розділивши тіло і душу, Р.Декарт вперше поставив проблему їх співвідношення, і дав перший варіант її рішення - психофізіологічний паралелізм. Вчення Р.Декарта (дуалізм – наявність 2х протилежних начал – матеріального і духовного) притримувався і Лейбніц. Згідно його уяві душа і тіло діють незалежно, внаслідок внутрішньої будови, проте діють погоджено і гармонійно. Ярошевский (1996) підкреслює, Декарт, Лейбніц і інші філософи аналізували в основному психологічну проблему – знайти місце психічному - свідомості, мисленню у загальній картині світу.

Психофізіологічна проблема - основний зміст предмету психофізіології: вирішення питання співвідношення між психічними і нервовими процесами у конкретному організмі (тілі). Перше рішення цієї проблеми є психофізіологічний паралелізм – протиставлення незалежно існуючих психіки і мозку (души і тіла) - незалежні явища, не пов'язані між собою причино – наслідковими відношеннями.

В той же час поряд з паралелізмом сформувалися ще 2 підходи до вирішення проблеми:

- психофізіологічна ідентичність - психічне втрачає свою суть і повністю отождоюється з фізіологічним: "Мозок випрацьовує думку, як печінка жовч";
- психофізіологічна взаємодія - психічне і фізіологічне мають різні сутності, вони дещо взаємодіють і взаємно впливають один на одне.

І.М. Сеченов обґрунтував можливість розповсюдження рефлексу, як принципу організації поведінки на всю роботу головного мозку. Стверджував, що психічні акти також закономірні і детерміновані як і нервові. Ввів уявлення про ієрархію рефлексів (елементарні, а поряд і складні, при яких відбувається актуалізація попереднього досвіду). Ідея, за І.М. Сеченовим — це психічний рефлекс з затриманим кінцем, що розвивається по внутрішньому ланцюзі асоціативних рефлексів, емоція - психічний рефлекс з посиленням кінцем. Ввів уявлення про психічний елемент – інтегральна частина рефлекторного процесу, що здійснює пристосування до середовища. І.М. Сеченов туго пов'язав поняття психічного з рефлексом, пояснив неможливість відриву психічного від рефлекторної діяльності. У подальшому І.П. Павловим формується нова система знань про відношення організму і середовища.

У ХХ ст. психофізіологічний дуалізм не є пережитком давнини, його підтримують Шерінгтон, Едріан, Пенфілд, Екклс. При вивченні нервової діяльності не треба приймати до уваги психічні явища; мозок

– механізм, діяльність окремих частин якого паралельна різним формам психічної діяльності. Ціль дослідження – виявлення закономірностей протікання психічних і фізіологічних процесів.

Проте, за даними сучасної науки, між психікою і мозком є тісний взаємозв'язок: впливаючи на мозок - зомбування, можна змінити чи стерти особистість, знищити самосвідомість (хімічно – речовинами, наркотиками, анатомічно чи електрично – електроди вживити, викликаючи різні стани, галюцинації і емоції). Це доводить пряме підкорення психіки зовнішнім хіміко – фізичним впливам, психологічні стани людини пов'язані з наявністю чи відсутністю тих чи інших речовин в мозку. Проте, все, що глибоко торкається психіки, відбивається на мозку і організмі в цілому. Так депресія чи горе може призвести до психосоматичних – тілесних хвороб; гіпноз – як викликати, так і вилікувати соматичні розлади; магія – наслідки; йога; релігійні чудеса – видужання. Отже, взаємозв'язок мозку і психіки не можна пояснити лише фізіологічним паралелізмом, відношення психіки до мозку не є відношеннями продукту і виробника, бо продукт (психіка) часто і ефективно впливає на свого виробника – мозок. Тобто, між ними є діалектичний причинно – наслідковий зв'язок, що повністю не отримав пояснення. Так, Еклліс і Барт вважають, що мозок не продукує дух, а знаходить його, інформація, що отримується органами чуття, перетворюється у хімічні субстанції, зміни стану нейронів, що накопичують чуттєві відчуття. Так відбувається взаємодія зовнішньої матеріальної реальності з духовним субстратом мозку. А якими рецепторами сприймається “дух”, що є “носіями” духу поза мозком і т.д.?

Сучасні вітчизняні рішення психофізіологічної проблеми:

1. Психічне відповідне не любій фізіологічній діяльності, а лише процесам вищої нервової діяльності (ВНД). Тут психічне виступає як особлива сторона, властивість фізіологічних процесів мозку чи процесів ВНД.
2. Психічне – це особливий вид нервових процесів, що має властивості, які відсутні у інших процесів нервової системи, у тому числі процесів ВНД. Вони відбивають об'єктивну реальність і мають внутрішні образи і їх переживання.
3. Психічне зумовлене фізіологічною діяльністю мозку (ВНД), проте не тотожне їй.

Жодний з підходів до вирішення проблеми не має загального визнання, і робота у цьому плані продовжується.

У 50-і рр. ХХ ст. відбувається розповсюдження системного підходу, що пояснює наукове мислення. Підхід вимагав вивчати явища

в залежності від внутрішнього пов'язаного цілого, які вони утворюють, і таким чином накопичуючи нові властивості, що властиві цілому (Ярошевський, 1996). Проникнення системного підходу у фізіологію ВНД і психологію радикально змінило логіку наукових досліджень. В першу чергу, це відбилося на вивченні фізіологічних основ поведінки.

Контрольні запитання та завдання

1. Пригадайте, риси відмінності та схожості психологічної фізіології і психофізіології.
2. Назвіть, коли і ким вперше був використаний термін “психофізіологія”.
3. Перерахуйте українських вчених і їх вагомні внески у розвиток сучасної психофізіології.
4. Укажіть, які витoki має психофізіологія, як наука.
5. Опишіть основні напрямки сучасної теоретичної психофізіології.
6. Самостійно складіть таблицю „Методи психофізіологічних досліджень ” та схему “Взаємозв'язок психофізіології з іншими науками ”.

Лекція №2.

Тема:”Загальні закономірності психофізіології. Організм і його фізіологічні функції”.

План:

1. Основні психофізіологічні поняття.
2. Функціональна організація організму
 - А) загальні властивості організму;
 - Б) принципи регуляції фізіологічних функцій.
3. Функціональні системи – унікальна організація живих організмів (поняття, основні принципи організації).

1.

Предметом вивчення психофізіології є функції живого організму і його частин, тому, перед усім треба зупинитися на поняттях “організм” і “функція”.

Жива матерія в природі існує у вигляді більш – менш складних одиниць – організмів. Організм – це самостійно існуюча одиниця світу, що являє собою саморегулюючу систему, що реагує як єдине ціле на різні зміни зовнішнього середовища. Організм може існувати лише при постійній взаємодії з навколишнім і внутрішнім середовищами і само відтворення протягом усього життя; сприймати

всі зміни у навколишньому середовищі і відповідати на них реакціями. Для організму є характерним окрема організація його структури.

Діяльність організму або окремої його частини носить назву фізіологічної функції. Це прояв життєдіяльності, який має пристосувальне значення (на даний момент існування).

Організм має складну будову і виконує складні функції.

Структурна організація організму: клітина → тканина → орган → організм. Для виконання будь – якої функції необхідне об'єднання певної кількості структурних утворень.

Функціональна організація організму: функціональна одиниця → фізіологічна система органів → функціональна система.

Функціональна одиниця – група клітин, об'єднаних для виконання певних функцій. Може мати складну будову (нефрон у нирках), вони працюють по черзі – надає можливість у широких межах змінювати інтенсивність діяльності органу і працювати довго без втоми.

Фізіологічна система органів – об'єднання органів для виконання певної функції. Виділяють такі фізіологічні системи: крові, кровообігу, травлення, виділення, нервову, залоз, що не мають протоків, статева, органів руху. Їх діяльність тісно погоджена, разом вони складають більш високий ступінь функціональної організації – функціональну систему (П.К. Анохін).

Функціональна система – це тимчасове об'єднання окремих органів чи фізіологічних систем для одержання корисного для організму результату. Як тільки досягається необхідний результат і біологічна потреба організму задовольняється, функціональна система розпадається. При виникненні нової біологічної потреби вона утворюється знову. Наприклад, під час інтенсивної праці, м'язи отримують необхідну кількість кисню завдяки газотранспортній функціональній системі, що включає системи крові, кровообігу і дихання. Діяльність кожної з них залежить від функціонального стану всіх систем; вади однієї будуть компенсуватись напруженою діяльністю інших.

Фізіологічна функція тісно пов'язана з зміною структури клітини. Ці зміни структури є зворотними, швидко відновлюються, лише в окремих випадках вони є незворотними. Так, є 2 типи секреції, тобто виділення клітиною різних речовин: при першому цілісність клітини зберігається, при іншому – руйнується частина чи вся клітина.

2 А.

Кожна структурна одиниця організму виконує безліч специфічних для неї життєво необхідних функцій. Сукупність цих функцій формує **загальні властивості організму** (схема 1).

Схема 1. Загальні властивості живого



1) Основною функцією живого організму є **обмін речовин і енергії** – сукупність перетворень речовин і енергії у живих системах, а також обмін речовинами та енергією між живою системою і навколишнім середовищем, що є головною умовою і ознакою життя (відрізняє живе від не живого). Суть обміну речовин – надходження з зовнішнього середовища різних речовин, засвоєння їх, використанні організмом і виділенні продуктів розпаду. Складається він з 2х пов’язаних між собою процесів: асиміляції і дисиміляції. Засвоєння клітинами речовин, що надходять ззовні і стають складовою частиною їх структур, називають асиміляцією (синтез), тоді як розщеплення складних органічних сполук на прості – дисиміляцією. Внаслідок дисиміляції звільняється енергія, яка використовується клітинами для власних потреб.

Коли йдеться про обмін якихось конкретних речовин, то використовується термін **метаболізм** (перетворення). Він складається з анаболізму (утворення) і катаболізму (руйнування певних молекул). Існують поняття: **пластичний обмін** – утворення речовин специфічних для клітин із продуктів, які надходять з навколишнього середовища;

енергетичний обмін – звільнення енергії внаслідок розпаду органічних речовин.

2) Всім живим організмам властива **подразливість** – можливість відповідати на впливи зовнішнього середовища чи порушення їх стану зміною власної структури, шляхом переходу із стану фізіологічного спокою у стан активної діяльності, що пов'язане з обміном речовин і енергії. Зміни структури і функцій організму і його клітин у відповідь на різні впливи називають **біологічними реакціями** (включають всі види відповідної діяльності організму, його органів і клітин на різні впливи), фактори, що їх викликають – **подразниками = стимулами**. Виділяють 3 типи подразників: **фізичні** – температурні, механічні (укол, удар, тиск, рух у просторі, прискорення і т.д.), електричні, світлові, звукові; **фізико – хімічні** – зміни осмотичного тиску, активної реакції середовища і ін.; **хімічні** – речовини (їжа, лікарські препарати, отрути, речовини, що в організмі утворюють гормони і т.д.), що викликають зміни обміну речовин і структури клітин.

Отже, подразнення – місцева реакція на зміни, що виникли під дією подразника; збудження – реакція всієї клітини на дію подразника.

На клітинному рівні збудливість проявляється у формі тропізмів (однобічний рух цитоплазми клітини чи всієї клітини у бік подразнення) і таксисів (рух всього тіла чи рефлекторної рухової реакції); на рівні організму – у формі рухових рефлексів; доцільності поведінки – інстинктів і розумової поведінки.

3) **Саморегуляція** – здатність організму автоматично підтримувати свій хімічний склад, цілісність структур і функції на всіх рівнях організації організму. На клітинному рівні регулюється ступінь перетворення макромолекул, органел, включення процесів відновлення. Саморегуляція пов'язує різні за механізмами і напрямками процеси катаболізму і анаболізму. Так утворення білків контролюється ферментами, тому регулюючи синтез певних ферментів ми контролюємо кількість відповідних білків за допомогою ланцюга ДНК → РНК → білок. Коли білок потрібен цей ланцюг запускається, коли досить – його робота припиняється. На рівні фізіологічних систем органів і цілісного організму – підтримка хімічної сталості тканин, їх структури і функцій здійснюється нервовими і гуморальними механізмами регуляції. Прямий вплив на механізм, що запускає реакцію і зворотній – на механізм, що пригнічує чи зупиняє її.

4) **Саморепродукція** – здатність до самовідновлення чи розмноження. На рівні організму цей процес має перервний характер (дорослий організм народжує молодий -продовження життя виду як одиниці біосистеми), а в самому організмі має безпервний характер

(на молекулярному і клітинних рівнях безперервно). Органічні молекули організму безперервно утворюються і руйнуються, так, білки печінки існують декілька хвилин, клітини крові – 30 хв., клітини травного каналу – близько доби. Швидко відновлення зруйнованих структур – фізіологічна регенерація (відновлення, відродження).

5) Спадковість і мінливість: генетичний апарат клітини спрямовує утворення всіх її структур, отже і всі її фізіологічні функції. Виходячи з цього будь – яка фізіологічна функція – це функціональна реалізація генетичного коду клітини, генофонду організму.

6) Клітина може існувати лише коли середовище, що її обмежує (міжклітинна речовина) відносно постійна- мати певну концентрацію солей, певну температуру, кількість водню і т.д. Для організму кров і міжклітинна речовина це внутрішнє середовище. Поняття про сталість хімічного складу і фізико – хімічних властивостей внутрішнього середовища дістало назву **гомеостазу** (однаковий стан). В організмі не має жодного явища, параметри якого були б сталими, але можливе у дуже вузьких межах коливання гомеостазу.

2 Б.

Організм складається з окремих функціональних структур – клітин, які мають взаємоузгоджену діяльність, що досягається завдяки механізмам регуляції фізіологічних функцій. Це клітинний механізм регуляції; гуморальна - хімічна регуляція і нервова регуляція.

1) Клітинний механізм регуляції. Постійний обмін речовин в клітині і фізіологічні функції носять пристосувальний характер, пристосування здійснюються клітинними механізмами регуляції життєдіяльності: сприймають усі зміни зовнішнього середовища, дають їм оцінку, тобто переводять подразнення у інформацію, перекладають інформацію на “мову” обміну речовин. Так, сприйняття змін навколишнього середовища (рідинного для клітин) здійснюється мембранними рецепторами білкової природи. Вони з’єднуються з молекулою хімічної речовини навкол. середовища, якщо вона за своєю формою буде відповідати формі активного центру білка – рецептора (ключ – замок; рука – печатка). Хімічна речовина у міжклітинній рідині несе певну інформацію клітині, тому її назвали інформом. Як тільки інформ з’єднується з білком – рецептором і утворюється комплекс білок – ін форм, він вже має сигнальне значення для клітини (подразнення інформону стає інформацією). Хімічні речовини, які є у міжклітинній речовині, впливають на клітину тільки тоді, коли на її цитоплазматичній мембрані є відповідний білок – рецептор; якщо його не має, то на таку хімічну речовину клітина не реагує. Внаслідок появи інформації у цитоплазматичній мембрані у клітині відбувається зміна

активності вже існуючих ферментів, а при відсутності – створення їх заново. Саме зміни активності ферментів чи навіть їх складу змінюють обмін речовин і функції клітин. Отже, у клітині, після того як вона одержала інформацію, відбуваються 3 взаємопов'язані процеси: 1) виконання специфічної функції; 2) пластичне і 3) енергетичне забезпечення цієї функції.

Пластичне забезпечення функцій клітини – самовідновлення структур і ферментів клітин, які постійно руйнуються внаслідок катаболічних процесів (будь – яка активність) і мимовільно. Основна роль належить безперервному біологічному синтезу, який керується генетичним апаратом клітини: ДНК – РНК – білок. **Енергетичне забезпечення функцій клітини.** Інформація в клітині → активація ферментних систем → розщеплення сполук → звільнення енергії → підтримка збудження, біосинтез нових структур. Клітина може використовувати енергію тільки у певній (найменшій) порції - квантову. Таким квантом енергії для клітини є молекула АТФ (головне джерело енергії для клітини). АТФ – нуклеотид, у якому азотиста основа -аденін і пентоза - рибоза з'єднані з 3а залишками фосфорної кислоти. Відщеплення 2х з них під впливом ферментів – виділення енергії. Запаси АТФ у клітині незначні, але вони постійно поповнюються завдяки фосфорилуванню (безперервний ре синтез з АДФ і АМФ).

2) Гуморальна регуляція. Хімічні речовини, що утворюються в клітинах, надходять у судинне русло і з кров'ю розносяться до клітин різних органів і тканин (функція інформонів), що здійснюють гуморальну - рідинну регуляцію (волога). Їм притаманна висока біологічна активність і вони в дуже малих концентраціях здатні викликати значні зміни функцій окремих органів і організму в цілому. Гуморальна регуляція, на відміну від нервової, не має певного адресата. Хімічна речовина, що надійшла у кров, діє водночас на всі клітини організму, але чутливими до неї будуть тільки ті, в яких є відповідний рецептор. Крім того, гуморальна регуляція характеризується повільністю і тривалістю впливу.

3) Нервова регуляція має в своїй основі принцип рефлексу. Рефлекс – це виникнення змін у функціональній активності органів, тканин чи організму або повне її припинення, що здійснюється за участю ЦНС у відповідь на подразнення рецепторів організму.

Шлях, який проходить збудження називають рефлекторною дугою, що складається з рецептора, чутливого (аферентного) доцентрового нервового шляху, нервового центру, виконавчого (робочого) органу чи ефектору. Рецептори сприймають подразнення. Знаходяться в органах

чуттів, у шкірі, внутрішніх органах. Під впливом подразнень у рецепторах виникає збудження – нервовий імпульс. Здійснюють рефлекс і організують певну фізіологічну функцію нервові центри – кілька груп нервових клітин. Нервова регуляція – це складна взаємодія безумовних і умовних рефлексів. Рефлекси І.П.Павлов розділив на 2 групи: безумовні (природжені, спадкові) і умовні (набуті протягом життя внаслідок утворення тимчасових зв'язків у вищих відділах ЦНС, мають сигнальне значення – це запобіжна діяльність, яка прогнозує хід наступних подій.

Нервові структури швидко сприймають найменші зміни фізико – хімічного стану зовнішнього і внутрішнього середовища і відповідно реагують на них за допомогою хімічних факторів регуляції. Клітини, що виробляють хімічні речовини, в такому процесі діють як ефектори

Пристосування до факторів навколишнього середовища включає 3 принципи різних, але пов'язаних між собою механізмів: 1) виникнення і розповсюдження нервового імпульсу; 2) хімічні фактори регуляції; 3) відчуття і свідомість, між якими існують причинно - наслідкові зв'язки. Саме доцільна поведінка, яка спрямовується свідомістю, є найбільш ефективною формою пристосування. Отже, **свідомість** – форма відображення дійсності, що є однією з форм діяльності вищих відділів ЦНС і формується на основі відчуттів. **Відчуття** – це відображення властивостей явищ і предметів об'єктивного світу; виникає внаслідок безперервного впливу подразника на рецептори і формується у нервових центрах різних відділів головного мозку.

3.

Розвиток системного підходу пов'язаний з працями канадського вченого Берталанфі. Системи – це сукупність окремих елементів та їх упорядкованість. Сам Берталанфі та його послідовники не визначили системоутворюючого фактору.

Відкриття системних закономірностей у діяльності живих організмів належить П.К. Анохіну. Системи живих організмів не просто упорядковують елементи, що входять до їх складу, але й об'єднують ці елементи для здійснення функцій організму. Такі системи отримали назву функціональних.

Анохін вперше вказав на системоутворюючий фактор у функціональних системах.

Системоутворюючим фактором є корисний пристосувальний результат для системи та організму в цілому. Такими корисними результатами, що формують різні функціональні системи, є:

1. Метаболічні результати – проміжні та кінцеві продукти ланцюгів хімічних реакцій у їхній взаємодії. Прикладом можуть слугувати дві метаболічні реакції: гальмування метаболічного процесу продуктом реакції та активація метаболічного процесу.

2. Гомеостатичні показники – провідні показники крові, лімфи та між тканинної рідини. Всі показники складають гомеостаз (Кеннон) – рівень поживних речовин, гормонів, газів, осмотичний тиск, рН, кров'яний тиск тощо.

3. Результати поведінкової діяльності тварин і людини, що задовольняють їх провідні метаболічні та біологічні потреби.

4. Результати соціальної діяльності людини.

Архітектоніка функціональних систем.

Будь-яка ФС включає наступні вузлові механізми:

1. корисний результат, як системоутворюючий ведучий фактор;
2. рецептори результату;
3. зворотня афферентація, яка йде від рецепторів у центральні утворення ФС.
4. центральна архітектура – вибіркова сукупність нервових елементів різних рівнів;
5. виконавчі соматичні, вегетативні та ендокринні компоненти, що включають цілеспрямовану поведінку.

Контрольні запитання та завдання

1. Пригадайте, риси відмінності між функціональними одиницями, системами та фізіологічними системами.
2. Назвіть загальні властивості організму.
3. Опишіть клітинний механізм регуляції функцій.
4. Розкрийте взаємозв'язок між гуморальною та нервовою регуляціями функцій.
5. Опишіть архітектоніку функціональної системи за П.К. Анохіним.
6. Самостійно згадайте обмін білків, жирів, вуглеводів; ДНК і РНК.
7. Самостійно дайте визначення та наведіть приклади таксисів, тропізмів, рефлексів і інстинктів.
8. Опишіть структуру корисного пристосувального результату.

Лекція №3.

Тема: "Фізіологія збудження".

План:

1. Подразливість і збудливість.
2. Мембранний потенціал. Потенціал спокою.

3. Потенціал дії.
4. Зміни збудливості клітин в процесі розвитку хвилі збудження.
5. Механізм розповсюдження збудження.

1.

Організм може знаходитися у стані спокою чи у діяльному стані, що називається збудженням. Із стану фізіологічного спокою клітина виходить внаслідок дії на неї певної зовнішньої сили, тобто подразнення. Тому треба виділити такі поняття як: подразливість, збудливість, подразник, подразнення і збудження.

Подразливість – здатність клітин переходити із стану фізіологічного спокою у діяльний стан - активність (основна ознака активності – збільшення інтенсивності обміну) у відповідь на дію будь – якої сили (подразник); процес дії цієї сили – **подразнення**, відповідь на нього – біологічна реакція.

Збудження – активний фізіологічний процес, яким нервові клітини відповідають на зовнішню дію подразника і розповсюдження уздовж мембрани по всій клітині (міокард); здатність клітини до збудження – **збудливість** (характеризується не тільки змінами обміну речовин, а і біоелектричними явищами).

Збудження лежить, наприклад, в основі скорочення м'язів, передачі нервового імпульсу. Клітини епітеліальної і сполучної тканини здатні тільки до місцевих відповідних біологічних реакцій, а нервові, м'язові і частково залозиста – до збудження (відповідна реакція настає швидко і яскраво), тому вони є збудливими.

Подразливість і збудливість забезпечують реагування клітин на зміни навколишнього середовища і пристосування до них (генерація сигналу).

Подразники – фактори, які діють на біологічний об'єкт (клітину, тканину, орган) поділяють за 2а ознаками:

- силою дії – **підпорогові** (мала сила, не викликає збудження), **порогові** (найменша сила подразника, яка викликає збудження - порогова сила), **надпорогові** (сила подразнення вища за порогову). Чим більша сила подразника, тим більша величина збудження. Найменша сила подразника, при якій спостерігається найбільша біологічна реакція – це оптимальна сила. При надто великій силі подразнення реакція може зменшуватися – це песимальна (найгірша) сила подразника.

- видом сили подразників: адекватні (рецепторний апарат клітини в процесі еволюції пристосувався до них шляхом підвищення збудливості – поріг збудження у них надзвичайно низький – світло в 1-2 фотони викликає збудження рецепторної клітини ока) і неадекватні

(викликають подразнення тільки тоді, коли з'являються пошкодження у біологічній системі, бо не відповідають біологічним особливостям тканини).

Електричні зміни, або електричні імпульси, є однією з найбільш характерних ознак збудження. В результаті виникнення таких електричних змін наприклад в нервових клітинах виникають нервові імпульси. Здатність клітин сприймати подразнення і переходити з стану спокою в стан збудження зумовлюється будовою і властивостями клітинної мембрани, різницею електричних потенціалів між зовнішньою і внутрішньою поверхнями цитоплазматичної мембрани. Подразнення – порушення рівноваги електричного потенціалу на мембрані.

2.

1) Структура і властивості клітинної мембрани.

Внутрішній і зовнішній (міжклітинна рідина) розчин нервової клітини - нейрону складається з позитивно і негативно заряджених іонів. Зовнішній розчин являє собою розчин хлористого натрію повареної солі.

Всередині клітини також є іони натрію і хлору, але у меншій концентрації. Всі клітини оточені осмотично-активною мембраною, яка являє собою ліпідно – білковий комплекс доволі складної структури: центральний бімолекулярний шар ліпідів розташований між 2а шарами білків (рис. 1). Ліпідний шар не є суцільним, в окремих місцях його наскрізь пронизують білки, утворюючи трансмембранні пори – канали (іонні насоси), що вибірково пропускають одні іони в клітину і затримують інші вибіркова проникність. Але під дією деяких факторів тимчасово мембрана може змінювати характер проникності, тобто тимчасово стає проникною для тих іонів, які звичайно через неї не проходять.

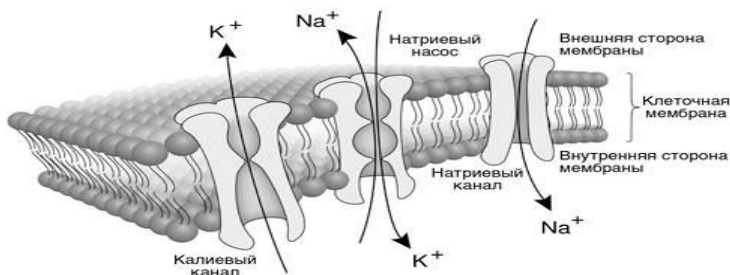


Рис.1. Будова клітинної мембрани

Внутрішня сторона мембрани нервової або м'язової клітин в стані спокою має негативний заряд (багато іонів калію та органічних речовин) по відношенню до зовнішньої поверхні клітини, а зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно відносно внутрішньої (багато іонів натрію і хлору). Ця різниця потенціалів між зовнішньою і внутрішньою поверхнями клітинної мембрани називається **мембранним потенціалом - потенціалом спокою (ПС)**. (рис. 2).

Його величина для різних збудливих клітин (нервові, м'язові) лежить в межах від -50 до -100 мВ, а для епітеліальних: - 18-20 мВ; в середньому - 75 мВ.

2) Фактори, які обумовлюють наявність, полярність і величину мембранного потенціалу:

1. Неоднакова концентрація катіонів і аніонів в клітині і поза клітиною. В середині клітини концентрація іонів калію в 20-100 разів вища ніж у позаклітинній рідині, концентрація натрію (в 5-15) і хлору (в 20-100), навпаки, вища в позаклітинній рідині. Переважна кількість аніонів знаходиться в середині клітини - K^+ (рис. 2).

2. Неоднакова проникність клітинної мембрани для різних іонів. Існує 2 види руху іонів через клітинну мембрану - пасивний (за градієнтом концентрації) і активний - проти градієнту концентрації (від меншого до більшого, при цьому затрачується енергія (АТФ) - калій - натрієвий насос). Вони мають різні розміри і тому різну проникність (натрій, наприклад, більший в діаметрі, ніж калій). Тому для калію проникність висока, а для натрію і хлору - низька (менше для Cl^- , чим для Na^{2+}) (рис. 2). У стані спокою практично не проникна мембрана для Ca^{2+} .

3. K^+ - Na^{2+} - насос. В стані спокою є рух іонів калію. Іони калію внаслідок їх легкої проникності через мембрану постійно виходять з клітини, де їх концентрація більша. Виносячи заряд (+) назовні вони збільшують мембранний потенціал. Іони натрію (-) мають меншу проникливість ніж калію, але вони все ж входять в клітину і зменшують мембранний потенціал. Тобто, з клітини виносяться позитивний заряд: 1 натрій заходить - 2 калію виходить - величина позитивного заряду на зовнішній поверхні мембрани відповідає негативному заряду на внутрішній.

3) Електровідштовхуюча і утримуюча сила.

Натрій буде йти в клітину, а хлор не буде, так як (-) і (-) відштовхуються. Таким чином. Зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно відносно внутрішньої. Це тому, що іонів калію більше в клітині, а аніонів хлору більше поза клітиною. Іони Cl^- в утворенні потенціалу спокою нервових клітин не мають суттєвого

значення, оскільки проникність мембрани для них невелика. Але мембрани скелетних м'язів проникні для них і K^+ , тому дифузія Cl^- всередині клітини підвищує значення потенціалу спокою.

Стан мембрани, коли заряди на ній розділені певним чином: зовні позитивні, на внутрішній поверхні - негативні, називається поляризацією мембрани (створюється іонами K^+ і калій - натрієвим насосом). У стані спокою мембрана завжди поляризована - різниця потенціалів - напруга, саме поляризація мембрани забезпечує її біологічну властивість - збудливість, тобто готовність до відповіді на будь-яке подразнення.

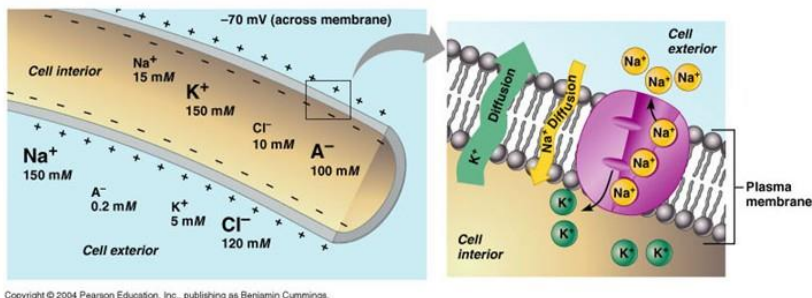


Рис.2. Мембранний потенціал клітини

Якщо збільшити рух, наприклад, калію (+) Він рухається з клітини і різниця потенціалів буде збільшуватися (збільшується величина ПС) – це гіперполяризація. Катіони натрію пасивно рухаються в клітину – потенціал зменшується – це називається деполяризація. Іони хлору пасивно рухаються в клітину – потенціал збільшується – це гіперполяризація. Рух кожного іона впливає на величину потенціалу.

3.

На організм постійно діють фактори зовнішнього і внутрішнього середовища, внаслідок чого він із стану фізіологічного спокою переходить у діяльний стан. Мембрани тіла нервових клітин і нервового волокна, м'язових волокон є електрозбудливими (електричний струм – адекватний природний подразник для клітин), проте невеликі ділянки мембран їх у місцях контактів з іншими нервовими клітинами (синапси) є хемозбудливими (реагують не на електричні подразнення, а на хімічні речовини, які виділяються іншими клітинами). Збудження нервового волокна може бути викликане і механічними (удари, стиснення), хімічними (розчини кислот, солей і органічних речовин) і температурними (швидке нагрівання до 35 – 50°C чи охолодження до 4°C).

При дії збуджуючого подразника на мембрану збільшується її проникність для іонів натрію. Мембранний потенціал зменшується. Коли деполяризація досягає критичного рівня (для нервової клітини – 10 мВ, для м'язових волокон – 30-50 мВ) виникає **потенціал дії (ПД)**. (мал. 3). За його допомогою у нервовій системі передається інформація від однієї клітини до іншої, регулюється діяльність інших аферентних клітин. Передаються сигнали від нервів до м'язових клітин.

Розрізняють локальний потенціал і потенціал дії. Після дії подразника (під час подразнення клітини проникність іонів натрію в клітину збільшується у 20 разів, а вихід калію назовні тільки у 9 разів) на мембрану виникає її деполяризація спочатку лише в місці подразнення - **місцева, локальна відповідь**, обумовлена переміщенням іонів через канали мембран. Так подразник викликає зміну конформації білка, що утворює канал, що є вирішальним фактором відкриття каналу, пори стають проникними для іонів натрію, що нейтралізують негативний внутрішній заряд і рівень поляризації зменшується - деполяризація. Незначний процес деполяризації, який виникає на початку збудження називають **локальним потенціалом - місцевим потенціалом мембрани**. Він має такі особливості:

- залежить від сили подразнення;
- зникає після припинення сили подразнення;
- зростає відносно повільно;
- здатний до сумачії;
- нездатний до незатухаючого розповсюдження по волокну.

Він є однією з форм місцевої відповіді клітини на подразнення.

Деполяризація початкової ділянки аксону (аксонний холмик) - проникність для іонів натрію, що призводить до зменшення потенціалу на мембрані аксону внаслідок нейтралізації негативного внутрішнього заряду, що в свою чергу викликає ще більше лавиноподібне проникнення іонів натрію в клітину і деполяризацію мембрани. При цьому іонів натрію надходить така кількість, що настає **інверсія** – зміна знака мембранного потенціалу на протилежний (там, де було + становиться -). Отже, **потенціал дії - нервовий імпульс** – це зміна мембранного потенціалу з короткочасною інверсією заряду (+ 40 мВ на внутрішній поверхні мембрани).

Структура ПД (рис. 3):

складається з висхідної і низхідної частин.

- Висхідна частина - деполяризація: відкриття каналів, що приводить до лавиноподібного входу натрію у клітину → деполяризація → вирівнювання зарядів на внутрішній і зовнішніх поверхнях, але рух натрію в середину клітини продовжується, що

призводить до зміни заряду потенціалу → інверсія (зовнішня частина мембрани заряджається негативно, а внутрішня – позитивно);

- **Пік - овершут:** ПД досягає певного значення (100 – 120мВ тривалість – 0,5 – 5 мс), рух натрію всередину раптово припиняється, але продовжується значний вихід калію → припинення зростання струм дії та раптового повернення його напрямку у зворотній бік;
- Низхідна частина - слідові фаза ПД - відновлення поляризації мембрани - реполяризація: після закінчення ПД мембрана протягом 15 – 30 мс залишається ще частково деполяризованою - слідовий негативний потенціал; закриваються натрієві канали, натрієвий насос викачує натрієві іони назовні, відновлюючи початкову різницю концентрацій іонів, потім калієвий насос повертає калій всередину клітини з міжклітинного простору, що завершує повне відновлення потенціалу спокою (-90 мВ). Проте дія калієвого насосу продовжується ще деякий час, що приводить до збільшення кількості іонів калію (більше чим вийшло), що спричиняє збільшення різниці між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани (-93 – 95 мВ) - гіперполяризація - позитивний слідовий потенціал (триває 50-300 мс), залежить від функціонального стану клітини і генетичної програми).



Рис.3. Структура потенціалу дії

Отже, ПД – це електричний прояв процесу збудження нейрону. Він різко зростає від від’ємних значень МПС до позитивного піку (близько +30 мВ), потім з різкою швидкістю повертається до рівня спокою; тривалість ПД складає біля 1 мс у нервових клітинах, 10 мс у скелетних м’язах і більше 200 мс у міокарді.

4.

При подразненні нервового чи м'язового волокна відповідь на подразнення буде залежати від проміжку часу його дії. Причина у тому, що при збудженні збудливість змінюється: при розвитку локального потенціалу вона зростає (відкриття великої кількості натрієвих каналів); пік потенціалу співпадає із зменшенням її до нуля (навіть найсильніший подразник не здатний викликати нове збудження, так як всі натрієві канали відкриті) - фаза абсолютної незбудливості, або **абсолютної рефрактерності (0,5 мс)**; фаза абсолютної рефрактерності змінюється фазою **відносної рефрактерності (4,8 мс)**, збудливість в цій фазі поступово відновлюється (є наслідком інактивації (закриття) натрієвих каналів і збільшення проникності для іонів калію). Але для виникнення нового потенціалу дії на цій фазі збудження сила подразника повинна бути більшою від порогової. Після фази відносної рефрактерності збудливість дещо зростає у порівнянні з вихідною - супернормальна фаза (15-30 мс), в основі якої лежить слідові деполяризація мембрани. Супернормальна фаза змінюється субнормальною (50 мс) – незначне зниження збудливості, що пов'язане з гіперполяризацією мембрани, далі встановлюється початкова збудливість мембрани.

Абсолютний рефракторний період обмежує максимальну частоту генерації ПД живою клітиною. Оскільки у більшості нервових клітин ПД триває близько 2 мс, то максимально можлива частота генерації ПД у них буде 500 за 1 с. Проте є клітини з ще коротшим рефракторним періодом, які мають частоту генерації ПД до 1000 за 1 с. Зазвичай частота генерації ПД в ЦНС не перевищує кількох десятків ПД за 1 с.

Тривалість рефрактерного періоду характеризує функціональну рухливість або лабільність клітин і тканин. Функціональна рухливість вимірюється тією максимальною кількістю потенціалів дії, яку збудлива тканина може відтворити за 1 сек. у відповідності з частотою її подразнення. Чим коротша рефрактерна фаза збудливої структури, тим вища її лабільність.

Найвища лабільність у рухових нервових волокон теплокровних – 1000 імпульсів в секунду, лабільність м'язових волокон – 200 імпульсів/сек.

Величина лабільності збудливих структур може збільшуватися, або зменшуватися. При виконанні фізичних вправ лабільність м'язів підвищується. Тривала робота викликає зниження лабільності нервових центрів і м'язів внаслідок розвитку в них втоми.

Тому різні м'язи по різному скорочуються.

5.

Після виникнення потенціалу дії починається його розповсюдження вздовж нервового чи м'язового волокна, з моменту інверсії заряду. В цей час виникає різниця потенціалів на внутрішній і зовнішній поверхнях мембрани клітини. При цьому виникає місцевий струм – сусідні ділянки починають взаємодіяти. Збуджена ділянка стає подразником для сусідньої не збудженої ділянки мембрани і відбувається хвилеподібне розповсюдження ПД по мембрані: на поверхні волокна струм тече від не збудженої до збудженої ділянки, а всередині волокна – навпаки → утворюється коло струму, яке пронизує мембрану на певній відстані від збудженої ділянки, що викликає конформацію білків і трансмембранний потік натрію всередину мембрани в сусідній клітині і розвиток локального потенціалу (рис. 4).

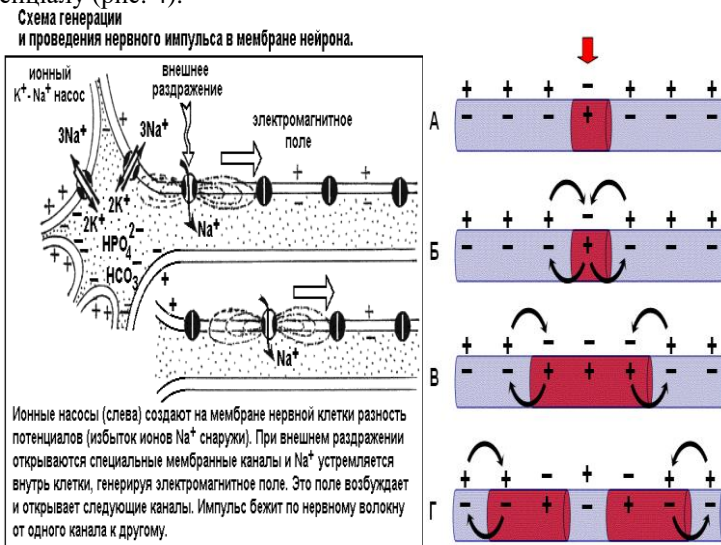


Рис. 4. Розповсюдження ПД по мембрані нейрону

Коли деполаризація досягає критичного рівня виникає новий генеративний потенціал і процес збудження переміщується на наступну ділянку. Тобто електричне поле кільцевого струму розповсюджується на значну відстань від місця збудження, а у частині, що розташована поруч із збудженою ділянкою розвивається нове збудження. Так ПД розповсюджується по всій поверхні нервового волокна (до 1 м) без зниження своєї величини (120 мВ) і не затухаючи (бездекрементно).

У м'язових і не мієлінових нервових волокнах збудження розповсюджується безперервно від крапки до крапки, по мієліновому волокну – стрибкоподібно – від одного вузла до іншого (можливо через 2-4 вузли інколи) - сальтаторний тип проведення збудження. Воно можливо, бо кільцевий струм від збудженої до не збудженої ділянки у 5 разів вищий за пороговий для виникнення ПД - фактор гарантії. Швидкість сальтаторного розповсюдження значно вища (120 м/с), ніж безперервного (у м'язовому волокні – 0,5 м/с). Швидкість розповсюдження нервового імпульсу залежить також від товщини аксону: вона тим більша, чим товстіший аксон (у найтовстіших аксонах – 120 м/с).

Контрольні запитання та завдання

1. Пригадайте, будову клітинної мембрани.
2. Назвіть фактори, які обумовлюють наявність та величину мембранного потенціалу.
3. Опишіть структуру потенціалу дії.
4. Розкрийте механізм розповсюдження потенціалу дії по нервовому волокну.
5. Поясніть, яку роль виконують іони кальцію у проникності мембрани.

Лекція №4.

Тема: “Загальні принципи будови і діяльності нервової системи”.

План:

1. Функції і принципи будови нервової системи.
2. Будова і функції нейрону.
3. Синапси. Механізм передачі збудження в хімічних синапсах.
4. Механізм виникнення і передачі збудження по нервових структурах.

1.

Організм людини являє собою цілісну високоорганізовану систему, яка саморегулюється в процесі її функціонування. Нервова система, яка разом з гуморальними механізмами регулює і координує всі функції організму у його постійній взаємодії з зовнішнім середовищем.

Функції нервової системи:

- 1.** Сприйняття подразнення зовнішнього і внутрішнього середовищ. За допомогою органів чуття і спеціальних чуттєвих нервових закінчень, розміщених в шкірі, внутрішніх органах і скелетних м'язах.

2. Аналіз інформації (аналітична функція). При цьому формується відповідні реакції на ці сигнали - рефлекторні реакції - зміни діяльності окремих структур організму і змін поведінки всього організму. Так, при опіку руки вона відсмикується, при дії їжі на слизові оболонки порожнини роту виділяється слина і шлунковий сік і т.д.
3. Регуляція функцій організму (регуляторна функція). Дихання, травлення, водний баланс, збереження гомеостазу, положення тіла і його частин, локомоція, репродукція.
4. Інтегративна діяльність. Координація функцій, чутливість, увага, сон, навчання, адаптація. 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 (в виконавчих органах знаходяться). Таким чином органи під впливом нервових імпульсів змінюють свою роботу чи знижують її рівень.
5. З діяльністю вищих відділів нервової системи пов'язане здійснення психічних функцій - організація поведінки. Поведінка – вища форма пристосування до зовнішнього середовища (усвідомлення сигналів навколишнього світу, їхнє запам'ятовування, ухвалення рішення й абстрактне мислення і мова, пам'ять).

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 швидкі і точніші.

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

Структура нервової системи.

До нервової системи відносять головний і спинний мозок, а також ряд анатомічних утворень, таких як нерви, нервові вузли (ганглії), нервові сплетіння і т.д. Всі вони побудовані з нервової тканини, яка характеризується специфічними властивостями, а саме збудливістю і провідністю. Поряд з цим у побудові нервової системи приймають участь кровоносні судини і сполучна тканина, що відіграють допоміжну роль. Нервова система у функціональному і структурному

відношенні поділяється на периферичну і центральну нервову системи (схема 2).

Центральна нервова система – сукупність пов’язаних між собою нейронів і представлена головним і спинним мозком (схема 2). 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). Головний мозок включає кінцевий мозок, у якому виділяють ліву і праву півкулі, кожна з яких в свою чергу включає кору мозку, білу речовину і базальні ядра; проміжний мозок; середній мозок, міст, довгастий мозок і мозочок. У спинному мозку розрізняють шийний, грудний, поясний, крижовий і куприковий відділи.

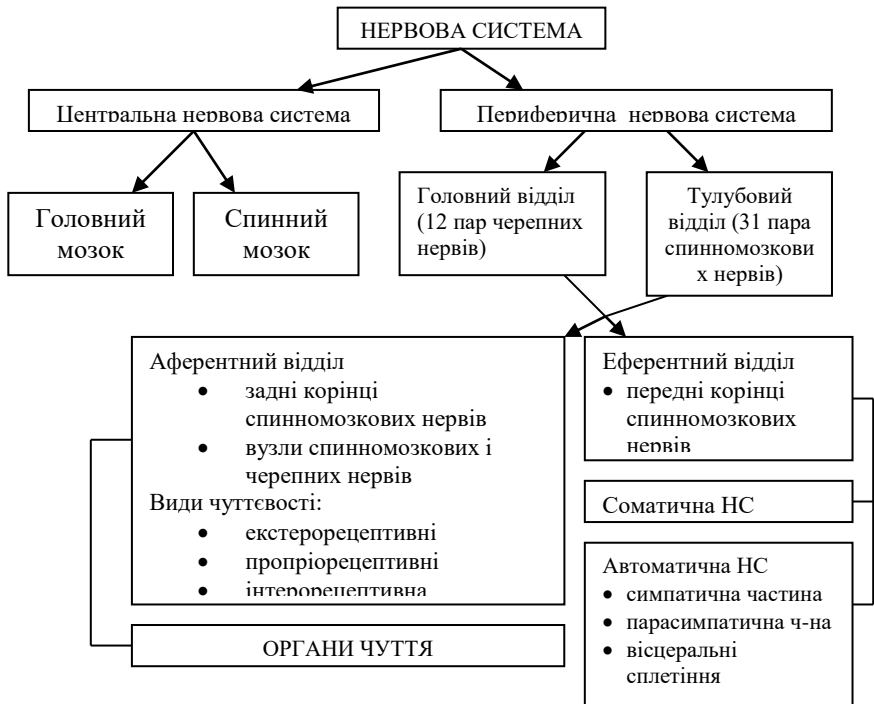
Периферична утворена **нервами** (пучками нервових волокон, вкритих зверху загальною сполучнотканною оболонкою) та **нервовими вузлами - гангліями** (скупчення нервових клітин поза спинним і головним мозком; нервові сплетіння і стволи). Основними структурами периферійної нервової системи є спинно – мозкові і черепно – мозкові нерви (схема 2). 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 (схема 2), які спрямовуються до симпатичних стовбурів. Черепно – мозкових нервів 12 пар. Парасимпатичні нервові волокна входять до складу III, VII, IX і X пар черепно – мозкових нервів (схема 2).

В периферійній нервовій системі розрізняють аферентний і еферентний відділи, в останньому виділяють вегетативну нервову систему і соматичну нервову систему. Вегетативна (автономна) нервова система 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.

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 (центробіжними) - еферентними**.

Більшість нервові є змішаними, у їх склад входять як доцентрові, так і відцентрові нервові волокна.

Схема 2. Відділи нервової системи



2.

Нервова тканина складається з нервових клітин – **нейронів**, що здатні до збудження і проведення нервових імпульсів, і **нейроглії** – особливих клітин, які , знаходяться навколо нейронів, обмежуючи їх, виконують по відношенню до них захисну і трофічну функції.

Кожний нейрон є:

- автономною одиницею – клітина з ядром і цитоплазмою. Зовні клітина обмежена оболонкою – плазма лемою. Має органели, характерні для основних клітин і специфічні органели: нейрофібрили (побудовані з білкових молекул довгу тонкі опорні нитки) і тигроїдна речовина - речовина Ніссля (ділянки цитоплазми з великою кількістю рибосом).

- 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.
- функціональною одиницею – елементарна структура, яка може сприймати подразнення і збуджуватися, передавати збудження у формі імпульсу сусіднім нейронам чи іннервованим органам і м'язам.
- високо диференційована 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 - місця синаптичних контактів (до 40 000) – 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; аксонний горбок – найбільш збудлива частина клітини – це ділянка де починається аксон, саме тут виникає ПД; 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 нейрона до виконавчого органу (м'яза, залози) – від тіла нейрону - вихід; складається з оболонки, початкового сегменту, аксоплазми, колотеральних гілок (відведення аксону, по яких розповсюджуються нервові імпульси на інші нейрони) та телодендрон (місця утворення синапсів).
- рефлекторною одиницею – елементарна складова частина рефлекторної дуги.

Класифікація нейронів:

За функціями розрізняють 3 **основні типи нейронів:**

1. Аферентні (чутливі) – сприймають подразнення і передають збудження від рецепторів до ЦНС;
2. Еферентні (рухові і секреторні) – передають збудження до виконавчих органів (симпатичних і парасимпатичних нервів нервової системи; рухові нервові волокна, що йдуть до скелетних м'язів - мотонейронами (альфа і гамма – мотонейрони).
3. Проміжні (вставні) – зв'язують одні нейрони з іншими; поділяють на збудливі і гальмівні.

За кількістю та характером відростків: Місце, де виходить з клітини відросток, злегка видовжене і називається полюсом клітини. Однополюсний - уніполярний - нейрон з 1м відростком є (найбільше у безхребетних – молосків і комах); з двома – двополюсні -біполярні (периферичні чутливі нейрони – нюхові, вестибулярні, слухові: один відросток – аксон – направляєтся 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 за межами ЦНС – в спинно – мозкових нервових вузлах.

Функції нейрону:

- 1) рецепторна (сприйняття подразнення);
- 2) інтегративна (на 1 нейроні закінчуються до 5 тисяч відростків інших нейронів - переробка інформації);
- 3) ефекторна (передача впливів на інші нейрони, або на робочий орган)
- 4) секреторна (синтез медіаторів - нейротрансміторів, нейросекретів – окситоцин, вазопресин).

Нейроглія – (гліюцити чи гліальні клітини - відростки клітин глії переплітаються між собою і утворюють густу сітку, яка заповнює простір між нервовими клітинами і капілярами) виконують опорну і захисну функції в нервовій системі, видільну рецепторну. На відміну від нервових клітин вони зберігають схильність до мітотичного поділу у дорослого організму, т.б. вони можуть розмножуватися, особливо під час збудження (їх кількість різко зростає). Розмір клітин – глії у 3-4 рази менший ніж нервових, а кількість у 10 разів більша. Вони складають 40% об'єму мозку. З віком кількість нервових клітин зменшується, а нейрогліальних зростає.

Аксон покритий мієліновою оболонкою називають **нервовим волокном**. З нервових волокон утворюються нерви і провідні шляхи ЦНС. Центральна частина волокна - осьовим циліндром = аксоплазма, пронизана нейрофібрилами. Поверхня осьового циліндра представлена напівпроникною плазматичною мембраною – одні іони вільно пропускає в стані спокою, інші – затримує. В нервових волокнах плазматична мембрана покрита шваннівською оболонкою (неврилемою), її клітини можуть багаторазово спіралью обкручувати осьовий циліндр, утворюючи мієлінову оболонку, яка розташовується між неврилемою і плазматичною мембраною.

Розрізняють м'якотні (мієлінізовані) і безм'якотні нервові волокна. 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. По мієліновим нервовим волокнам збудження передається з великою швидкістю до 20 м/с, бо воно проводиться стрибкоподібно (сальтоторно) від одного перехвату Ранв'є до іншого. За структурно – функціональними особливостями нервові волокна ділять на 3 основні групи: А, В і С. Найбільш товсті і швидко проводять нервові імпульси (діаметр 4-20 мкм; 120 м/с) А-альфа – волокна, це рухові волокна альфа – мотонейронів і чутливі волокна, що несуть нервові імпульси від пропріорецепторів; в-нейрони – великі не мієлінові волокна автономної нервової системи (діаметр 1-3 мкм; 3-14 м/с); С – волокна – тонкі не мієлінові волокна (діаметр 0,5 мкм) з малою швидкістю проведення збудження.

3.

Аксони більшості нейронів, підходячи до інших нервових клітин, гілкуються і утворюють численні закінчення на тілах цих клітин і їх дендритів. Такі місця контактів називають **синапсами** – місце з'єднання двох нейронів, а також контакт нейрона з ефекторною клітиною, наприклад, з м'язовим волокном. Аксони утворюють закінчення і на м'язових волокнах, і на клітинах залоз та нервово – м'язові. Кількість синапсів на тілі одного нейрона досягає 100 і більше, а на дендритах одного нейрона – кілька тисяч. 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.

За способом передачі імпульсу з однієї клітини на іншу розрізняють хімічні (у ссавців головний і універсальний механізм зв'язку між нейронами), електричні та змішані синапси. Залежно від місця контакту аксона з частинами нервової клітини розрізняють: нейрон – нейрон альні, аксо – соматичні, аксо – дендритні, аксо – аксон альні. Синапси, утворені закінченнями аксона і м'язом, називають нервово - м'язовими - кінцевими пластинками.

Будова синапсу: Нервове закінчення - кінцева гілочка аксона, яка поблизу місця контакту втрачає оболонку - пресинаптична мембрана; синаптична щілина (у електричних 10 нм; у хімічних – 20 нм) і спеціалізована ділянка мембрани другого нейрона - постсинаптична мембрана.

У електричному синапсі ПД переходить з пресинаптичною мембрани на постсинаптичну без участі посередників.

У хімічному синапсі (рис.5) розрізняють синаптичний горбик, пре і постсинаптичну мембрани і синаптичну щілину. Пресинаптична частина синапсу знаходиться на нервовому закінченні - кінцевій гілочці, яка може розширюватися у кінцеву цибулину. У пресинаптичній області є великі скупчення мітохондрій і пухирців кулястої форми розташованих у синаптичній бляшці, в яких міститься речовина, яка здійснює передачу збудження -медіатор (посередник). Пухирці концентруються уздовж тієї поверхні пресинаптичною мембрани, яка знаходиться напроти синоптичної щілини - активна зона. Один пухирець містить кілька тисяч молекул медіатора. У різних синапсах виробляються різні медіатори - низькомолекулярні водорозчинні аміни, амінокислоти чи споріднені з ними речовини. Найчастіше це ацетилхолін, адреналін і норадреналін, глутамінова кислота, серотонін одні з них є збуджуючими, інші – гальмівними (гліцин і аміномасляна кислота). Постсинаптична мембрана знаходиться чи на тілі чи на дендритах нейрона, до якого передається нервовий імпульс, теж має потовщення (суцільні чи перервні), у деяких синапсах (постсинаптична мембрана складчаста – збільшується поверхня стикання з медіатором) і містить білкові рецептори, які мають просторову хімічну спорідненість до певних медіаторів.



Рис. 5. Будова хімічного синапсу

Передача збудження в синапсі. Нервова система не складає єдиного цілого. Між нервовими закінченнями одного нейрону і поверхнею іншого є щілина, що нервовий імпульс перебороти не в змозі. Щоб ланцюг електричних явищ не переривався є синапс – спеціалізований пристій для ланцюга електрохімічних перетворень. Збудження від однієї нервової клітини до іншої передається тільки в одному напрямку: з аксона одного нейрона на тіло клітини і дендрити іншого нейрону.

Хімічна речовина (медіатор) синтезується у тілі нейрону, по аксону вона транспортується до кінцевих цибулин, де і накопичується. Виділення може бути спонтанне (у спокої пухирці зіштовхуються з пресинаптичною мембраною, однак рідко зливаються з нею, утворюють пору через яку медіатор дифундує у синаптичну щілину) чи при збудженні. Коли в пресинаптичному відділі руйнується 1 пухирець, то вивільняється від 6 до 10 тис. молекул ацетилхоліну - квант медіатора. При подразненні нерва в пресинаптичній мембрані одночасно руйнується від 250 до 500 пухирців.

Процес виходу медіатора запускається ПД, що надходить до аксону, за участю іонів кальцію. Коли ПД, який розповсюджується по аксону, доходить до синаптичного горбика, відбуваються такі процеси:

- 1) змінюється іонна проникність мембрани синаптичного горбика - кінцевої цибулини (рис. 6А);
- 2) іони кальцію входять в синаптичний горбик і сприяють руйнуванню пухирців, виходу медіатора ацетилхоліну у синаптичну щілину (рис. 6Б,6В);
- 3) медіатор дифундує через внутрішню щілинну рідину і приєднується до холінорецепторів постсинаптичної мембрани, утворюючи медіатор – рецепторний комплекс, чим викликає збудження (на проведення збудження через синаптичну щілину витрачається 0,5 мс - синаптична затримка, що складається з часу, який витрачається на вивільнення медіатору - ацетилхоліну, його дифузію через внутрішню щілинну речовину та впливу на холінорецептори) (рис. 6Г) ;
- 4) на короткий час після дії ацетилхоліну на холінорецептори змінюється іонна проникність постсинаптичної мембрани – вона стає проникною для всіх іонів, і насамперед іонів натрію (рис. 6Д).

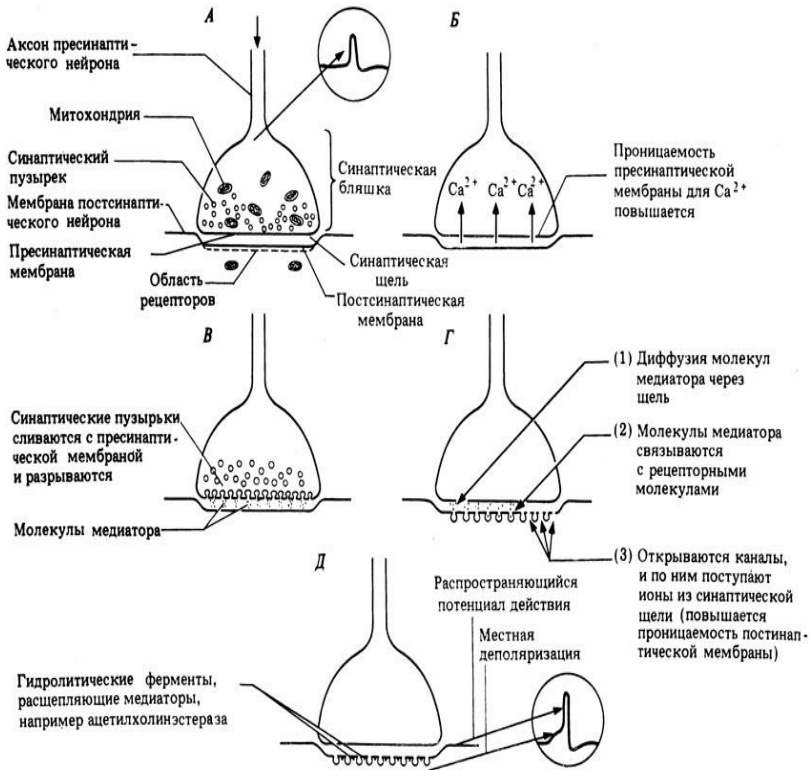


Рис 6. Механізм передачі ПД через хімічний синапс

При передачі збуджуючих впливів збільшується проникність мембрани для іонів натрію і вона деполяризується – виникає мініатюрний потенціал (в 100р менший за ПД; зменшення потенціалу на 0,5 мВ), який здатний до сумачі, внаслідок чого утворюється синаптичний потенціал. При досягненні деполяризації постсинаптичної мембрани 10-20 мВ іони лавиноподібно входять всередину клітини і розвивається збуджуючий постсинаптичний потенціал (ЗПСП) (рис. 7А). Для нього характерні властивості місцевого збудження: залежність від сили подразника; здатність до сумачі і нездатність до розповсюдження. Для збудження цілого нейрону необхідно щоб збудження виникло одночасно у 50 постсинаптичних утвореннях, а не в одному. Лише у цьому випадку ЗПСП досягає критичного рівня. При передачі гальмівних впливів збільшується проникність для іонів калію і хлору і постсинаптична

мембрана гіперполяризується – виникає гальмівний постсинаптичний потенціал - ГПСП (рис. 7Б)

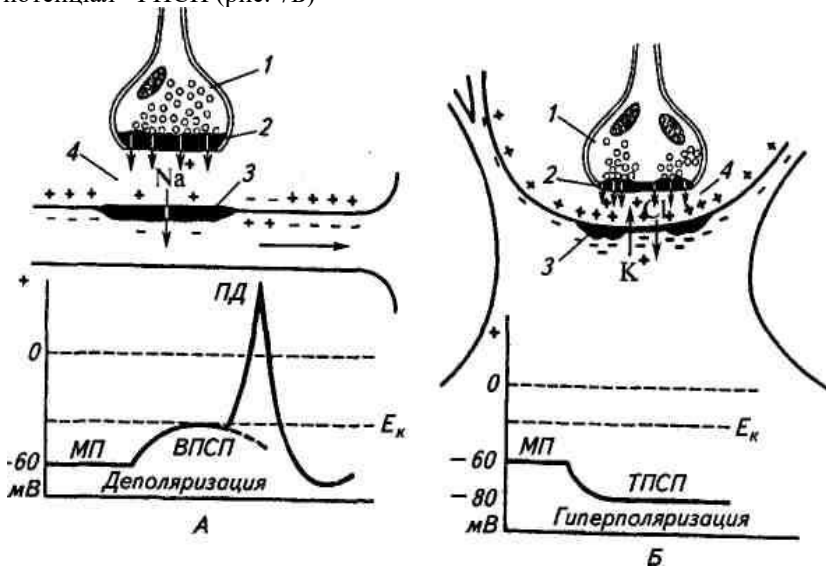


Рис 7. Передача збуджуючих та гальмівних впливів

- 5) При передачі одночасно збуджуючих і гальмівних впливів відбувається взаємодія (алгебраїчна сумація) ЗПСП і ГПСП на мембрані соми і дендритах нейрону. На одному нейроні може бути до 5 тис. синапсів;
- 6) Якщо переважають гальмівні впливи, нейрон не генерує ПД. Коли переважають збуджуючі впливи, і мембрана деполяризується до критичного рівня, в низькопороговій зоні нейрону (аксонний горбок, тут найбільша збудливість, тут виникає ПД при деполяризації 10 мВ) відкриваються численні натрієві канали, в результаті, натрій лавиноподібно входить до клітини і виникає ПД. ПД розповсюджується по мембрані нейрону, і закінченнях кінцевих гілочок аксонів звільнюється медіатор.

Для безперешкодного проведення нервового імпульсу через синапс медіатор повинний бути зеднаним з постсинаптичною мембраною лише обмежений час, що досягається 2 способами. Нейромедіатори: амінокислоти і катехоламіни активно захоплюються нервовими закінченнями і можуть використовуватися повторно. Через декілька мілісекунд медіатор руйнується спеціальними ферментами, так ацетилхолін розщеплюється ферментом ацетилхолінестеразою, що

знаходиться на постсинаптичній мембрані, на оцтову кислоту і холін. У нервово закінчення у цьому випадку надходить холін.

4.

Окремі ЗПСП (створені одним синапсом, виникають в місці збудження, пасивно розповсюджуються по кабельних структурах нейрону на невелику відстань, затухають в міру віддалення від місця виникнення), сумуючись, доводять мембранний потенціал нейрону до порогового рівня. Якщо відбудеться просторова (сумісна дія збуджуючих синапсів на дендритах і тілі одного нейрону - одночасна активність великої кількості збуджуючих синапсів) і часова (якщо по пресинаптичному волокні імпульси надходять з великою частотою, то кожний новий ЗПСП накладається на попередній і вони сумуються) сумація локальних потенціалів, то на оболонці нервової клітини виникає деполяризація, що поширюється на початковий сегмент аксону .

Критичний рівень деполяризації початкового сегменту є початком виникнення ПД, який далі розповсюджується по аксону до синапсу. Найменший поріг збудливості в області аксонного горбка і початкового сегменту аксона; дендрити мають високий поріг. Тому ПД виникає на початковому сегменті і розповсюджується звідти ортодромно (прямий шлях), а також на тіло нервової клітини – антидромно.

Після закінчення ПД, у багатьох нейронах спостерігається відносно довга слідова гіперполяризація (оболонка клітини, на відміну від аксонів має більшу кількість кальцієвих каналів, при її деполяризації під час ПД ці канали активуються; іони кальцію, що входять в середину клітини, активують проникність мембрани для калію, що і викликають цю гіперполяризацію), що регулює частоту ПД.

У тих нейронах, де слідова гіперполяризація значно виражена, частота імпульсів невисока. Так, рухові нейрони спинного мозку мають слідову гіперполяризацію в межах 100-150 мс, що збільшує інтервал між наступними потенціалами, тому їх частота ритміки не перевищує 40 – 50 на 1 с, тоді як у деяких вставних нейронах спостерігаються спалахи розрядів з частотою 1000 на 1 с. Тривалість слідової гіперполяризації тонічних рухів нейронів більша, ніж фазових, а імпульсація – рідша.

Контрольні запитання та завдання

1. Пригадайте, будову нервової тканини та відділи нервової системи.

2. Назвіть відмінності у будові і діяльності хімічних та електричних синапсів.
3. Опишіть механізм передачі ПД через хімічний синапс.
4. Розкрийте механізм утворення ЗПСП та ГПСП.
5. Поясніть, електричний механізм передачі збудження.

Лекція №5.

Тема: “Гальмування в ЦНС. Властивості нервових центрів”.

План:

1. Гальмування і його види:
 - А) постсинаптичне гальмування;
 - Б) пресинаптичне гальмування;
 - В) песимальне гальмування.
2. Рефлекторна діяльність ЦНС.
3. Загальні властивості нервових центрів.
4. Принципи координації функцій організму.

1.

Гальмування — активний нервовий процес, який призводить до зменшення чи припинення збудження в локальній ділянці нервової тканини. Одна із форм відповіді нервової системи на подразнення. Відкриття гальмування було зроблене при досліджуванні впливу блукаючого нерву на скорочення серця (брати Вебер, 1845), явище центрального гальмування відкрив і описав І. М. Сеченов, 1863, завдаючи хімічного або слабкого електричного подразнення на середній мозок жаби, він спостерігав гальмування її згинального рефлексу, що виявлялося у зростанні часу цього рефлексу — часу від початку подразнення рецептора до виникнення відповідної реакції. Завдяки цьому відкриттю було доведено існування у центральній нервовій системі структур і механізмів, що гальмують рефлекторну діяльність нервових центрів, розміщених нижче, і показано виняткову роль їх у координації будь-яких рефлексів.

Відомо, що **гальмування** — це активний нервовий процес, який викликається збудженням і виявляється пригніченням іншого збудження. На відміну від процесу збудження, гальмування може розвиватися тільки у вигляді локального процесу і тому завжди пов'язане з існуванням спеціальних **гальмівних синапсів**. Гальмівними нейронами у спинному мозку є **вставні нейрони** — клітини Реншоу (рис. 8), в мозочку — **грушоподібні нейрони** (клітини Пуркіньє).

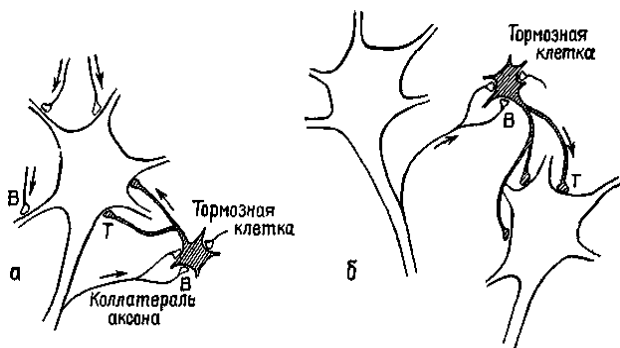


Рис. 8. Гальмівні нейрони у спинному мозку

Значення процесів гальмування у функціонуванні нервової системи надзвичайно велике: воно обмежує неконтрольоване поширення збудження у ЦНС, забезпечуючи чіткі координовані реакції; відіграє охоронну роль, захищаючи нейрони від ушкодження внаслідок надмірних за силою подразнень. Значний внесок у вивчення механізмів центрального гальмування зробили праці таких учених, як І. М. Сеченов, Ч. Шеррінгтон, М. Є. Введенський, Дж. Екклс, П. Г. Костюк, П. М. Серков.

Розрізняють кілька видів гальмування у ЦНС.

Постсинаптичне (пов'язане з діяльністю гальмівних нейронів; це зниження збудливості оболонки нейрону, його дендритів) і пресинаптичне (виникає за умови зменшення чи припинення вивільнення збуджуючого медіатора із пресинаптичної частини синапсу і, отже, є наслідком збудження клітини) (рис. 9).

Вторинне гальмування розвивається при сильному збудженні збудливих нейронів. Клінічна картина правця і ботулізму (отруєння ковбасною отрутою) зовсім різна: неконтрольовані судоми при правці і м'язовій слабкості при ботулізмі. Проте механізм дії обох бактеріальних токсинів подібний: вони ушкоджують механізм секреції медіаторів. Правцевий токсин порушує секрецію гальмуючих амінокислот у ЦНС, що приводить до безперешкодного поширення збудження. Ковбасна отрута блокує секрецію ацетилхоліну в нервово – м'язовому з'єднанні, таким чином, керування м'язами стає неможливим.

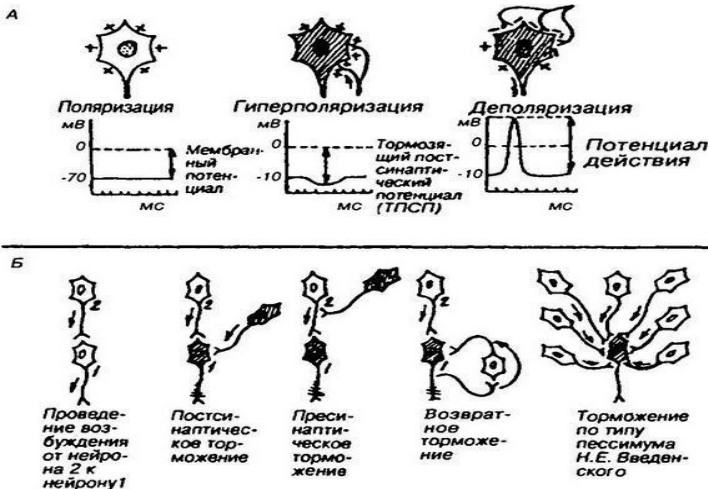


Рис.9. Механизмы и виды торможения
Возможные состояния нейрона (А)
и виды внутрицентрального торможения (Б)

Рис. 9. Види гальмування

Синаптичний апарат у ЦНС, особливо в її вищих відділах, формується протягом тривалого періоду постнатального розвитку. Його формування в більшій мірі визначається припливом зовнішньої інформації. На ранніх етапах розвитку першим дозрівають збуджувальні синапси, гальмівні синапси формуються пізніше. З їх дозріванням пов'язане ускладнення процесів переробки інформації.

А).

Постсинаптичне гальмування є найпоширенішим у ЦНС. Воно полягає в тому, що медіатор, який виділяється пресинаптичним закінченням гальмівних нейронів, змінює властивості постсинаптичної мембрани таким чином, що вона не може генерувати збудження. В основі цього виду гальмування лежить **гальмівний постсинаптичний потенціал** (ПД закінчення аксону викликає виділення медіатору, який активує калієві канали, виникає гіперполяризація постсинаптичної мембрани, що пригнічує діяльність натрієвих каналів і можливість розвитку деполаризації, внаслідок чого розвивається ГПСП. Це призводить до того, що ЗПСП не може досягти порогу і клітини залишаються незбудженими).

Постсинаптичне гальмування може бути прямим і зворотним. **Пряме постсинаптичне гальмування** виникає у постсинаптичному

нейроні внаслідок гіперполяризації його мембрани під час розвитку ГПСП під впливом ПД будь-якого гальмівного нейрона, що синтезує гальмівний медіатор (в основному це амінокислота гліцин). **Зворотне постсинаптичне гальмування** здійснюється у нейронному ланцюзі, який складається з рухового нейрона та вставного гальмівного нейрона. Імпульси від збудженого рухового нейрона прямують через аксон і поширюються через його колатералі, що відгалужуються від нього, і активують вставний нейрон — клітину Реншо. Цей гальмівний нейрон спричинює пригнічення розрядів рухового нейрона. Отже, з цих двох нейронів утворюється **контур з негативним зворотним зв'язком**, який дає змогу стабілізувати частоту розрядів рухового нейрона, обмежуючи надмірну імпульсацію до ефекторного органа (активність клітини контролюється самою ж клітиною, чим сильніше збудження рухового нейрону, тим більше активуються клітини Реншо, гальмуючи його). Зворотне гальмування дозволяє отримувати інформацію про скорочення м'язів від їх сухожилків і м'язових рецепторів, що дозволяє коригувати активність їх рухових нейронів; аналогічно здійснюється регуляція діяльності органів дихання, ССС, травлення, виділення і ін., регуляція артеріального тиску і вегетативних реакцій.

Іноді вставні нейрони формують гальмівні синапси не тільки на рухових нейронах, що активують своїм збудженням саме ці клітини, а й на суміжних рухових нейронах, які викопують подібні функції. Таке гальмування суміжних нейронів називають **бічним** (латеральним).

Ефективність гальмівних синапсів багато в чому залежить від їх локалізації на поверхні нейрона: гальмівний ефект тим більший, чим ближче розміщений гальмівний синапс до аксонного горбка, бо саме там відбувається генерація ПД.

У нейронах кори великого мозку і таламуса виявлено два види постсинаптичного гальмування: 1) **соматичне**, яке виникає під час збудження гальмівних синапсів, розміщених на тілі і найближчих дендритах нейрона внаслідок генерації аксо - дендритних ГПСП, що блокують реакції нейрона на будь-яку аферентну імпульсацію; 2) **дендритне**, яке з'являється під час збудження гальмівних аксо дендритних і дендро-дендритних синапсів, розміщених на дистальних ділянках дендритів. ГПСП, що виникають при цьому, завдяки своїй невеликій амплітуді і значній відстані між місцем виникнення і аксонним горбком не здатні викликати значні зміни МП нейрона. Отже, дендритне гальмування має локальний характер і забезпечує вибіркове пригнічення аферентного входу до нейрона через певні

частини дендритного дерева, відіграючи важливу роль в інтегративній діяльності мозку (П. М. Серков).

Б).

Пресинаптичне гальмування також здійснюється за допомогою спеціальних вставних нейронів, проте механізм його інший і досить складний. Структурною основою його є аксоаксонні синапси, утворені закінченнями аксонів гальмівних нейронів на пресинаптичних нервових закінченнях (терміналях) збуджувальних нейронів. Медіатор, що виділяється в цих синапсах (припускається, що це ГАМК), викликає деполяризацію нервових закінчень за рахунок збільшення проникності мембрани для Cl^- . Іншою можливою причиною такої деполяризації може бути підвищення зовнішньої щодо нейрона концентрації K^+ при тривалій активації аферентних входів. А гальмування збуджуваного нейрона виникає тому, що ця пресинаптична деполяризація спричинює зменшення амплітуди ПД у пресинаптичному закінченні, що, в свою чергу, призводить до зменшеного виділення квантів збуджувального медіатору, тому амплітуда ЗПСП знижується, і активація збуджуваного нейрона не відбувається (мініатюрного потенціалу буде недостатньо щоб викликати генерацію потенціалу дії).

Пресинаптичне гальмування значно триваліше (сотні мілісекунд) за постсинаптичне. Воно особливо ефективне для обробки інформації, яка надходить до нейрона різними пресинаптичними шляхами, оскільки в цьому разі збудження, що надходить через один із входів, може бути **вибірково** зменшене або навіть повністю пригнічене, якщо немає інших впливів на інші синаптичні входи. Припускають, що пресинаптичне гальмування пригнічує сигнали, біологічне значення яких у даний момент є незначним, і пропускає інформацію, що є найважливішою для організму.

В).

Песимальне (лат. *pessimum* — найгірший) **гальмування**. Введенський вважав, що песимальне гальмування виникає внаслідок зниження функціональної лабільності збудливої структури в разі надмірних за силою або частих подразнень і виявляється пригніченням рефлекторної діяльності. Песимальне гальмування відіграє важливу роль у механізмах координації рефлекторної діяльності в ЦНС. Воно не пов'язане з активацією спеціалізованих гальмівних утворів, а виникає внаслідок поступового зниження збудливості, і ті самі імпульси, що раніше викликали рефлекторний акт, тепер його гальмують.

2.

Головною формою нервової діяльності є рефлекси. Будь-яка функція, реакція організму відбувається через рефлекс, рефлекторний акт (принцип був сформульований Декартом у 17ст., а термін “рефлекс” запропонований І.Прохаскою – чехом у 18 ст.).

Рефлекс (лат. reflexus — повернений назад, відбитий) — це реакція організму на дію подразників зовнішнього чи внутрішнього середовища, яка здійснюється через нервову систему. 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.

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.

Для кожного рефлексу існує своя **рефлекторна дуга** (шлях, по якому проходять нервові імпульси від рецептору до виконавчого органу частини якої зв’язані між собою за допомогою синапсів), яка у найпростішому випадку складається з 3х частин:

- **аферентної** (включає рецептор, в якому формується імпульс, і нерв, який проводить цей імпульс до ЦНС. Сукупність рецепторів, подразнення яких викликає рефлекс -рефлекторне поле);
- **центральної** (її утворює нервовий центр. У найпростішому випадку він складається з 2х нейронів – аферентного і еферентного, зв’язаних синапсом - моносинаптична рефлекторна дуга (сухожильний рефлекс). Всі інші є полісинаптичними. Отже, **нервовий центр** — це складна сукупність нейронів, необхідних для здійснення рефлекторного акту чи регуляції певної функції організму (нейрони можуть знаходитися у різних частинах нервової системи, що входять до складу даного нервового центру).
- **Еферентної (виконуючої)** – складається з еферентного нейрону, еферентного відцентрового провідникового шляху і ефектору –

робочого органу (м'язові волокна, клітини залоз, що виробляють секрети)

Рефлекторна дуга переважної більшості рефлексів проходить через центральну нервову систему: у спинному мозку замикаються відносно прості рухові та вегетативні рефлекси (рефлекс виведення сечі замикається у крижових сегментах спинного мозку і на рівні моста головного мозку, а у деяких ссавців, зокрема у людини, крім того, є представництво цього рефлексу в корі великого мозку; будь-який руховий рефлекс крім основного центру у певному сегменті спинного мозку може замикатись і на інших рівнях спинного мозку, він також контролюється присінковими (вестибулярними) ядрами довгастого мозку, заднім мозком, мозочком, червоним ядром середнього мозку, підкірковими ядрами і корою півкуль великого мозку. Таким багатоступеневим контролем рефлекторної діяльності забезпечується адекватність і висока точність рефлекторних реакцій). Головний мозок здійснює замикання складніших безумовних і умовних рефлексів, контролює поведінку, забезпечує реалізацію вищої нервової і психічної діяльності. Отже, поведінка і психічна діяльність людини є рефлекторними актами направленими на пристосування до середовища. Невелика частина рефлексів може замикатись поза центральною нервовою системою — у периферичних вузлах. Це **периферичні рефлекси**, які регулюють локальні реакції внутрішніх органів.

Пристосувальні рефлекси ідуть один за одним, серіями і кожний наступний рефлекс корегує попередній за допомогою імпульсів, що надходять від робочих органів (сигналізують про ступінь виконання еферентного сигналу). Тобто, робочий орган є рецепторним полем, що надсилає зворотну аферентну імпульсацію, що складає зворотній зв'язок. Таким чином, вся рефлекторна діяльність нервової системи здійснюється за принципом рефлекторного кільця, яке включає прямий і зворотній зв'язки.

3.

З фізіологічного погляду, **нервовий центр**, який регулює ту чи іншу функцію організму або здійснює конкретний рефлекторний акт, — це складне об'єднання нейронів, котрі узгоджено, координовано діють у регуляторному процесі. При цьому роль різних нейронів у нервовому центрі неоднакова: участь певних груп нейронів (**ядро центру**) абсолютно необхідна, участь інших є необов'язковою, їх можуть замінювати інші нейрони (**розсіяна частина центру**). Розрізняють периферичні НЦ (вузли - ганглії – чуттєві і вегетативні),

скупчення нервових клітин у вигляді ядер - ядерні центри чи розселень нейронів по поверхні мозку, утворюючи його кору - кіркові центри.

Нервові центри мають низку властивостей, зумовлених взаємодією між нейронами, які входять до складу НЦ, особливостями синаптичного проведення нервових імпульсів та генетичною програмою їх функціонування.

Основні властивості НЦ:

1. Однобічність проведення збудження — це здатність проводити збудження в одному (**ортодромному**) напрямку, що зумовлена властивістю хімічних синапсів проводити збудження від аферентного аксона до еферентного нейрона через синапс, а в ньому завжди від пре- до постсинаптичної мембрани. Ось чому зворотне (**антидромне**) проведення збудження неможливе (воно обмежується лише тілом нейрона, а по аксону збудження проходить в обох напрямках).

2. Уповільнене проведення збудження в нервовому центрі зумовлене синаптичною затримкою, тобто часом, який витрачається на виділення медіатора нервовими закінченнями у відповідь на імпульс, що надійшов; на дифузію медіатора через синаптичну щілину до постсинаптичної мембрани, на виникнення під впливом цього медіатора збудливого постсинаптичного потенціалу - синаптична затримка – 1,5-2 мс. Ось чому загальна тривалість полісинаптичного рефлексу може становити десятки й сотні мілісекунд. Час від появи подразнення у рецепторі до появи рефлекторної відповіді називається прихованим - латентним періодом рефлексу. Його тривалість прямо пропорційна кількості нейронів, які беруть участь у рефлексі: сухожилків рефлекс – 24 мс, а зоровий – 200мс.

3. Сумація збуджень. Рефлекторну реакцію викликає лише таке подразнення, яке має достатню, тобто порогову силу. Проте, як показав ще І. М. Сеченов, і допорогові подразники за певних умов викликають рефлекторну реакцію. Рефлекс у таких випадках може виникнути внаслідок часової чи просторової сумації слабких допорогових подразників.

Часова сумація виникає тоді, коли допорогові подразнення багаторазово повторюються через короткі інтервали часу, так що відбувається поступове збільшення амплітуди ЗПСП в аферентному нейроні, поки вона не досягне порогового рівня, який викликає появу ПД і відповідну рефлекторну реакцію.

Просторова сумація виникає тоді, коли кілька допорогових подразників діють на різні ділянки рецептивного поля якогось рефлексу. У цьому разі на мембрані тіла еферентного нейрона також

виникають допорогові ЗПСП, які електротонічно поширюються, досягають аксонного горбка, підсумовуються і при досягненні порогового рівня деполяризації спричиняють появу ПД й відповідну рефлекторну реакцію. Велика кількість рефлексів вищих тварин і людини в природних умовах здійснюються внаслідок часової чи просторової сумачії слабких подразників (рефлекси чхання, кашлю, чухання тощо).

4. Трансформація ритму збудження. Збудження, яке надходить до нервового центру і виходить з нього, має іншу частоту: нервові центри здатні змінювати ритм імпульсів, що надходять. На високу частоту подразнень відповідають поодинокими імпульсами (явище порідшання ритму); на низьку – серією (мультиплікацією, або почастішання ритму). Частота імпульсації еферентного нейрону ніколи не відповідає частоті аферентного сигналу.

Нервові клітини, що певний час перебували у неактивному стані й тому мали відносно невисоку лабільність, не здатні спочатку відповідати на часті подразнення відповідним ритмом, вони починають поступово залучатися до роботи. Так виникає явище "**засвоєння ритму**" (О. О. Ухтомський). Воно відбувається у ЦНС як під впливом периферичних подразнень, так і в процесі здійснення міжцентральных зв'язків. Унаслідок підвищення лабільності одних нейронів і зниження інших відбувається перебудова їхньої діяльності і настроювання на спільний ритм.

5. Післядія збудження — це продовження рефлекторної відповіді після припинення подразнення. Вона залежить від сили подразнення і функціонального стану нервового центру. Післядія може бути короткочасною (1-3 мс; після припинення подразнення, особливо сильного і тривалого, постсинаптична мембрана нейрону ще деякий час лишається деполяризованою, отже, здатною генерувати імпульси) і тривалою (кілька секунд і більше; післядія пов'язана з рухом імпульсів по замкнених ланцюгах нейронів (по вставним нейронам збудження підтримує саме себе) - **реверберація імпульсів**, унаслідок чого тривалий час підтримується висока збудливість нервового центру. Післядія має значення для процесів пам'яті.

6. Тонус — це стале незначне збудження нейронів нервового центру, у створенні й підтриманні якого беруть участь аферентні імпульси, що надходять від периферичних рецепторів до ЦНС, а також різні гуморальні подразники (CO₂, гормони тощо). Тому з нервових центрів на периферію до певних органів і тканин постійно надходять розряди нервових імпульсів. Така низькочастотна імпульсація

зумовлює тонус тих скелетних м'язів, які підтримують положення тіла, тонус гладких м'язів порожнистих внутрішніх органів тощо.

7. Полегшення збудження відбувається при наявності імпульсів один за одним, чи коли синапси розташовані близько – при збудженні у пресинаптичне щілину виділяється медіатор і тому кожний наступний стимул потребує меншого критичного рівня деполаризації.

8. Ритмічна активність НЦ мимовільне виділення медіатора – спонтанна деполаризація – фонова - спонтанна активність деяких нейронів НЦ. Посилює чутливість нейронів до їх подразників і є формою підвищеної готовності до відповідних реакцій.

9. Стомлюваність нервових центрів. Довготривалі подразнення призводять до поступового зниження запасів медіатора у синапсах; виникає зниження чутливості постсинаптичної мембрани - холінорецепторів до них (медіаторів) → рефлекторні відповідні акти починають слабшати → припиняються - стомлення. НЦ різних рефлексів мають різну швидкість стомлення. Найменше стомлюються центри пропріорецептивних тонічних рефлексів, що забезпечують тонус посмугованих м'язів, швидко стомлюються центри довільно швидких рухів.

10. Чутливість НЦ до хімічних речовин і нестачі кисню. Нестача кисню призводить до виснаження енергетичних запасів (окисне фосфорилування). Любелін стимулює роботу дихального центру, апоморфін викликає блювання.

4.

В ЦНС надходить різна за біологічним значенням інформація у великій кількості. При надлишковій подразливості доцільна рефлекторна відповідь може бути лише при взаємо узгодженій діяльності процесів організму координуюча роль ЦНС. **Координація** - взаємодія нейронів (нервових процесів) у ЦНС, направлена на об'єднання функцій різних органів і систем. Базується на морфологічних принципах (пов'язані з особливостями будови) і функціональних.

Морфологічні принципи:

1. Конвергенція (лат. convergere — зближуватися, сходитися) — це процес, коли збудження від кількох аферентних нейронів спрямовується на один ефекторний нейрон. Встановлений Шеррінгтоном. Внаслідок цього допорогові ЗПСП можуть підсумовуватися на тілі цього нейрона, і локальний потенціал, що виникає, може досягати порогового рівня, необхідного для генерації ПД. Явище конвергенції лежить в основі просторової сумачі збудження, завдяки чому полегшується виникнення відповідної

рефлекторної реакції. Конвергенція може виявлятися також при взаємодії на одному нейроні збуджувальних і гальмівних сигналів від кількох різних джерел, один і той же нейрон може збуджуватися імпульсами, що виникають при подразненні і слухових і зорових і шкірних рецепторів. Аналіз імпульсів за значенням.

2. Дивергенція (лат. *divergentia* — розходження) **збудження** — здатність одного нейрона утворювати багато синаптичних зв'язків з різними нейронами (аферентний нейрон, що входить в спинний мозок, ділиться на гілки - коллатералі, які йдуть до різних сегментів спинного мозку і в головний мозок, де передають інформацію на вставні і у подальшому на моторні нервові клітини). Один і той самий нейрон може брати участь у різних реакціях і контролювати велику кількість нейронів, забезпечувати широкий перерозподіл імпульсів, що зумовлює іррадіацію (розширення дії сигналу) збудження. Приклади: а) у кішки перерізали стовбур мозку і нанесли на підощву задньої лапи слабкий подразник — спостерігається згинання в гомілковому суглобові; сильніше подразнення — згинання ще і у колінному, далі — у тазостегновому. Іррадіації збудження перешкоджають багато численні гальмівні нейрони і синапси, що входять у склад НЦ; б) інтенсивне збудження мотонейрону — сильніше збудження клітин Реншоу, що гальмують активність мотонейрону - механізм, що захищає нервові клітини від надмірного збудження.

3. Оклюзія (лат. *occlusio* — закривати, замикати). Суть оклюзії полягає в тому, що під час одночасного подразнення двох аферентних волокон, які частково конвертують на одних і тих самих нейронах, кількість збуджених нейронів виявляється меншою, ніж сума збуджених нейронів при окремому подразненні кожного аферентного входу. В основі оклюзії лежать обидва процеси — конвергенції і дивергенції. **Оклюзія** — часткове перекривання збудження, що виявляється зменшенням рефлекторної реакції у разі надмірного аферентного збудження. В нормальній діяльності НЦ просторова сумація і оклюзія постійно міняються одна з одною, стаючи то більш то менш вираженими в залежності від сили аферентних подразників: при малій їх силі діє сумація, при сильних — оклюзія.

4. Загальний кінцевий шлях. Збудження від аферентних нейронів надходить до еферентних (5 чутливих : 1 руховий). Так, рухові нейрони, які іннервують дихальні м'язи, крім забезпечення акту вдиху беруть участь у таких рефлекторних реакціях, як кашель, чхання тощо. Звідси виходить, що ті самі рухові нейрони можуть залучатися до різних рефлекторних дуг. На рухових нейронах спинного мозку, що іннервують скелетні м'язи, закінчуються волокна різних низхідних

шляхів: скорочення м'язів – згиначів лапи тварини може бути отримане при подразненні шкіри на боці, при рефлексі почісування, при розгинанні протилежної кінцівки, чи умовному рефлексі на звук чи світло. Тому один і той самий руховий нейрон, через який здійснюються різні рефлекторні реакції, вважають їхнім **спільним кінцевим шляхом**.

5. Принцип зворотного зв'язку. Є первинні аферентні імпульси – йдуть у ЦНС і вторинні – виникають у рецепторних клітинах (м'язи, сухожилки, суглоби під час роботи), що постійно сигналізують про ступінь виконання рефлекторного акту, і порівнюють його ідеал програми з моделлю діяльності, яка сформувалася у функціональній системі як біологічно доцільна реакція. Вторинна аферентація має першочергове значення у забезпеченні координації рефлекторної рухової діяльності, оскільки імпульси від виконавчих органів, які прямують до ЦНС, інформують її про характер виконуваних рухів. Це дає змогу коригувати рухову активність (П. К. Анохін). У разі ушкодження аферентного зворотного зв'язку рефлекторна рухова діяльність порушується. Так, у хворих з ураженнями пропріоцептивної чутливості рухи, особливо ходіння, втрачають свою плавність і точність, мають вигляд поштовхів.

Функціональні принципи:

1. Іррадіація збудження - поширення імпульсів збудження, які виникають при подразненні окремих рецепторів на сусідні ділянки мозку. Вона тим ширше, чим сильніше і триваліше подразнення. Можлива завдяки численним відросткам у доцентрових нервових клітинах і вставних нейронах, що зв'язують різні нервові системи; різних порогів збудження окремих нейронів. Добре виражена у дітей, особливо у ранньому віці. Діти дошкільного і молодшого шкільного віку тільки при появі красивої іграшки розкривають рот, стрибають, сміються від задоволення. У реальних умовах, незважаючи на досить часту можливість широкої іррадіації у ЦНС, збудження фактично поширюється лише в певних напрямках, викликаючи чіткі рефлекторні реакції, обмежені гальмуванням. Спочатку збуджуються НЦ з малим порогом чутливості, потім з високим; коли збудження переходить від одного НЦ на інший, воно може викликати підпорогову деполяризацію і тим самим полегшити збудження.

2. Індукція - в нервових центрах один процес легко переходить в свою протилежність. Негативна індукція – збудження переходить у гальмування, навпаки – позитивна. В основі лежить передача збудження в синапсах і особливості взаємодії між НЦ. Концентрацію уваги можна розглядати як ослаблення іррадіації і посилення індукції

(удосконалюється з віком). Розсіювання уваги від шуму, сміху чи розмови – ослаблення індукції і посилення іррадіації, чи результат індукційного гальмування, наведеного новим вогнищем збудження. Послідовна індукція – посилена рухова активність школярів під час перерв після тривалого гальмування в руховій області кори великих півкуль протягом уроку. Тому відпочинок на перерві повинний бути активним і рухливим.

3. Реципрокна (взаємоузгоджена) іннервація – форма взаємодії між НЦ, коли одно направлені рефлекси посилюють дію один одного, а протилежні – гальмуються (скорочення м'язів – згиначів – розслаблення м'язів – розгиначів. Якщо подразнювати кінцівку спинального собаки електричним струмом, виникає звичайний згинальний рефлекс. Проте це досить складна рефлекторна реакція, оскільки одночасно зі скороченням м'язів — згиначів кінцівки відбувається розслаблення її м'язів-розгиначів. В основі такої взаємодії м'язів лежить координація центрів спинного мозку: збудження центру згиначів через вставні нейрони спричинює одночасне гальмування центру розгиначів. Таке гальмування називають **реципрокним** (Ч. Шеррінгтон) (завдяки вставним гальмівним нейронам – забезпечує координацію і точність рухів.

4. Пластичність НЦ - коли НЦ певною мірою можуть змінити характерну для них функцію (при пошкодженні окремих частин мозку виконання їх функцій забезпечують інші центри –блукаючий нерв зшити з плечовим нервом, що іннервує грудну кінцівку – дотик до кінцівки викликає блювання, а через 2 тижні рухи повністю відновлюються – ядра блукаючого нерву перебудували свою функцію).

5. Принцип доміанти (лат. *dominans* — панівний) був сформульований О. О. Ухтомським як загальний принцип функцій нервових центрів. Він полягає у тому, що в ЦНС постійно виникають і можуть тривалий час існувати домінуючі осередки збудження, які підкоряють собі роботу інших нервових центрів. Приклад: якщо у тварини з наповненим сечовим міхуром подразнювати руховий центр кори великого мозку, що викликає згинальний рефлекс, то виникає не згинальний рефлекс, а рефлекторне сечовипускання. Тому що збудливість центру сечовипускання була такою високою, що він став домінантним (провідним), тобто його нервові клітини почали реагувати й на сторонні подразники, збудження від яких поширювалося в корі великого мозку. У природних умовах існування організмів домінанта може охоплювати цілі системи рефлексів. Може виникати харчова, захисна, статеві та інші доміанти. Домінантний

осередок має підвищену збудливість, її критичний рівень деполяризації знижується настільки, що слабкі подразнення, які раніше не викликали збудження, тепер приводять до появи рефлекторної дії, стійкість збудження і здатність до його сумації, а також певну післядію збудження. При наявності домінантної ділянки, всі інші збудження, які надходять до інших ділянок нервової системи, тільки посилюють домінантне вогнище (зубний біль, притискання руки – збільшує біль; плач).

Контрольні запитання та завдання

1. Дайте визначення процесу гальмування.
2. Назвіть види гальмування і їх характерні особливості
3. Опишіть основні властивості нервових центрів.
4. Розкрийте механізм рефлекторної діяльності ЦНС.
5. Наведіть приклади принципів координації функцій організму.

Лекція №6.

Тема: "Фізіологія нервово – м'язової системи".

План:

1. Структура і функції рухового апарату.
2. Нервово – м'язове сполучення. Хімічний синапс.
3. Механізм скорочення м'яза.
4. Хімізм і енергетика м'язового скорочення.

1.

Подолання сил гравітації та інерції Землі привело до того, що апарат руху та опори всіх наземних тварин становить 50-52% загальної маси тіла, з яких на м'язи припадає 40-42%, що дозволяє урівноважити земне тяжіння та інерцію і пересуватися по поверхні землі. Вегетативні системи крові, кровообігу, дихання підпорядковані потребам м'язової системи, забезпечуючи її енергетичну і пластичну функції. Цілеспрямоване керування рухами зумовило розвиток нервової і чутливої системи організму. На основі цього явища фізіологи об'єднують нервову і м'язову системи в єдину **нервово - м'язову систему**. Активність апарату руху протягом всього життя є умовою існування організму і впливає на стан здоров'я людини (фізична культура – головна складова здорового способу життя). Рухи сприяють пересуванню крові по кровоносним судинам, проходженню їжі по травному каналу, обміну повір'я в легенях тощо. Рухи (включає мову і письмо) – головний засіб взаємодії організму людини з навколишнім середовищем.

Відомі 3 форми рухів: амебоїдний, в'їчастий і м'язовий. Перші 2 форми у людини теж виконують м'язи.

Структура і функції рухового апарату:

Руховий апарат складається з пасивної частини – кісток (10% усієї маси тіла) і активної – м'язи і нервово – м'язове закінчення нейронів. Руховий нейрон має 1 аксон, який у м'язі розгалужується, утворюючи кінцеві гілочки, які закінчуються на м'язовому волокні нервово – м'язовим синапсом (рис. 10).

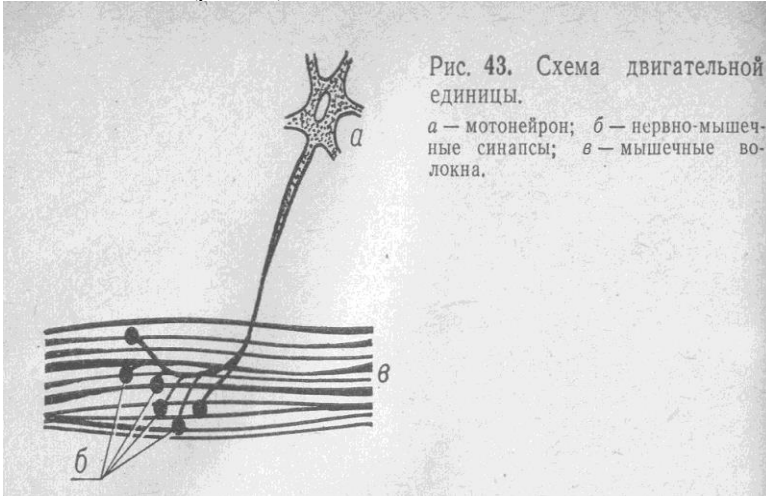


Рис. 43. Схема двигательной единицы.

а – мотонейрон; б – нервно-мышечные синапсы; в – мышечные волокна.

Рис. 10. Будова рухової одиниці

Отже, кожен руховий нейрон іннервує стільки м'язових волокон, скільки кінцевих гілочок має його аксон. Руховий нейрон з відростками і м'язові волокна, які він іннервує, складає **нервово – м'язову одиницю - головний функціональний елемент м'язу**. Мала рухова одиниця включає відносно малий мотонейрон з тонким аксоном, що утворює мало гілок і іннервує мало м'язових волокон – м'язи обличчя, кисті, пальців рук і ніг; велика – включає великий мотонейрон з товстим аксоном, що дуже галузиться. Чим більше тіло мотонейрону, тим товстіше його аксон, тим більше волокон він іннервує.

Структурна одиниця м'язу – м'язове волокно. Це багатоядерна клітина, що містить до 100 ядер (утворюється в зародковому періоду шляхом злиття кількох м'язових клітин – міобластів). Має циліндричну форму, товщину 10-100 мкм, довжину від кількох мм до кількох см.

Зовні волокно вкрите оболонкою - сарколемою, що складається з 2х шарів: зовнішнього (еластичний футляр, що надає м'язу пружності) та внутрішнього – базальної мембрани. Під сарколемою знаходиться внутрішній вміст м'язового волокна - саркоплазма, що складається з саркоплазматичного матриксу (ідина, у яку занурені скоротливі елементи м'язового волокна - міофібрили, розчинених білків (міоглобін і ін.), гранул глікогену, крапельок жиру та різних включень) та саркоплазматичної сітки (рис.11).

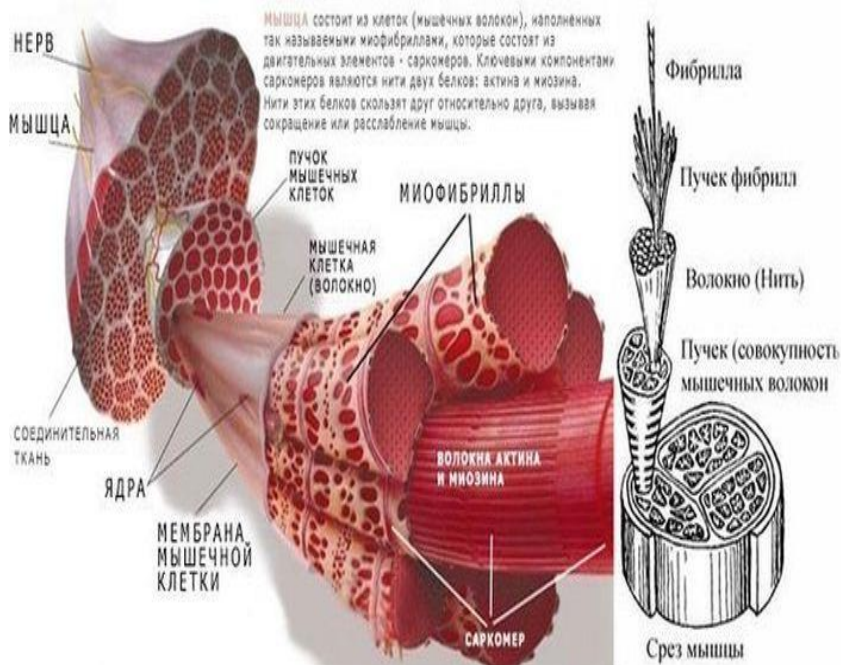


Рис.11. Будова м'язового волокна

Міофібрили складається з тонких ниток – міофіламентів, що бувають 2х видів: товсті, утворені скоротливим білком міозином, і тонкі – утворені актином. Тонкі міофіламенти в центральній частині перетинаються лінією Z (телофрагма) (нагадує щітку, щетинки якої напрямлені у протилежні боки). Ділянки міофібрили, розташовані між 2а лініями Z називаються саркомерами (мал. 12). Всередині кожного саркомеру між актиновими нитками знаходяться міозинові – товсті, що не доходять по бокам до телофрагми. У світловому мікроскопі ця ділянка саркомеру має вигляд темної смуги – подвійно заломлюють світло -анізотропія - анізотропні диски (А – диски). По обидва боки

від А – диску знаходяться ділянки, які складаються з тонких міофіламентів актину, мають поодинокі заломлення – ізотропію - ізотропні диски (І – дисками). вони тягнуться до Z – пластинок (мал. 12). Саме завдяки такому періодичному чергуванню світлих і темних ділянок у саркомері мязові волокна скелетних м'язів і м'язів серця мають поперечну смугастість. У середині А – диску видно більш світлу Н – зону, в центрі якої проходить М – лінія (рис. 12), яка складається з сітки опорних білків і утримує товсті міофіламенти у вигляді пучків в середині саркомеру. У м'язі, який знаходиться в стані спокою, відбувається незначне перекриття волокон товстих і тонких міофіламентів А і І – дисками.

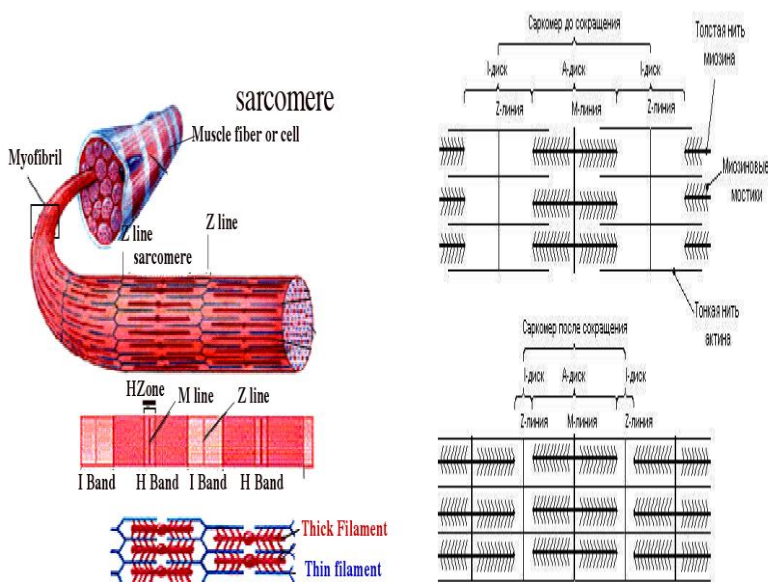


Рис.12. Будова саркомеру

Товсті міофіламенти складаються з поздовжньо орієнтованих молекул міозину (≈ 150 шт.), які мають подовжену форму і складаються з потовщеної частини - голівки, звуженої - шийки і хвоста (мал. 13). Молекули міозину вкладені в пучки, при цьому хвости їх направлені до середньої частини міофіламенти – М – лінії, а голівки в протилежному напрямку – до Z – лінії, що під час скорочення утворюють поперечні містки між міофіламентами міозину і актину.

Тонкі міофіламенти складаються з 2х ниток актину (як намисто): 2 нитки актину –“намиста”закручені одна навколо одної у вигляді подвійної спіралі (рис.13). В глибині цієї спіралі лежать молекули білка тропоміозину, які у стані спокою заважають власним розташуванням головам міозину контактувати з кулькою актину. На кінці молекули тропоміозину міститься молекула білка тропоніну. 1 тропоміозин зв'язаний з 7 актиновими молекулами і 1 тропоніною. Кожен товстий міофіламенти оточений 3 тонкими, які розташовані до нього під кутом 120° .

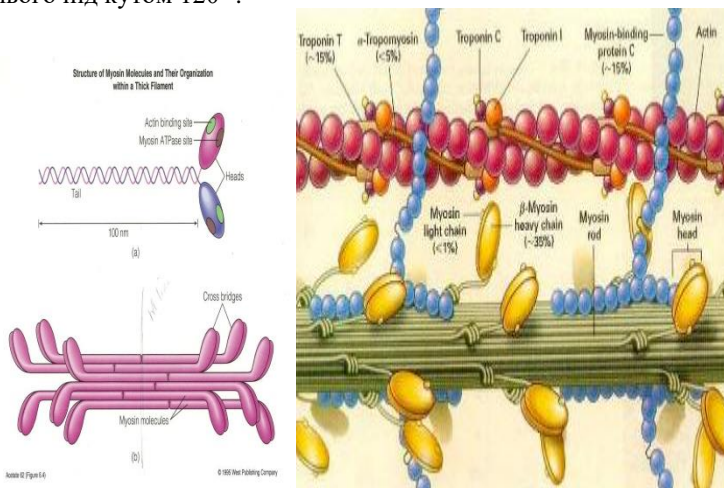


Рис.13. Будова актину та міозину

Саркоплазматична сітка (10-15% маси м'язового волокна) - складається з поздовжніх трубочок, розташованих між міофібрилами і паралельно їм витягнутих міхурцям. М'язове волокно всередині перетинають поперекові Т – трубочки (Т – система, пронизують цитоплазматичну мембрану і таким чином з'єднують внутрішню частину клітини - волокна з навколо клітинним простором). Поздовжні трубочки у зонах контактів з поперечними утворюють цистерни. Тріади з'єднують поперечну трубочку з прилеглими до неї з обох боків цистернами.

Така система каналців і цистерн збільшує поверхню саркоплазматичної сітки у порівнянні з поверхнею сарколеми у 100 разів. Саркоплазматична сітка зв'язує між собою окремі ізольовані м'язові волокна -міофібрили у єдину систему, завдяки чому вони здатні скорочуватися і розслаблюватися в одному режимі

2.

Аксони рухових нейронів, які розташовані у передніх рогах спинного мозку, утворюють з волокнами скелетних м'язів синапси = нерво – м'язові кінцеві пластинки. Від центральних синапсів вони відрізняються регуляторними субсинаптичними складками, що збільшують площу синаптичної перетинки (рис. 14). У пресинаптичному закінченні знаходяться мітохондрії, а також безліч синаптичних пухирців, в яких міститься медіатор – ацетилхолін. В синаптичній щілині знаходиться фермент ацетилхолінестераза, яка руйнує ацетилхолін, тому дія його на мембрану м'язового волокна дуже короткочасна. Якщо мотонейрон посилає тривалі імпульси протягом достатньо довгого часу, то запаси ацетилхоліну в пресинаптичній мембрані вичерпуються і передача імпульсу через нерво – м'язовий синапс зупиняється. Окрім того, коли імпульси ідуть з великою частотою по аксону, фермент не в змозі зруйнувати весь ацетилхолін і він накопичується у синаптичній щілині, що також зупиняє передачу імпульсу. Ці 2 фактори можуть мати місце при інтенсивній тривалій м'язовій праці, що приводить до зниження працездатності - втоми. Дія ацетилхоліну викликає зміни іонної проникності постсинаптичної мембрани м'язового волокна і ПД розповсюджується по м'язовому волокну поряд з хвилею скорочення. Так як, імпульс від мотонейрону надходить до всіх кінцевих гілок аксону майже одночасно, то скорочення всіх м'язових волокон 1 рухової одиниці відбувається одночасно - всі м'язові волокна рухової одиниці працюють як єдине ціле.

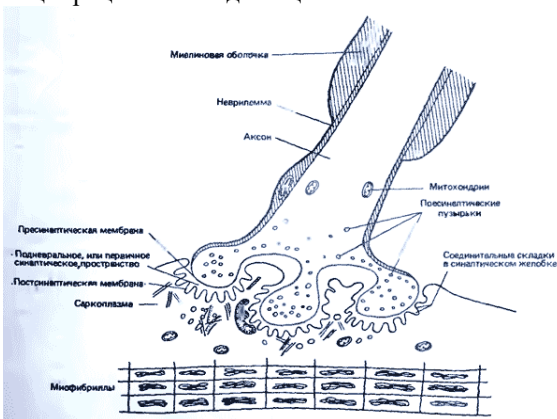


Рис. 14. Будова нерво – м'язового синапсу

Від аксону мотонейрону ще до виходу з спинного мозку відходить зворотна бічна гілка, яка розгалужуючись у сірій речовині спинного мозку, утворює синаптичні контакти з гальмівними нейронами – клітинами Реншоу. Збудження клітин Реншоу (по основному аксону, далі по бічній гілці і до гальмівного синапсу клітини Реншоу) приводить до гальмування мотонейронів (чим частіше збудження, тим значніше гальмівний вплив клітин - обмеження частоти імпульсації мотонейронів). Гальмівний вплив клітин Реншоу на малі мотонейрони сильніше чим на великі (малі розряджаються з меншою частотою – 20-25 імпульсів в секунду, чим великі – 40-50 в 1 сек.), тому малі мотонейрони називають “повільними”, а великі – “швидкими”. Окрім того швидкість проведення імпульсу по тонким аксонам малих мотонейронів менше, чим по товстим аксонам великих мотонейронів.

Розмір мотонейрону визначає його поріг збудження. Чим менше розмір, тим легше він збуджується, тобто подіяти на нього подразником невеликої інтенсивності. Це пов'язане з тим, що у малих мотонейронах збуджуючі синапси розміщені ближче до аксонного бугорка (місце виникнення ПД), у порівнянні з великими мотонейронами. Окрім того, у малих мотонейронах опір току більше чим у великих, тому і спад напруги (ПД спадає до мінусових величин) більш значне, а, отже, і поріг збудження малого мотонейрону досягається при менших синаптичних збуджуючих впливах, чим у великих. Малі мотонейрони є низькопороговими, а великі – високопороговими.

3.

М'язове волокно скорочується внаслідок скорочення послідовно з'єднаних саркомерів: довжина акти нових і міозинових міофіламентів не змінюється, а зменшується ширина світлих I- дисків – наслідок втягування (зближення акти нових ниток при скороченні і віддалення – при розслабленні) тонких міофіламентів у проміжки між товстими за принципом ковзання - **теорія ковзання** (рис. 15).

Механізм розповсюдження ПД по м'язовому волокну: ПД кінцевої пластинки є причиною виходу ацетилхоліну (медіатора), що викликає деполяризацію поверхні сарколеми м'язового волокна в місці розташування кінцевої пластинки. Він розповсюджується і по поверхні сарколеми і по T – системі, а також відбувається деполяризація перетинок цистерн, що сприяє швидкому виходу іонів Ca^{2+} з них. Саме іони Ca^{2+} запускають механізм скорочення: 2 іони Ca^{2+} прикріплюються до 1 молекули тропоніну → молекула тропоніну глибше занурюється у жолобки між закрученими нитками актину (так

знімається перешкода контакту між головками міозину і кульками актину, які з'єднуються між собою, утворюючи містки).

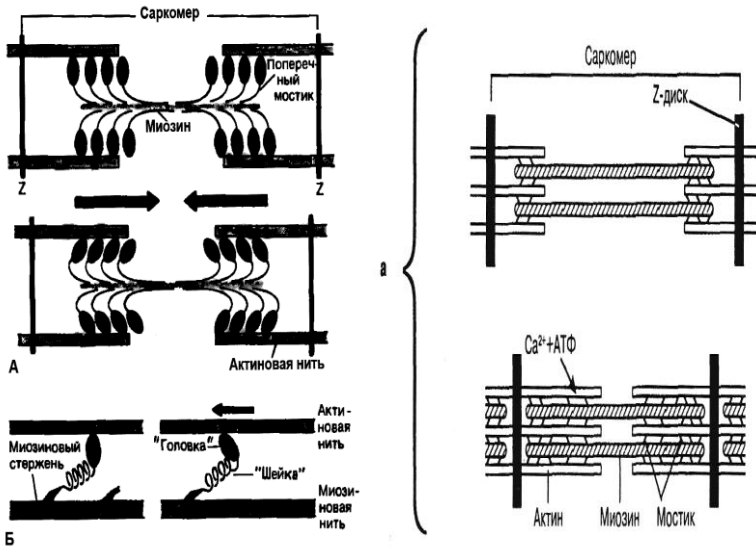


Рис. 15. Механізм скорочення м'язового волокна

Одразу після цього головка міозину повертається на 45° , розвиваючи певне напруження, що передається на шийку (1 повернення – скорочення саркомеру лише на 1% своєї довжини) (рис 15). Далі голівка міозину розриває зв'язок з актиновими міофіламенатами і знову під прямим кутом з'єднується з новою кулькою актину, розташованою ближче до Z – пластинки. Таке послідовне з'єднання поперечних містків повторюється багато разів до повного скорочення м'язового волокна. Підвищена концентрація іонів Ca^{2+} у міофібрилярному просторі зберігається декілька мс., далі кальцій кальцієвими насосами перекачується у цистерни саркоплазматичної сітки, а тропоміозин знову гальмує міозин – АТФ – азу і взаємодія поперечних містків припиняється (набувають попередньої форми) - м'яз розслабляється. Отже, Ca^{2+} - є внутрішньоклітинним медіатором. Потенціал спокою – 90мВ, потенціал дії – 30-40мВ, що розповсюджується по всьому м'язовому волокну зі швидкістю 5 м/с (значно менше за нервові розповсюдження)

4.

При активації м'язу інтенсивність процесів обміну в ньому підвищується у 10-100 разів. Джерелом енергії для м'язового

скорочення є АТФ, що розщеплюється під впливом ферменту, роль якого при збудженні м'язу виконує власне сам м'язовий білок – міозин (голівка міозину має активні центри для розщеплення АТФ; активується відразу після встановлення зв'язку між голівкою і молекулою актину). Розщеплення АТФ (кілька мс.) відбувається за участю іонів Ca^{2+} , а енергія що виділяється витрачається на поворот голівки міозину. Так хімічна енергія перетворюється на механічну, без проміжної стадії – перетворення у теплову. Цим м'яз, як двигун, відрізняється від відомих двигунів створених людиною. Хімічна енергія у м'язі використовується в повній мірі з найменшими втратами.

Кількість АТФ в м'язі обмежене (– 0,75% ваги м'яза), проте, навіть при безперервній праці запаси АТФ не вичерпуються, тому що вона постійно утворюється з АДФ у м'язовій тканині. АДФ припиняє дію ферменту міозин – АТФ – ази, кальцієвий насос зменшує концентрацію Ca^{2+} (перекачування іонів відбувається з затратою енергії – на поверхні двох іонів Ca^{2+} витрачається 1 молекула АТФ; якщо викачувати АТФ з м'язового волокна а потім подразнити, м'яз залишиться у скороченому стані, поки в розчин не надійде АТФ), саркомер розслаблюється. Отже, під час діяльності м'язів енергія АТФ використовується на 3 головні процеси:

- роботи натрій – калієвого насосу (процес збудження);
- конформації міозинових молекул (процес скорочення);
- роботи кальцієвого насосу (процес розслаблення).

Запасів АТФ в клітині достатньо лише на 10 поодиноких скорочень, тому вона постійно відновлюється шляхом окисного фосфорилування (приєднання до молекули АДФ залишку фосфорної кислоти – утворюється АТФ). Для синтезу АТФ потрібна енергія, яка може надходити з 3х джерел:

- 1) – розпад креатин фосфорної кислоти -креатин фосфату (з'єднання креатину з фосфорною кислотою, при його розпаді, фосфорна кислота, що вивільнилася, йде на синтез АТФ). Це перший енергетичний резерв м'яза, який діє миттєво (при поодиноких короткочасних м'язових напруженнях – стрибок, підняття штанги, удар, прийом швидкий у боротьбі). Тому всю систему забезпечення енергією м'язового скорочення називають фосфогенною.
- 2) Друге джерело забезпечення ресинтезу АТФ є безкисневє розщеплення вуглеводів - глікогену і, в меншій мірі, глюкози - анаеробний глікогенез - гліколіз, а система – лактацидна чи гліколітична (з'єднання вуглеводу з фосфорною кислотою - глікоген, а також глюкози, яка надходить з крові послідовно

розпадається до молочної кислоти (1 молекула глюкози – 2 молекули молочної кислоти з вивільненням фосфорної кислоти). Гліколітичні ферменти знаходяться лише у сарколемі, тому ресинтез АТФ відбувається лише тут. Емкість лактагенної системи незначна, тому вона має вирішальне значення тільки під час роботи, тривалість якої від 20 с до 1-2 хв. (біг на 100-200 метрів). Ємність цієї системи лімітується не наявністю глюкози, а кінцевим результатом – молочною кислотою, яка слабо дифундує у кров і накопичується у м'язовому волокні підвищуючи його рН, що пригнічує активність ферментативних систем і затримує ресинтез АТФ.

- 3) Аеробне окислення вуглеводів і жирів і білків у мітохондріях до CO_2 і H_2O . Це найбільш ефективний шлях звільнення енергії. Аеробне розщеплення глюкози дає у 9 разів більше АТФ, ніж анаеробне, але цей процес відбувається повільно. У жирів енергетична ємність найбільша. Так 1 моль КрФ дає 10,5 ккал, 1 моль глюкози при анаеробному окисленні – 50 ккал, при аеробному – 700 ккал, то 1 моль жиру – 2400 ккал. Запаси жирового депо людини настільки великі, що їх вистачить для енергетичного забезпечення безперервного ходіння 7-10 днів.

Ось чому короточасні спортивні напруги можна виконувати без дихання в анаеробних умовах, а довготривалі – потребують аеробних умов. Якщо дихання під час роботи недостатнє, то відбувається накопичення продуктів розпаду: креатин, молочна кислота, виведення яких відбувається з підвищеним використанням кисню (поглинається після праці) - кисневий борг.

Контрольні запитання та завдання

1. Дайте визначення нервово – м'язовій одиниці.
2. Опишіть малі та великі м'язові одиниці.
3. Пригадайте будову м'язового волокна та саркомеру.
4. Розкрийте механізм розповсюдження ПД по м'язовому волокну.
5. Порівняйте будову тонких та товстих міофіламентів.
6. Самостійно розгляньте процес фізичного стомлення.
7. Самостійно розгляньте зміну основних параметрів властивостей м'язової системи з віком.
8. Опишіть роль АТФ у процесі м'язового скорочення.

Лекція №7.

Тема: “Механіка м’язового скорочення”.

План:

1. Форми і типи м’язового скорочення.
2. Сила і робота м’язів.
3. Рухові одиниці і їх різноманітність.
4. Тонус скелетних м’язів.
5. Регуляція рухів.

1.

Характер скорочення м’язу залежить від частоти імпульсації рухових нейронів. У відповідь на поодинокий імпульс відбувається швидке скорочення, за яким спостерігається розслаблення – **процес поодинокого скорочення** (10 імпульс/сек. для повільних рухових одиниць) (рис 16). Складається з таких елементів:

- 1) прихованого - латентного періоду збудження (період від початку нанесення подразнення до початку скорочення – до 15 мс);
- 2) фази підйому, що пов’язана з скороченням (поступове зростання напруження і досягає свого найбільшого значення через 50 мс);
- 3) фази розслаблення - подовження м’язу (тривалість приблизно дорівнює фазі скорочення – 50 мс).

- Одиночное сокращение (А), суммация (Б), тетанус (В)

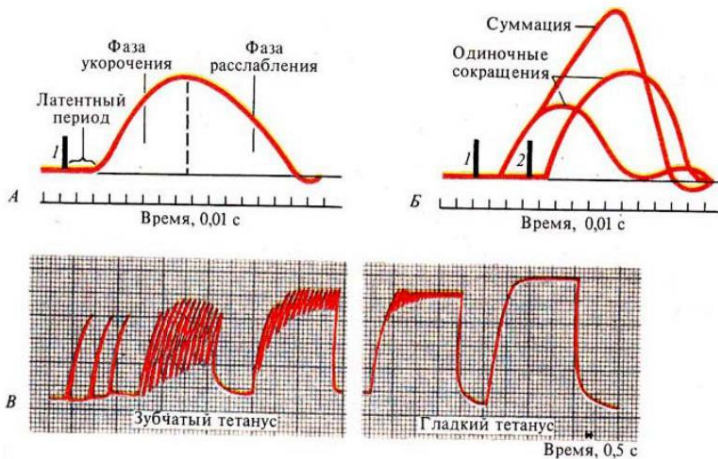


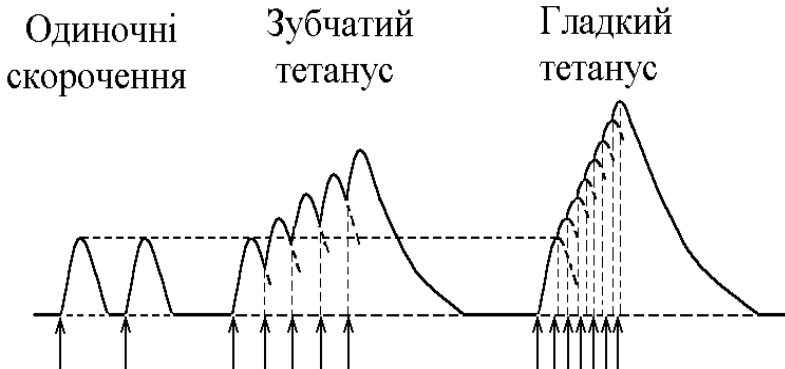
Рис. 16. Поодинокі та тетанічні скорочення

Напруга, що розвивається кожним м'язовим волокном під час поодинокого скорочення є величина постійна для кожного м'язового волокна. Тому напруга, що розвивається під час одиночних скорочень постійна і визначається числом волокон, що складають дану рухову одиницю. Так, у кішки найменші рухові одиниці при одиночному скороченні розвивають напругу у декілька десятих граму, а найбільші – до декількох грамів.

Рухові одиниці відрізняються за тривалістю поодинокого скорочення: повільні (тривалість поодинокого скорочення – 0,2 сек.) і швидкі (тривалість поодинокого скорочення значно коротше - до 0,05с).

Тетанічне скорочення (тетанус) – тривале скорочення м'яза, виникає тоді, коли до м'яза надходить не поодинокі подразнення, а їх серія (мал. 16). У цьому випадку хвилі скорочення накладаються одна на одну - суперпозиція (рефракторний період збудливості м'язового волокна менший за прихований період скорочення і тому м'язове волокно, що не встигло ще відповісти на попереднє подразнення, сприймає наступне. Кожний наступний імпульс надходить у момент, коли ще не закінчилася хвиля попереднього скорочення.

Залежно від частоти імпульсації тетанус може бути неповним - зубчастим (виникає при такій частоті, коли кожен наступний імпульс застає м'яз у періоді розслаблення; відбувається чергування підйому і спаду напруги) і повним - суцільним (коли нова хвиля розпочинається на початку розслаблення; відсутні різкі коливання у напрузі м'язових волокон) (рис 17).



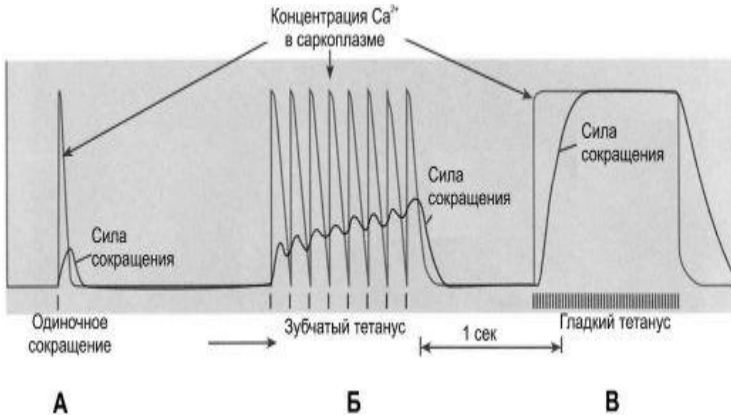


Рис. 17. Зубчастий та повний тетанус

Оскільки 0,04с.(для повільних) і 0,02с (для швидких) треба для максимального скорочення (коли мотонейрон посилає імпульси з частотою, при якій кожне нове скорочення починається на піку підйому напруги іншого) повільного мотонейрону, то тетанічне скорочення настане при частоті імпульсації 25 імп/сек., а суцільний тетанус – більший за 25 імп/сек. – не буде викликати більшого підйому напруги (то їм не має ніякого сенсу працювати з більшою частотою, це буде стомлюючим для самого мотонейрону). Ось для чого потрібні клітини Реншоу, що обмежують верхню частоту імпульсації мотонейрону. Для швидких мотонейронів гладкий тетанус настає при імпульсації 50 імп/сек. М'яз складається з сотень рухових одиниць, що скорочуються позмінно (асинхронно), тому тетанічне скорочення може бути і при меншій частоті. Загалом, напруга, яку розвиває м'язове волокно при повному тетанусі, в 3-4 рази більша, ніж при поодинокому скороченні. У природних умовах по рухових нейронах до м'язу надходить серія імпульсів, тому тетанічний режим для скелетних м'язів є фізіологічним. Максимальне скорочення спостерігається тільки при оптимальному режимі імпульсації, надзвичайно висока частота подразнень викликає зниження сили скорочень м'язів. Високий частотний діапазон, в якому працюють швидкі мотонейрони, можливий завдяки відносно слабкій гальмівній дії клітин Реншоу на ці мотонейрони. Поодинокі скорочення для м'язової системи є практично невтомними, бо кожне слідуюче скорочення починається після розслаблення і м'язові волокна відновлюють потенціал витрачений під час скорочення (праця на довгі часи), при тетанічному скороченні – починається до розслаблення чи

до його завершення, тому праця не може тривати довго, настає швидка втома.

Типи скорочення:

- ізометричний (рівний) – м'яз буде розвивати напругу, не змінюючи власної довжини;
- ізотонічний – м'яз змінює довжину не змінюючи напруги;
- міометричний - концентричний – м'яз долає опір при скороченні;
- ексцентричний – навантаження на м'яз більше, ніж його сила, і він розтягується не зважаючи на свою максимальну напругу.

Форми скорочення: динамічна (м'яз попеременно скорочується і розслабляється) і статистична (м'яз при напруженні не може подолати опір).

2.

Сила м'язу – напруга, яку розвиває м'яз при скороченні. Максимальне її значення вимірюється в ізометричному режимі (без зміни довжини) і виражається у кілограмах. Одне м'язове волокно здатне розвивати силу до $0,1 \cdot 10^{-3}$ – $0,3 \cdot 10^{-3}$ кг. Товсті волокна розвивають силу більшу чим у тонких, бо мають більшу кількість білків, що входять до їх складу.

Сила м'язу залежить від:

- кількості м'язових волокон, одночасно втягнутих у процес скорочення (найменша кількість м'язових волокон, що може бути одночасно збудженою - 3%, а найбільша – 80% усіх волокон м'язу);
- довжини, яку він має на початок скорочення (попередньо розтягнутий м'яз сильніший);
- характеру розташування волокон у ньому: паралельно – волокнисті, веретеноподібні і перисті м'язи;
- характеру впливу симпатичної частини автономної нервової системи, яка підвищує силу стомленого і не стомленого м'язу (феномен Орбелі – Гинецинського; в цьому суть адаптаційно – трофічного впливу симпатичної нервової системи);
- від особливостей прикріплення їх до кісток (тим більша сила, чим далі від точки опори важеля - кістки і ближче до точки додатка сили ваги вона прикріплюється);
- збудження, лабільності, живлення.

Сила одного і того ж м'яза залежить від: частоти подразнення м'яза і від вихідної довжини м'яза. Сила різних м'язів залежить від кількості м'язових волокон і їх товщини та від співвідношення м'язових

волокон, які входять до складу м'яза (комбінації РО (рухових одиниць) – швидких-товстих і тонких-повільних).

Збільшення кількості м'язових волокон і частоти імпульсації підвищує силу м'язового волокна.

Якби всі м'язи людини скоротилися одночасно і максимально, то сила, що розвивається ними, досягала б 25т. Скорочуючись і напружуючись, м'яз виконує механічну роботу. Робота м'язів вимірюється добутком величини ваги піднятого вантажу на величину укорочення м'яза. **Розрізняють максимальну і абсолютну силу м'яза.** Максимальна сила м'яза характеризується найбільшою величиною вантажу, який м'яз при скороченні здатен відірвати від опори. Абсолютна сила - максимальна сила в кілограмах, віднесена до 1см² поперечного розрізу всіх волокон м'язу. Інколи вони співпадають, інколи ні – це залежить від будови м'яза.

Людина може тривалий час зберігати постійну позу – статистична напруга м'язів (стояння, тримання голови у вертикальному положенні), коли м'яз знаходиться у стані напруги. Вона вимагає одночасного скорочення майже всіх м'язових волокон і, отже, є нетривалою через стомлення, що розвивається. При динамічній роботі по черзі скорочуються різні групи м'язів (швидко скорочуються, працюють з великою напругою). Різні групи м'язових волокон при динамічній роботі скорочуються по черзі → тривало працюють. Нервова система, керуючи роботою м'язів, пристосовує їх роботу до поточних потреб організму. Це дає їм можливість працювати економно, з високим коефіцієнтом корисної дії. Властивість людини виконувати довгий час фізичну роботу називають фізичною працездатністю (визначається ергометрами – велоергометр; кгм/хв). Чим більше людина виконує роботи за одиницю час, тим вище його працездатність. Вона залежить від віку, статі, тренуваності, факторів навколишнього середовища, функціонального стану організму.

Внутрішня робота пов'язана з процесами, які відбуваються в самому м'язовому волокні: рух іонів під час збудження і після нього, тертя, втрати енергії при ресинтезі АТФ і ін. Зовнішня виконується при переміщенні вантажу, тіла чи його частин у просторі (добуток сили на відстань $A = FS$). Максимальна робота досягається при середніх навантаженнях. Зовнішня робота залежить від швидкості скорочення, максимальною вона буде при середній швидкості = **закон середніх навантажень і середніх швидкостей.**

3.

За будовою розрізняють:

- 1) **малі РО** – мають руховий нейрон з тонким аксоном, що закінчується кількома кінцевими гілочками, які іннервують невелику кількість м'язових волокон (10-12). Входять до складу м'язів обличчя, кистей, стоп, частково великих м'язів тулуба і кінцівок. Мають високу збудливість, низький поріг збудження.
- 2) **великі РО** – мають великі рухові нейрони з товстими аксонами, які густо галузяться, і іннервують до кількох тисяч м'язових волокон. входять до складу великих м'язів тулуба і кінцівок. Мають високий поріг збудливості, стійку імпульсну активність і високу витривалість.

За функціями :

- 1) **швидкі** – включаються на початку м'язового скорочення (тому швидко зростає м'язове напруження), товстіші, мають більшу кількість міофібрил і тому розвивають більшу силу, ніж повільні, тому їх сила значно вища; гірше постачаються кров'ю, тому мають високу активність гліколітичних ферментів і підвищений вміст глікогену. Пристосовані до сильних і швидких, але короткочасних м'язових скорочень.
- 2) **повільні** – здатні без зниження частоти імпульсів працювати десятки хвилин – нестомлювані, тобто мають низьку стомлюваність м'язових волокон, що забезпечується добре розвинутою капілярною сіткою, яка забезпечує їх краще кровопостачання і газообмін; підвищеною кількістю міоглобіну, що полегшує транспорт кисню до мітохондрій; великою кількістю жирів у саркоплазмі – субстрату окислення. Саме тому повільні м'язові волокна пристосовані для забезпечення несильних, але тривалих м'язових скорочень.

У людей структура м'язів змінюється з віком: кількість швидких м'язів зменшується. Гіподинамія теж призводить до зменшення товщини швидких м'язових волокон (гіпотрофія). Цим пояснюється втрата людиною здатності до напружень великої сили.

4.

М'язовий тонус- часткове скорочення, коли м'яз напружений, але не робить рухів (у спокої). Тонічна напруга утримує внутрішні органи в нормальному положенні і зберігає визначену позу. Під час сну, при наркозі тонус м'язів дещо знижується, тіло розслаблюється. Цілком зникає м'язів тонус тільки після смерті. Характеризується незначними енергетичними витратами, тому він не супроводжується втомою. Забезпечується асинхронним скороченням і розслабленням повільних РО, які включаються імпульсами малої частоти. В їх склад

входить велика кількість не скоротливих білків, тому їх в'язкість вища за в'язкість швидких м'язових волокон, і з посиленням збудження стає більшою і стійкішою. При припиненні збудження вони ще тривалий час протидіють пасивному розтягненню.

5.

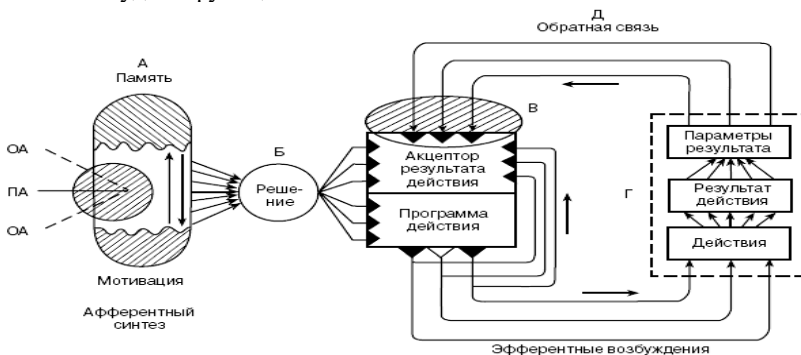
Однією з основних функцій нервової системи є керування рухами (Сеченов І.М.: “Всі зовнішні прояви мозкової діяльності можуть бути зведені до м'язового руху”). В еволюційному плані механізми керування рухами вдосконалювалися шляхом їх нашаровування програмованих рухів на раніш побудовані пристосувальні поведінкові реакції - механізм керування рухами являє собою складну багаторівневу нейрональну систему, побудовану за ієрархічним принципом. Кожний рівень цієї системи має свій функціональний механізм, який направлений на регуляцію рухів, що бувають 2х видів: ті, що направлені на підтримання положення тіла у просторі та власне рухи.

Людина в зв'язку з прямоходінням (складно підтримувати рівновагу), спеціалізацією передніх кінцівок до здійснення трудових і інших тонких рухів, використання рухового апарату для комунікації (мова, письмо) залучає у керування рухами вищі форми діяльності мозку, що пов'язані з свідомістю - довільні рухи.

Нервовий механізм регуляції рухів – це складна функціональна система (П.К. Анохін) (схема 3), яка включає такі підсистеми:

- блок аферентного синтезу;
- блок планування кінцевого корисного наслідку;
- блок програмування параметрів дії і контролю їх виконання.

Схема3. Будова функціональної системи за П.К. Анохіним



Спинальний рівень управління рухами. Структури спинного мозку виконують такі функції:

- 1) організують тонус м'язів як фон активних рухів;
- 2) формують рухові рефлекси – згинання і розгинання, ритмічні рефлекси крокування;
- 3) координують рефлекси різних метамерів (реципрокне гальмування);
- 4) змінюють обмін речовин у м'язах у відповідності з рівнем їх діяльності (адаптаційно – трофічна регуляція).

Нейронні механізми спинного мозку утворені руховими нейронами, проміжними нейронами і нейронами симпатичної частини автономної нервової системи. Альфа (α) – рухові нейрони іннервують позмуговані м'язові волокна, які складають всю масу скелетних м'язів. Гамма (γ) – рухові нейрони іннервують внутрішньоверетенні м'язові волокна, які виконують рецепторну функцію зворотного зв'язку управління рухами здійснюється завдяки безперервним взаємодіям α і γ – рухових нейронів. Проміжні рухові нейрони зменшують чи гальмують збудження певних нейронів.

Структури спинного мозку утворюють об'єднання – функціональні нейронні ансамблі, які закладаються генетично. Це, власно, і є рухові центри, що мають свої рефлексогенні зони і еферентні структури. Для кожного такого центру існують певні поля з рецепторів шкіри і власних рецепторів м'язів (пропріорецепторів). Відносна самостійність спинного мозку в керуванні рухами зумовлена тим, що 90% синаптичних контактів починаються і закінчуються саме в спинному мозку і тільки 10% утворюються волокнами, що надходять з центрів головного мозку.

Регуляція рухів головним мозком: формування програм дії; регулювання і координація рухових акти пози і цілеспрямованих рухів.

Спонування до дії (мотивації) виникає при порушенні гомеостазу (голод, спрага) чи при дії біологічних, а у людини і соціальних потреб. Ці дії пов'язані з нервовими процесами в підкоркових мотиваційних ділянках і асоціативних неспецифічних ділянках кори великого мозку. Закінчуються ці нервові процеси модуляцією певних відчуттів і формуванням програми дії. Утворення цієї програми відбувається за участю ядер основи і мозочка, які діють на рухову кору через ядра зорового бугра.

Нервові імпульси з рухових центрів розповсюджуються через низхідні шляхи, кірково – спинномозкові і спинномозковосітчастий. Такі системи, як ядра основи, лімбічна система, сітчастий утвір

середнього мозку, мозочок, не мають прямих зв'язків з нейронами спинного мозку, а здійснюють свій вплив переважно через сітчастий утвір довгастого мозку.

Ієрархічна система координації рухів Н.А.Берштейна (за анатомічною будовою):

I рівень складності – рівень палеокінетичних регуляцій (рубро – спіральний рівень ЦНС). Давній рівень, який керує головним чином м'язами тулуба і шиї, керує збудливістю спинальних структур, забезпечуючи іннервацію м'язів – антагоністів. Керує ним рухи плавні і виносливі, як би злиття рівноваги і руху. Цей рівень забезпечує тонус всієї мускулатури і його дії повністю довільні.

II рівень – рівень синергій і штампів - таламо – паллідарний. Рухи характеризуються залученням в синергію м'язів, стереотипністю, періодичністю, формуються відчуття прискорення, диференціювання чутливості дотику, уколу, тертя (больова і температурна мають "місцеві знаки" рецепції) - аферентація власного тіла.

III рівень – просторового поля - пірамідно – стріарний. Просторове поле – це сприйняття і володіння зовнішнім навколишнім простором. Воно дуже велике, однорідне (гомогенне), незмішване, метричне і геометричне (дотримання геометричної форми). Рівень заповнений об'єктами (з їх формою, розмірами і масою) і силами, що надходять від цих об'єктів і діють між ними.

IV рівень – дій (предметних дій, змістовних ланцюгів) = тім'яно – премоторний.

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть схематичну будову поодинокого та тетанічного скорочення м'язового волокна.
2. Порівняйте особливості видів тетанусу.
3. Пригадайте типи та форми скорочення м'язів.
4. Укажіть, що саме собою являє тонус м'язів.
5. Порівняйте будову тонких та товстих міофіламентів.
6. Розкрийте особливості сили м'язів.
7. Порівняйте системи керування рухами за П.К. Анохіним та Н.А. Берштейном.
8. Опишіть будову та особливості діяльності не посмугованої (гладенької) м'язової тканини.

Лекція №8.

Тема: “Система керування рухами. Рухові рефлексії”.

План:

1. Моторний рівень кіркового керування рухами.
2. Кільцеве керування рухами (теорія сенсорних корекцій).
3. Рухові програми.
4. Координація рухів.
5. Типи рухів. Класифікація рухових рефлексів.

1.

Керування рухами у людини забезпечується багаторівневою рефлекторною системою, яка сформувалася в процесі еволюції нервової системи. Найвища, керуюча роль в управлінні рухами належить кірковому рівню, вчасності руховій моторній корі, що знаходиться в передній області центральної звивини. “Вихідні клітини” моторної кори – пірамідні клітини – дають початок основному нисхідному кірковому руховому тракту – пірамідному тракту, через який кора здійснює керування моторною системою на всіх рівнях: підкірковому (підкіркові рухові ганглії великого мозку - стріо – палідарна система), стовбуровому (рухові центри довгастого і середнього мозку) і сегментарному (рухова система спинного мозку). На “виході” моторної системи знаходяться рухові нейрони – мотонейрони: ті, які розміщені в передніх рогах сірої речовини спинного мозку посилають свої аксони до м’язів тулуба і кінцівок; ті, які розміщені в ядрах черепномозкових нервів стовбура мозку – до лицевих м’язів. Роль кортикальної пірамідної системи у різних тварин не однакова: руйнування моторної кори у щурів майже не відбивається на рухах; у кішок і собак приводить до рухових порушень, але не виключає можливості рухів (ходьби, бігу; у людини – в результаті пошкодження моторних областей кори чи пірамідного тракту приводить до повного паралічу рухів - **кортиколізація рухів**).

Рухова команда, що передається з кори головного мозку, впливає через більш низькі моторні рівні, тобто, без нормальної діяльності нижче розміщених моторних центрів кіркове моторне керування було б незавершеним. В основі роботи моторних центрів різних рівнів і всієї системи в цілому лежать рефлекторні механізми. Кожний моторний рівень являє собою центр замикання і об’єднання (інтеграції) рухових рефлексів різної степені складності. Нижчі моторні рівні є центрами відносно простих рухових рефлексів, що викликаються чітко визначеними подразниками і здійснюються через постійні рефлекторні шляхи. на вищих рівнях – більш складні міжнейронні зв’язки, що забезпечують різноманіття кінцевих ефектів. Моторні особливості

складної рухової поведінки не пов'язані з чіткими зовнішніми подразниками, і тому їх називають довільними рухами (як би залежать тільки від волі суб'єкта). Річ у тому, що рухова програма випрацьовується нервовою системою не тільки у відповідь на отриману інформацію, але і визначається попереднім досвідом, пам'яттю.

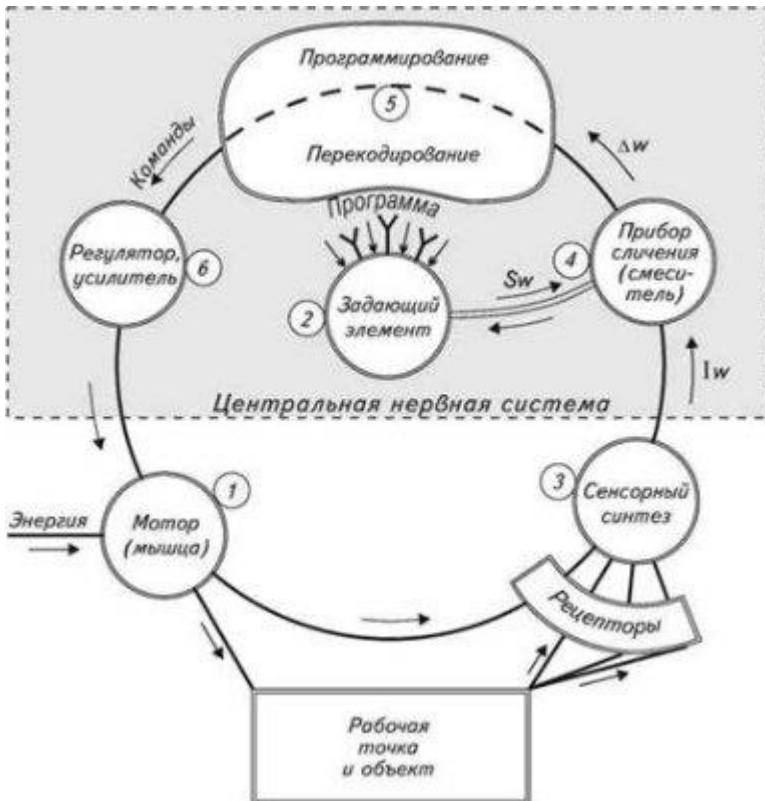
Рухові рефлекси нижчих рівнів є більш визначеними, стандартними, з повторювальною, відносно одноманітною руховою реакцією на стандартні подразники. Визначений стандартний характер простих рухових реакцій забезпечується вродженими фіксованими шляхами і способами взаємодії між елементами рефлекторного ланцюга, що замикається на даному рівні. При керуванні рухами вищий моторний рівень здійснює на підлеглий йому нижчий рівень такі керуючі впливи, які викликають перебудову зв'язків і способів взаємодії нейронів цього нижчого рівня (відбувається зміна в характері рефлекторної відповіді нижчого рівня). Створюється не жорстка, а динамічна система рефлекторної взаємодії елементів нижчих моторних рівнів, які змінюються під впливом вищих. Характер перебудови на нижчому рівні задається вищим у відповідності з вимогами майбутнього руху. Так, керівник заводу визначає взаємодію начальників цехів при виконанні ними завдання наданого шляхом наказу; начальники цехів – взаємодію майстрів. При цьому в різних ситуаціях характер взаємодії може бути різним – він визначається задачею, що вирішується: випуск різних видів продукції при різній степені тривалості її виготовлення.

2.

В природних умовах керування рухами перед організмом стоїть окрема рухова задача (точно попасти в ціль, розвинути потрібну швидкість). Досягненню цієї цілі перешкоджають численні зовнішні і внутрішні збивчі моменти. Тому в процесі виконання рухів потрібно весь час вносити корекції, направлені на знищення розбіжностей між потрібним кінцевим ефектом і проміжним ефектом, досягнутим в кожний даний момент часу (імпульсація від рецепторів, що безперервно інформує ЦНС про всі зміни у напруженні і довжині м'яза, у суглобових кутах і ін., викликає рефлекторним шляхом відповідні поправки у виконанні рухів) - **кільцевий рефлекторний зв'язок**: сигналізація від рецепторів, що пов'язана з досягненням проміжного рухового ефекту, викликає реакцію, що приводить до появи нового проміжного ефекту і так до досягнення кінцевого результату (схема 4). Діяльність всіх систем аналізаторів у керуванні рухами, що забезпечує внесення рефлекторних поправок у ході

виконання руху, називається сенсорною корекцією (розкрив радян. фізіолог Н.А.Бернштейн).

Схема 4. Кільцевий рефлекторний зв'язок



3.

Керування рухами – погоджена діяльність активності великої кількості м'язів при досягненні окремої задачі. Так, щоб взяти стакан треба мати інформацію про віддалення цього стакану, про вихідне положення руки, потрібно щоб кисть розкрилася на величину відповідну стакану, щоб сила згинання пальців була відповідною (не повзував), плавною (без різкого підйому), орієнтація стакану після захвату весь час була вертикальною. Отже, щоб реалізація руху відповідала руховій задачі, необхідно мати дані про просторові

відносини і інформацію про властивості об'єкту маніпулювання. Багато з цих даних не можуть бути отримані за рахунок зворотного зв'язку, а повинні бути розглянуті на етапі планування - **сформована рухова програма** - заготовлений набір базових команд, готових корегуючи підпрограм, що забезпечують реалізацію руху з урахуванням поточних аферентних сигналів і інформації, що надходить з інших частин ЦНС .

- Ідея руху формується за участю підкоркових і коркових мотиваційних зон, а замисел руху – в асоціативних зонах кори;
- Формування програми руху - за участю базальних гангліїв і мозочка, що діють на рухову кору через ядра таламуса;
- Реалізація програми – рухова кора і нижчі стовбурові і спинномозкові рухові центри.

Рухова пам'ять має узагальнені класи рухових програм, з числа яких у відповідності з руховою задачею вибирається потрібна. Програма модифікується в залежності від ситуації (однотипні рухи виконуються швидше чи повільніше), реалізується різними шляхами (почерк людини зберігає характерні риси якщо писати правою і лівою рукою, ногою, чи за допомогою зубів). Система керування рухами є багаторівневою – рівень планування рухами і рівень їх виконання не співпадають.

Способи реалізації рухової програми:

- розкрита система керування – ЦНС посилає до м'язів попередньо сформовану послідовність команд, що не корегується під час реалізації - швидкі (балістичні) рухи;
- система керування з зворотними зв'язками – хід здійснення руху порівнюється з його планом на основі сигналів від рецепторів, і в реалізуемому програмі вносяться корективи (у зв'язку з синаптичною затримкою і повільним проведенням сигналу, корекція руху може запізнюватися);
- керування по мірі збудження – реагування не на відхилення від плану руху, а на саме зовнішнє збудження ще до того, як воно встигло викликати відхилення;
- антиципація - передбачення збуджень, що до їх виникнення, що здійснюється автоматично з дуже коротким центральними затримками (якщо у офіціанта, який тримає піднос з пляшкою на витягнутій руці, зняти цю пляшку, то рука різко підскочить вверху; якщо він сам вільною рукою знімить пляшку, то рука з підносом залишиться на попередньому рівні).

4.

Координація рухів – можливість реалізації руху у відповідності з його замислом. Навіть для найпростішої рухової реакції потрібна погоджена робота як мінімум 2х м'язів агоніста і антиганіста. При цьому багато м'язів діють не на один, а на 2 суглоби, при цьому в одному суглобі одні і ті ж м'язи здійснюють згинання, а в іншому розгинання, можливе, навіть, одночасне збудження м'язів згиначів і розгиначів.

В кожному конкретному руховому акті можна виділити : основний м'яз (основний двигун), допоміжні (синергісти), антагоністи і стабілізатори (фіксують не задіяні у русі суглоби). М'язи скорочуються, а також функціонують в режимі розтягнення під навантаженням, при цьому поглинаючи і розсіюючи енергію - режим для головного гальмування і амортизації товчків; для підтримки пози – м'язи працюють практично без зміни своєї довжини.

На рухові реакції також впливають сили інерції і сили реакції (рух зміщує різні частини тіла відносно одна одної і змінює конфігурацію тіла); зміна м'язової сили; гравітація (сила ваги ,тертя, інерції , в'язкості предметів з якими взаємодіє людина); перешкоди, які виникають непередбачено виникають у зовнішньому середовищі та виправлення по ходу реалізації програми руху.

Проблема зайвої степені свободи рухового апарату (у суглобах 1 задача руху вирішується безліччю варіантами рішень з'єднань) вирішується шляхом одночасної активації м'язів – антагоністів і виникненням взаємозв'язків між різними суглобами, що зменшить кількість складових з якими має справу ЦНС. Такі одночасні рухи в декількох суглобах, направлені на досягнення єдиної цілі називаються **синергіями** (використовуються у відносно стереотипних рухах, рухах що часто використовуються (локомоції, трудові рухи). Для них характерна окрема ступінь адаптації.

Навчання - вироблення рухових навичок - формування нових зв'язків, які лежать в основі програм тих чи інших конкретних рухових актів. На перших порах навчання ЦНС з проблемою надлишку степенів свободи в опорно – руховому апараті, що ускладнюють виконання рухової задачі, справляється шляхом додаткових м'язових напруг. М'язовий апарат жорстко фіксує суглоби, що не приймають участь у русі, і активно гальмує інерцію швидких рухів (енергетично не вигідно і стомлювально), а використання зворотних шляхів ще не ідеальне (потреба повторних корекцій), м'язи – антагоністи активуються одночасно (м'язи в циклічних рухах майже не розслабляються), збуджені багато м'язів, що не мають прямого відношення до даного рухового акту. Все це призводить до

напружених рухів, які виглядають неестетично (ковзання вперше на льоду). Навчання (за Н.А. Бернштейном) – структура рухового акту, при якій не м'язові сили становляться складовою частиною програми рухового акту (зайві м'язові напруги знешкоджуються, рухи стають більш стійкими до зовнішнього збудження, періоди активності працюючих м'язів скорочуються, а кількість м'язів, залучених до праці, зменшується. Це приводить до підвищення економічності м'язової діяльності, а рухи стають більш плавними, точними. В процесі навчання зворотні зв'язки використовуються для корекції руху, а також для корекції програм наступного рухів на основі помилок попереднього руху.

5.

Класифікація рефлексів проводиться по 2 ознакам: анатомічній і функціональній. За анатомічною, рефлекс визначають за назвою вищого відділу ЦНС, який ним керує: спинальні (сегментовані – у тварин, у яких головний мозок відділений від спинного), стовбурові (перерізка проведена по верхній межі довгастого мозку на межі з середнім мозком), мезенцефалічні (середньо мозкові – спереду середнього мозку), таламічні (спереду проміжного мозку) і кіркові (умовнорефлекторні). За функціональною ознакою враховується сфера діяльності даного рухового рефлексу: суглобові (рефлекси координації м'язів у межах 1го суглобу – рефлекс на розтягнення м'язів), міжсуглобові (рефлекси координації м'язів 2х і більше кінцівок – перехресний рефлекс і ходьба), рефлекси положення (рефлекси координації м'язів голови, тулуба і кінцівок - рефлекси пози).

Рефлекс на розтягнення м'язів – рефлекторне збільшення напруги м'язу у відповідь на його скорочення. Рецепторами рефлексу на розтягнення є м'язові волокна м'язу що розтягується. Аферентні волокна від м'язових веретен одні з найбільш товстіших і найбільш швидкі (100 м/сек.) входять через задні ріжки в сіру речовину спинного мозку і галузяться, утворюючи синапси з мотонейронами. Рефлекторна дуга рефлексу є однією з найбільш простих, бо включає всього 2 нейрони: аферентний (тіло знаходиться в міжхребетному вузлі, периферична частина - дендрит пов'язана з м'язовим веретеном, аксон входить в спинний мозок через задні ріжки) і еферентний = мотонейрон. Цей рефлекс називають ще моносинаптичним, бо є всього 1 синаптичне переключення – з аферентних волокон на мотонейрони. У відповідь на розтягнення м'язу його власні мотонейрони більш збуджуються чим мотонейрони сусідніх м'язів – синергістів, таким чином чим більше розтягнення м'язу, тим більше число збуджених мотонейронів і частота їх імпульсації, тим більша рефлекторна

напруга м'язу. Колінний рефлекс: удар по сухожилку призводить до короткочасного розтягнення чотирьохглавого м'язу і збудження його волокон, що призводить до збудження його мотонейронів і скороченню. Рефлекс допомагає підтримувати положення суглобів під визначеним кутом, що не є незмінним, а постійно змінюється, але величина його постійно коливається біля заданих величин - фізіологічний тремор = дроз (чим менша амплітуда фізіологічного тремору, тим точніше утримування пози).

Згинальний рефлекс (дотик гарячого, чи укол – згинання кінцівки) - шкірний (бо подразнюються шкірні рецептори) - больовий - захисний рефлекс. Аферентні волокна, що відходять від шкірних рецепторів, закінчуються збуджуючими синапсами на вставних нейронах 2х видів (гальмівні і збуджуючі). Збуджуючі вставні нейрони утворюють збуджуючі синапси на мотонейронах м'язів – згиначів, гальмівні – гальмівні на мотонейронах м'язів – розгиначів. В результаті подразнення шкірних рецепторів приводить до збудження мотонейронів м'язів – згиначів з одночасним реципрокним гальмуванням мотонейронів м'язів – розгиначів. На цих вставних нейронах закінчуються також аферентні волокна від протилежної кінцівки, низхідні волокна від більш високих сегментів спинного мозку, що пов'язують моторні центри м'язів верхніх кінцівок і нижніх кінцівок, а також волокна з верхніх моторних рівнів. Вставні нейрони виконують роль регуляторів (стрілки на залізничному шляху), визначаючи джерела і регулюючи інтенсивність збуджуючих і гальмівних впливів, які надходять до спинальних мотонейронів. Вищі моторні центри можуть відігравати лише роль регулятора, здійснюючи гальмівний чи збуджуючий вплив на вставні нейрони. Наприклад: гальмування збуджуючих вставних нейронів в дузі згинального рефлексу призводить до його пригнічення, і будь – яке подразнення шкіри в цей момент не викликає згинального рефлексу.

Найбільш розповсюдженою формою локомоції – активного переміщення у просторі людини є ходьба, що супроводжується згинанням однієї кінцівки і розгинанням іншої. Фази ходьби:

- 1) фаза опори (2х кінцівок частково перекриваються у часі, відбувається перенос навантаження з ноги, яка знаходиться позаду в опорі, на ногу яка поставлена на опору спереду) коли нога контактує з опорою;
- 2) фаза переносу, коли нога знаходиться у повітрі.

В основі рефлексу ходьби - перехресного розгинального рефлексу лежать зв'язки аферентних волокон від шкірних і м'язових рецепторів однієї кінцівки з спинальними вставними нейронами, які збуджуючи

впливають на мотонейрони іншої кінцівки. Вищі кіркові моторні рівні не є необхідними для організації координації ходьби. Ця координація забезпечується рефлекторними механізмами сегментарного і стовбурового моторних рівнів. Вищі моторні рівні постійно не контролюють роботу окремих м'язів, які приймають участь у локомоції, вони лише запускають автоматичну систему управління локомоцією і змінюючи інтенсивність збуджуючих впливів на локомоторну область, регулюють швидкість пересування і походуку.

Біг відрізняється від ходьби тим, що нога, яка знаходиться ззаду, відштовхується від опори раніше. Чим інша нога опускається на неї. В результаті в бігові є безопорний період – період польоту.

Рефлекси положення тіла – система рефлекторних реакцій, що забезпечують збереження нормальної пози тіла і її відновлення у випадку порушення. Необхідна участь заднього і середнього мозку, викликаються зміною положення голови у просторі і по відношенню до тулуба (змінюється положення центру тяжіння і виникає загроза порушення рівноваги). Забезпечують перерозподіл у напрузі великої кількості м'язів тулуба і кінцівок, що захищають тіло від падіння і відновлення рівноваги, при її втраті. При підтримці пози, сила скорочення м'язів невелика, режим наближений до ізометричного, а тривалість скорочення значна.

В рефлексах приймають участь 2 рецепторні системи – рецептори вестибулярного апарату і рецептори суглобово – сухожилкового шийного відділу хребта (в природних умовах діють сумісно). Імпульсація від них залежить від положення, напрямку і швидкості руху голови в просторі відносно тулуба і не відносно. При поступальному рухові головою приймають участь отолітові рецептори, а при обертальних рухах – рецептори напівколових каналів).

Рефлекси положення підрозділяють на 2 групи:

* статичні рефлекси:

1) рефлекси положення - забезпечують збереження механічної рівноваги, приймає участь у виконанні рефлексів задній мозок і шийні рецептори. Типовий приклад пози людини – стояння людини, що досягається активною працею багатьох м'язів тулуба і ніг, при цьому сила, яку вони розвивають невелика. Максимальна напруга при стоянні виникає у м'язах гомілковостопного суглоба, а мінімальна – в м'язах колінного і тазостегнового. Активність більшості м'язів постійна, лише у деяких періодична. М'язи гомілки протидіють відхиленням тіла, повертаючи його у вертикальне положення. Отже, підтримка пози – це активний процес, що здійснюється, як і рух, за участю зворотних зв'язків від рецепторів. Швидкий рух руки може

викликати порушення рівноваги, але це звичайно не відбувається, бо довільний рух випереджають зміни в системі регуляції пози, що наперед розподіляють активність м'язів і тим самим нейтралізують наслідки рухів - "позні" компоненти довільного руху.

2) випрямні рефлекси, що відновлюють нормальне положення тіла після його порушення. Здійснюються за участю середнього мозку. Окрім вестибулярних і шийних рецепторів, приймають участь також зорові і шкірні рецептори.

* статокінетичні рефлекси виникають при переміщенні голови чи всього тіла у просторі:

1) рефлекси, що виникають під час обертальних рухів. Подразнюються рецептори напівколових каналів, перерозподіляється напруження м'язів тулуба і кінцівок, відбувається рух очних яблук у протилежну обертанню сторону (вестибулярні окорухові рефлекси, що дозволяють при різноманітних рухах голови фіксувати зображення на сітківці).

2) рефлекси, що виникають при прямолінійних рухах тіла. Це рефлекси підйому і спуску (ліфтові рефлекси), а також рефлекс приземлення. При підйомі спостерігається невелике згинання голови, тулуба і помітне згинання в суглобах нижніх кінцівок, а при зупинці – розгинання. При спуску відбувається чергування в зворотному напрямку. Рефлекс приземлення проявляється у безопорній фазі вертикального стрибка, коли кінцівки приймають положення, що забезпечує зустріч з опорою.

Контрольні запитання та завдання

1. Розкрийте поняття "кортиколізація" рухів.
2. Опишіть будову кільцевого рефлекторного зв'язку.
3. Пригадайте що собою являє рухова програма та способи її реалізації.
4. Поясніть проблему зайвої степені свободи рухового апарату.
5. Складіть таблицю "Рефлекси положення тіла".
6. Розкрийте особливості координації рухів.
7. Поясніть, чому виникає фантом ампутованої кінцівки.
8. Самостійно знайдіть інформацію про систему внутрішньої уяви схеми тіла людини.

Лекція № 9.

Тема: “Фізіологія вегетативної нервової системи. Регуляція вегетативних функцій”.

План:

1. Значення вегетативної нервової системи;
2. Відділи вегетативної нервової системи;
3. Особливості вегетативної іннервації.
4. Рівні рефлекторної регуляції вегетативних функцій.

1.

Автономна нервова система регулює вісцеральні функції організму. До них відносяться кровообіг, дихання, травлення, обмін речовин, виділення, діяльність ендокринних залоз, т.б. забезпечення трофічних функцій організму і підтримка складу внутрішнього середовища - гомеостаз. Трофічна функція визначає живлення тканин відносно їх виконуємої функції у різних умовах середовища (адаптаційно -трофічна функція). Функція АНС не автономна, хоча і не підкорюється нашій свідомості; вона є підлеглою спинного мозку, мозочка, гіпоталамуса, базальних ядер кінцевого мозку і кори головного мозку. Більша частина активності автономної нервової системи є саморегулюючою і продовжується, навіть коли людина спить чи без свідомості. В зв'язку з тим, що функції внутрішніх органів не пов'язані безпосередньо з рухом у просторі, раніш їх умовно розглядали як прояв “рослинного життя”. За цією причиною автономну нервову систему називають ще **вегетативною нервовою системою** на відміну від **соматичної** (анімальної, тваринної) **нервової системи**, яка контролює роботу опорно – рухового апарату і встановлює зв'язки з навколишнім середовищем через покрив тіла і органи чуттів. Закладка периферичних вегетативних нейронів відбувається на 3у тижні внутрішньоутробного розвитку з клітин гангліонарної пластинки - нервового гребня. Утворення периферичних вегетативних нейронів відбувається окремо від нервової трубки – вегетативні нейрони дифузно розсіяні по всьому тілу, концентруються у вегетативних вузлах, нервових сплетіннях. З розвитком іннервації внутрішніх органів, встановлюється вторинним шляхом зв'язок вегетативних вузлів зі спинним мозком.

АНС підрозділяється на центральний і периферичний відділи (рис. 18). **Центральний відділ** включає: парасимпатичні ядра 3, 7, 9 і 10 пар черепних нервів, що лежать в мозговому стовбурі; вегетативні (симпатичні) ядра, що утворюють бічний проміжний стовбур 8 шийного, усіх грудних і 2х верхніх поперекових сегментів спинного

мозку; крижові парасимпатичні ядра, що знаходяться у серії речовини 3х крижових сегментів спинного мозку - (вегетативні ядра, розміщені в головному і спинному мозку).

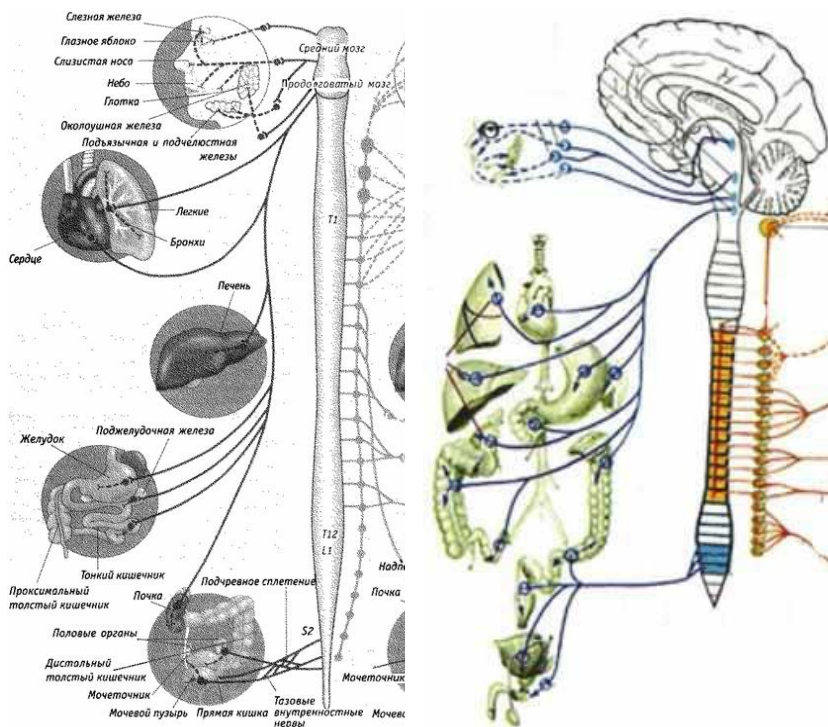


Рис. 18. Вегетативна (автономна) нервова система.

Периферичний відділ: вегетативні нерви, гілки і нервові волокна, що виходять з головного і спинного мозку; вегетативні (вісцеральні) сплетіння і їх вузли; симпатичний стовбур (правий і лівий) , з його вузлами, міжвузловими і з'єднувальними гілками і симпатичними нервами; кінцеві вузли парасимпатичної частини АНС - (вегетативні вузли - ганглії, вегетативні нерви, вісцеральні сплетіння і внутрішньоорганні сплетіння розміщеними поблизу внутрішніх органів = екстрамурально, чи в їх товщі - інтрамурально).

2.

Вегетативна нервова система посилює чи послаблює функцію органів. Ця регуляція має тонічний характер, тому вегетативна нервова система змінює тонус органу. Так як одне і те ж саме нервове волокно може йти лише в одному напрямку і не може одночасно підвищувати чи понижати тонус, тому вегетативна нервова система розпадається на два відділи: **симпатичний і парасимпатичний** (табл.1).

Таблиця 1. Відділи вегетативної нервової системи

Симпатична нервова система (с.н.с.)	Парасимпатична нервова система (п.н.с.)
<ul style="list-style-type: none"> ● Діє як єдине ціле (збуджуючий вплив на роботу серця, звуження кровоносних судин, посилення потовиділення, активує деякі залози, що виділяючи гормони посилюють збудження) ● Симпатичні нерви самостійно існують. ● Симпатичні ганглії знаходяться біля хребта чи на невеликій відстані від нього – прегангліонарні волокна симпатичних нервів коротші від постгангліонарних волокон. ● Регулює роботу всіх органів і тканин 	<ul style="list-style-type: none"> ● Впливає на окремі органи, а не на всі зразу, підтримує функції збереження і захисту ресурсів організму. ● Існують у складі окорухового, лицьового, язико – глоткового, блукаючого і тазового нервів. Самостійно не існують. Найбільший з них блукаючий нерв, що забезпечує своїми парасимпатичними волокнами іннервацію бронхів, серця, стравоходу, шлунка, печінки, підшлункової залози, селезінки, наднирників, нирок, тонких кишок і частину товстого кишечника. ● Прегангліонарні волокна довгі, а постгангліонарні короткі. Парасимпатичні ганглії розташовані біля чи в самих іннервованих органах. ● Не іннервують скелетну

<p>організму.</p> <ul style="list-style-type: none"> • медіатор адреналін, норадреналін • Ерготоксин блокує передачу нервового імпульсу в синапсах с.н.с. 	<p>мускулатуру, ЦНС, більшу частину кровоносних судин.</p> <ul style="list-style-type: none"> • медіатор ацетилхолін • атропін блокує передачу нервового імпульсу в синапсах п.н.с.
---	---

Дія симпатичних і парасимпатичних нервів щодо діяльності різних органів має протилежну спрямованість. Наприклад, при збудженні симпатичної нервової системи збільшується частота і сила серцевих скорочень, звужується більшість судин, послаблюється тонус і перистальтика (рухова діяльність) шлунково – кишкового тракту, розширюються бронхи і зіниці очей (допомагає справитися з стресовою ситуацією – емоційний стан і фізичне навантаження). При збудженні парасимпатичної НС, навпаки, зменшується частота і сила серцевих скорочень, посилюється перистальтика і підвищується тонус шлунка і кишечника, звужуються бронхи і зіниці. Більшість внутрішніх органів мають подвійну іннервацію: симпатичну і парасимпатичну. Відділи АНС знаходяться в реципрокних відношеннях - якщо тонус одного підвищується, то іншого – знижується.

АНС підрозділяють на **симпатичну**, **парасимпатичну** і **метасимпатичну частини**.

С.н.с. за будовою ділиться на **центрально частину**, розміщену в спинному мозку, і **периферичну**. Центральні нейрони (прегангліонарні) с.н.с. розміщені в 16 сегментах спинного мозку – від 1го грудного до 4 поясничного. Периферичні нейрони знаходяться в паравертебральних і превертебральних (розміщені на значній відстані від спинного мозку і подалі від органів, що їх вони іннервують, і від них ідуть довгі волокна погангліюлярних аксонів) гангліях. Найбільші превентебральні ганглії – черевний, краніальний (сонячне сплетіння) і брижейковий, від яких починаються постангліонарні волокна, що іннервують майже всі органи черевної порожнини. Лише синаптичну іннервацію мають потові залози, м'язи шкіри, селезінка і наднирники, що допомагають підготувати тіло до ситуації “борись чи тікай”.

Симпатичний стовбур – парне утворення, що складається з 20 -25 нервових вузлів, з'єднаних між собою міжвузловими гілками. Вузол – накопичення нервових клітин різного розміру, що має веретеноподібну чи неправильну, овоїдну форму і обмежане сполучною капсулою. Вузли с.н.с. знаходяться по обидві сторони хребта від основи до

куприка. Включає сірі (мають постгангліонарні волокна – відходять від симпатичного стовбура і тісно контактують з судинами; по ходу судин вони у складі спинномозкових нервів направляються до шкіри, м'язів і внутрішніх органів, залозам; найбільша сіра гілка – шийно – грудна, що направляється до хребтової артерії) та білі (знаходяться лише у грудному та поперековому відділах симпатичного стовбура – шлях прегангліозних волокон до вегетативних волокон і еферентних волокон внутрішніх органів і судин з ЦНС) волокна.

Топографічно симпатичний стовбур ділиться на 4 відділи: шийний, грудний, поясничний і крижовий. Шийний вузол – направляються нерви, що іннервують кровоносні судини і органи голови і шиї: через загальне сонячне сплетіння навколо сонної артерії шийний вузол дає волокна до слізних, потових, слизових, слинних залоз, до м'язів волосья, до м'язів, що розширюють зіницю, до вушного і піднижньощелепного вузлів. Органи шиї – гортань, глотка, судини іннервуються від гортанно - глоткового сплетіння; від підключичного сплетіння – щитовидна і навколо щитовидні залози; деякі нерви приймають участь в утворенні серцевих сплетінь. Грудний відділ нараховує 10-12 вузлів, що лежать попереду голівок ребер на латеральній поверхні хребців. Від 2го і 5го нерви приймають участь у формуванні серцевого сплетіння. Від грудних вузлів відходять тонкі нерви до стравоходу, легень, грудної частини аорти, утворюючи стравохідне, легеневе і грудне аортальне сплетіння. Від черевного сплетіння іннервуються судини, шлунок, кишечник, нирки і інші органи черевної порожнини. Поперековий відділ нараховує 3-4 вузла, від яких нерви відходять до черевного аортального і черевного сплетінь нерви, до органів малого тазу. Крижовий відділ - 3-4 вузла, що лежать на тазовій поверхні куприка і приймають участь в утворенні сплетінь тазу, що іннервують залози, судини, органи тазової порожнини (кінцеві відділи кишечника, сечостатеві органи малого тазу, зовнішні статеві органи).

П.н.с. центральні структури розміщені в середньому і довгастому мозку (ядра III, VІІ, ІХ, Х пар черепно - мозкових нервів); в крижовому відділі спинного мозку. Переферичні постгангліонарні нейрони локалізуються поблизу іннервованого органу чи – в ньому самому. Іннервують внутрішні очні м'язи, слізозові та слинні залози, гладеньку мускулатуру і залози травного тракту, трахею, гортань, легені, передсердя, видільні і статеві органи. Не іннервують гладкі м'язи кровоносних судин за виключенням статевих органів і, артерій мозку. Функція парасимпатичного відділу - "відпочивай і переривай" - автоматичне повернення тіла до його нормального положення.

Парасимпатические нерви відходять від головного мозку і бічних ріжок нижніх відділів спинного мозку і іннервують не шкіру, а голову і внутрішні органи організму.

Включає краніальну (в області ствола мозку), тазову (в області крижового відділу спинного мозку) частини. В краніальній частині розрізняють війчастий вузол (розміщений в очному яблуку і пов'язаний з очним нервом – м'яз, що звужує зіницю, розглядання близько розміщених предметів) крилонообний (в складі верхньощелепного нерву іннервують залози слизової оболонки носової поверхні, глотки, ньюба), піднижньощелепний і під'язиковий вузли (у складі трійчастого нерву іннервують підщелепну і під'язикову слинні залози), вушний вузол (у складі барабанного нерву проникають у середнє вухо де утворюють сплетіння; у складі вушноскроневого нерву іннервують навколовушну слинну залозу). В тазовій частині нерви утворюють статеве сплетіння і сплетіння тазових органів, що іннервують статеві органи, сечовий міхур, сечовивідний канал, м'язи і залози кінцевої частини товстої кишки після її лівого повороту, включаючи пряму кишку.

Метасимпатична н.с. – включає інтрамунальні ганглії, що залягають в товщі стінок власне внутрішніх органів (забезпечується власний механізм регуляції, окрім с.н. і п.н.) серця, легень, шлунково – кишкового тракту. Аксони, що надходять від цих гангліїв викликають скорочення кільцевої і поздовжньої мускулатури органів. Медіатори: ацетилхолін, соматостатин і ендорфіни.

Хоча симпатична і парасимпатична системи звичайно є антагоністами, із цього правила є деякі виключення. наприклад, хоча у стані страху і збудження симпатична система домінує, при дуже сильному відчутті страху чи збудженні виникає такий же незвичайний парасимпатичний ефект - довільне сечовипускання чи випорожнення кишечника. Ще один приклад – це повний статевий акт у чоловіків, при якому після ерекції (парасимпатична дія) настає еякуляція (симпатична дія). Таким чином, хоча діяльність цих двох систем часто протилежна, між ними є складна взаємодія.

3.

Вся периферична частина вегетативної нервової системи (симпатичні і парасимпатичні нерви), являє собою двохнейронні шляхи. На відміну від соматичних нервів (чутливих і рухових), волокна яких на своєму шляху від ЦНС ніде не перериваються, двохнейронні симпатичні і парасимпатичні нервові шляхи перериваються у вегетативних гангліях (вузлах). Ті волокна, які

відходять від ЦНС і закінчуються в гангліях, називаються прегангліонарними, а ті волокна, що йдуть від клітинних тіл другого нейрону, розташованого в гангліях, називаються постгангліонарними (після вузловими). Найбільш характерною особливістю цих гангліонарних центрів є ефект “мультиплікації”, зумовленого тим, що збудження з одного прегангліонарного нейрону, розміщеного в ЦНС, може передаватися зразу на 30-50 периферичних (гангліонарних) нейронів.

Трьохнейронна рефлекторна дуга: перший ланцюг – це чутливий нейрон, тіло якого знаходиться в спинномозгових вузлах і в чутливих вузлах черепних нервів. Його периферична гілка - рецептор, бере початок в органах і тканинах. Центральна гілка у складі задніх корінців спинномозгових нервів чи в складі черепних нервів направляється до ядер спинного і головного мозку. Другий ланцюг - ефферентний, несе імпульси від спинного чи головного мозку до робочого органу. Ефферентний шлях включає 2 нейрони. Перший розміщується в вегетативних ядрах ЦНС - вставочний, так як знаходиться між чутливим (афферентним) ланцюгом рефлекторної дуги і ефферентним. Ефферентний нейрон - третій нейрон вегетативної рефлекторної дуги; тіло його знаходиться в периферичних вузлах вегетативної нервової системи (симпатичний стовбур, вегетативні вузли черепних нервів) Їх відростки направляються до органів, тканин і судин у складі вегетативних чи змішаних нервів (рис. 19). Закінчуються постгангліонарні нервові волокна на гладких м'язах, залозах і ін.

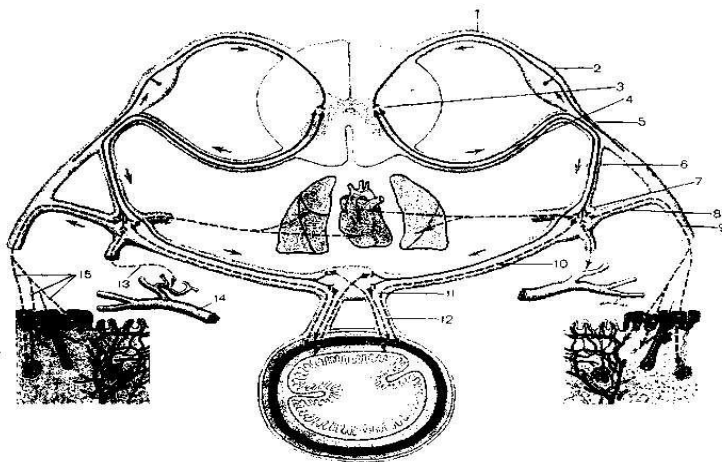


Рис 19. Вегетативна рефлекторна дуга

В ганглії нейрони з'єднуються синапсами. В усіх гангліонарних синапсах медіатором є ацетилхолін. На закінченнях постгангліонарних волокон парасимпатичних нервів теж виділяється ацетилхолін, який збуджує діяльність клітин внутрішніх органів або проявляє гальмівний вплив (на діяльність серця). На закінченнях постгангліонарних волокон симпатичних нервів виділяється медіатор норадреналін, за винятком тих симпатичних нервів, які іннервують потові залози і розширюють судини скелетних м'язів. Нервові волокна, на закінченнях яких виділяється медіатор ацетилхолін, називаються *холінергічними*. Всі прегангліонарні волокна симпатичних і парасимпатичних нервів, постгангліонарні волокна парасимпатичних нервів і постгангліонарні волокна частини симпатичних нервів є холінергічними. Нервові волокна, на закінченнях яких виділяється норадреналін, називаються *адренергічними*.

Субстанція клітини, що взаємодіє з норадреналіном, називається адренорецептором. Розрізняються 2 види адренорецепторів: альфа і бета. В серцевому м'язі знаходяться бета, а в судинах та інших органах – альфа і бета. Збудження альфа рецепторів супроводжується звуженням судин, а збудження бета – їх розширенням. Звуження кровоносних судин м'язів при високому рівні адреналіну в крові є результатом його впливу на альфа – адренорецептори. Достатньо низький рівень адреналіну в крові викликає розширення м'язових артерій у зв'язку з переважною дією на бета – адренорецептори. Холінергічні рецептори: мускаринові (активуються токсином мухомора – виникнення в постгангліонарних нейронах повільних збуджуючих чи гальмівних постсинаптичних потенціалів) і нікотиніві (у постсинаптичних мембранах збуджуючих потенціалів, активуються нікотинном).

Нервові волокна АНС тонкі і більшість не мієлінові, тому збудження по них проводиться повільніше, ніж по аксонах рухових нейронів, і характеризується тривалим післясинаптичним потенціалом, тривалою фазою гіперполяризації. Тому ефект дії імпульсів АНС виникає повільно і триває довго. Автономні нерви є в основному гальмівними.

4.

В системі вегетативної регуляції виділяють декілька рівнів, що знаходяться у взаємодії:

* спинальний рівень. Є інтерорецепторний апарат, що здійснює первинну обробку сенсорної інформації, з'єднаний з клітинами бічних ріжок спинного мозку, і погоджує одночасні аферентні сигнали від різних рецепторів. Рефлекси мають чітку автоматію, тобто можуть

існувати незалежно і окремо від ЦНС. Спинальний центр(в шийному і початку грудного відділу –I і II сегменти) при подразненні викликає розширення зіниці, вирячування очного яблука; при подразненні симпатичних нервів 5 верхніхгрудних сегментів – посилення скорочення серця і розширення бронхів; подразнення нейронів, розміщених на рівні всіх грудних і верхніх поперекових – посилення потовиділення і розширення судин; подразнення парасимпатичних нейронів крижового відділу – посилення сечовипускання, дефекації, ерекції.

* рівень довгастого мозку. В довгастому мозку в ядрах блукаючого нерву замикаються рефлекси зниження ЧСС при подразненні рецепторів черевної порожнини, око серцевий рефлекс, рефлексів дихання і травлення; центри слиновиділення здійснюють вплив по нервовим волокнам, які є у складі язикоглоткового і лицьового нервів; судиноруховий центр підтримує тонус судин і регулює кров'яний тиск, входить до складу ретикулярної формації довгастого мозку і тому отримує збудження від всіх специфічних провідникових шляхів, що постійно підтримує його у стані тонічного збудження.

* рівень проміжного мозку (гіпоталамус). Постійно впливає на рефлекторні процеси спинного, довгастого, середнього мозку і моста. Гіпоталамус має складну систему нервових зв'язків, тісно пов'язаний з таламусом, лімбічною системою і ретикулярною формацією; посилює секрецію гормонів гіпофізом. Ядра гіпоталамусу активуються під впливом збуджень від інших структур нервової системи, але і під впливом вибіркової чутливості їх клітин до вмісту речовин у крові, зміни температури крові (найменші відхилення рН фіксують, та напругу O₂ чи CO₂). Так, супраоптичне ядро – фіксує найменші відхилення осмотичного тиску, вентромедіальні ядра – вміст глюкози. Клітини гіпоталамусу трансформують гуморальні зміни внутрішнього середовища у нервовий імпульс. У структурі гіпоталамуса розрізняють нечіткі області накопичення ядер: передню (при їх подразненні виникає ефект впливу парасимпатичної нервової системи – звуження зіниць, зменшення ЧСС, зниження артеріального тиску, посилення перистальтики кишечника, тепловіддача), середню (ендокринний контроль через гіпофіз; руйнування вентромедіальних ядер – посилений прийом їжі і ожиріння - центр насичення; руйнування латеральних ядер – відмова від їжі - центр голоду; подразнення паравентрикулярного ядра – посилений прийом води) і задню (подразнення має ефект подразнення симпатичної нервової системи: розширюються зіниці, зростає частота серцевих скорочень, в крові зростає концентрація адреналіну і норадреналін; руйнування цієї

області приводить до ожирінню, порушенні терморегуляції – зменшення теплопродукції).

Стимуляція ядер г. збільшує виділення тропних гормонів передньої долі гіпофізу (одні нейрони закінчуються) і задньої (аксони інших) : вазопресин – підвищує кров'яний тиск у екстрених випадках, коли відбувається втрата рідини чи крові, зменшує виділення води з мочою - антидіуретичний гормон; окситоцин. Діяльність гіпоталамусу. постійно контролюється вищими відділами центральної нервової системи.

Лімбічна система - вісцеральний мозок (масштабний зв'язок з внутрішніми органами) забезпечує взаємодію екстеро – і інтерорецептивних впливів, регулює вісцерально – гуморальні функції, наравлені на забезпечення травних, статевих, захисних рефлексів, регулює роботу систем, що забезпечують сон, увагу, емоційну сферу, пам'ять - соматовісцеральна інтеграція.

При подразненні **мозочка** можуть бути відтворені практично всі реакції, які виникають при збудженні синаптичної нервової системи. Він координує вісцеральні рефлекси.

Ретикулярна формація. Її низхідні шляхи – підвищення активності нервових центрів, пов'язаних з вісцеральними функціями (підвищує їх активність, тонізує) за допомогою синаптичної нервової системи. Посилує викид гормонів гіпофізу.

* **кірковий рівень.** Подразнення чи виключення окремих ділянок кори приводить до зміни стану внутрішніх органів: подразнення центральної борозни поблизу латеральної – до заду – викликає відчуття нудоти, блювання, позиви дефекації; у тім'яній зоні – зміни серцевої діяльності, артеріального тиску, дихального ритму, слиновиділення, шлункової і кишкової моторики. Вищі центри автономної іннервації – лобні долі, при їх стимуляції виникають зміни практично всіх вісцеральних процесів. Кора виконує пристосування вегетативних змін до м'язової діяльності.

Контрольні запитання та завдання

1. Порівняйте автономний та соматичний відділи нервової системи.
2. Опишіть будову трьох нейронної вегетативної рефлекторної дуги.
3. Порівняйте будову та функції симпатичного, парасимпатичного та метасимпатичного відділів вегетативної нервової системи.
4. Розкрийте особливості системи вегетативної регуляції функцій.
5. Самостійно знайдіть та опишіть вегетативні показники емоцій людини: вісцero – вісцеральний; вісцеросоматичний;

вісцеросенсорний, вісцеродермальний і соматовісцеральний рефлекси.

Лекція № 10.

Тема: “Психофізіологія емоцій”.

План:

1. Емоції та їх структура.
2. Методи дослідження емоцій.
3. Теорії емоцій.
4. Мозкові механізми емоцій.

1.

Єдиної точки зору на походження емоцій немає. **Емоції** розглядаються як психічний процес, який активно включається в модуляцію функціонального стану мозку і організацію поведінки, яка спрямована на задоволення актуальних потреб. **Емоції** (франц. *emotion*, лат. *emovere* — збуджувати, хвилювати) — це одна з форм суб’єктивного відображення мозком об’єктивної дійсності (відношення до зовнішнього світу, оточуючих людей, самого себе, власної діяльності та її результату). Ми не знаємо, на що схожі емоційні переживання іншої людини, хоча можемо припустити, що вони такі самі, як і наші власні. Ще складнішою є проблема емоційних переживань тварин. Можна вважати, що схожі на нас тварини, зокрема примати, здатні на такі самі емоційні реакції, як люди, а тварини, на нас не схожі, наприклад черепахи, якщо й здатні на якісь емоції, то лише на такі, що дуже відрізняються від людських. Різні види емоцій (радість, горе, любов, гнів, страх, блаженство і ін.) з фізіологічної точки зору є реакціями організму на вплив зовнішніх і внутрішніх подразників, що мають ярко виражену суб’єктивність і охоплюють всі види чутливості. Зовні вони проявляються у характерних діях, міміці, вегетативних реакціях. Емоції залучають у посилену діяльність лише ті органи і системи, які забезпечують кращу взаємодію організму з навколишнім середовищем – виникає різке збудження симпатичної нервової системи. Так, у стані спокою мислення є стереотипним, а у момент емоційного підйому надходять надих і відкриття, відчувається радість творчості, а можливо і навпаки. Емоції – це стан вищого підйому духовних і фізичних сил людини лише тоді, коли вони позитивні (негативні – спад). Для утворення позитивних емоцій потрібно: незадоволена потреба і вірогідність її задоволення у більшій можливості. Для негативних – розбіжність між прогнозуємою ситуацією і аферентацією, що надійшла з навколишнього середовища. У формі відповідних реакцій організму, що виникають у надзвичайних

ситуаціях, емоції сформувалися в процесі еволюції як механізм пристосування. Емоції залежать від індивідуальних особливостей людини, його мотиваційної сфери, вольових якостей. Проте емоційну реакцію не можна викликати прямим вольовим напруженням.

Більшість дослідників вважають, що терміном "емоція" позначають два різні, хоча й взаємопов'язані між собою процеси:

- Емоційне переживання - власне емоції - суб'єктивний стан, що виникає під час емоції (виникає внаслідок збудження емоційних структур лімбічної системи і зумовлене певними нейрохімічними механізмами) відбиває глобальне відношення людини до ситуації, до себе і пов'язане з його особистими характеристиками. Власне емоції діляться на базові (вроджені - фундаментальні) та індивідуальні (з'являються при соціальному, культурному досвіді).
- Емоційне вираження - емоційні відчуття - вісцеральні й соматичні зміни, супутні цьому суб'єктивному станові, це короточасна відповідь на той чи інший вплив, що має ситуаційний характер. Емоційне вираження відбивається насамперед на вегетативному рівні, коли змінюється частота скорочень серця і дихання, виникають розлади травлення, посилюється потовиділення тощо. Виникають також соматичні реакції: міміка, дрижання від страху, підстрибування від радості тощо.

Найбільш суттєвими характеристиками емоцій є їх знак (позитивні і негативні - емоційна опонентність: радість і печаль, гнів і страх) і окрема інтенсивність (градієнтний зв'язок – зацікавленість переходить у подив, а він у ізумління; інтенсивність для виклику інтересу є найменшою, а для викликання ужасу – найбільша).

2.

Вивчення фізіологічних механізмів емоцій включає експерименти на тваринах з подразненням і руйнуванням ділянок мозку; вивчення емоційного реагування пацієнтів з різними ураженнями мозку і дослідження переживання штучно створених емоційних ситуацій здоровими людьми.

Електрична стимуляція мозку (вживлення електродів). Подразнення скроневої долі мозку викликає відчуття страху, переднього і заднього відділів гіпоталамуса – тривоги і ярості, а його перегородки - задоволення (щур весь час нажимав на педаль і в результаті від насолоди помер при операціях на мозку – людина в стані свідомості – не має больових рецепторів, теж відчуває насолоду при подразненні цих центрів). Подразнення інших центрів гіпоталамуса викликало реакцію уникнення. Області мозку, подразнення яких призводило до підкріплення та уникнення, отримали назву центрів

задоволення і незадоволення. 35% клітин мозку відповідають за позитивні емоції, 5% - за негативні і 60% - за відсутність до повторення стимуляції. На основі цих даних виникла уява про переважливий зв'язок правої півкулі з негативними емоціями, а лівої – з позитивними.

Руйнування відділів мозку – експерименти на приматах, коли при руйнуванні мигдального ядра домінуючий самець займав найнижче положення у стаді. При різних типах уражень лобних часток відмічалися глибокі порушення емоційної сфери, що торкалися вищих емоцій, пов'язаних з соціальними відношеннями, довільною діяльністю, творчістю. Спостерігалися розгальмування потягів, нестійкість емоційного фону від депресій до ейфорії. При скроневих ураженнях, особливо з права, порушується впізнання емоційної інтонації мови. При враженнях правого боку кори виникає стан ейфорії та безпечності. Ураження лівого боку призводять до переваги турботливості і стану тривоги: хворі схвильовані і часто плачуть.

Діагностика емоційних переживань. Створюються умови, які викликають у індивіда емоційну напругу (фотокартки, що викликають негативні емоції і ін) і отримані дані порівнюються з даними отриманими у стані спокою.

Вивчення міміки обличчя - лицьова експресія (П. Екман). Існує атлас фотоеталонів лицьової експресії для 6 базисних емоцій: гніву, страху, печалі, отвращения, подиву, радості. Переживання щастя пов'язано з активністю великого вилицевого м'язу (чим більша активність м'язу, тим більше "щастя"). Спад його активності і зростання активності м'язу нахмурення приводить до виникнення негативних емоцій.

Електрична активність шкіри вимірюється з поверхні долоні. За величиною шкірно – гальванічної реакції судять про величину емоційної напруги, але яку саме емоцію людина відчуває сказати не можна. Реакції серцево- судинної системи – надійний показник емоційної напруги у людини.

ЕЕГ (електроенцефалограма)- посилення тета – ритму (вплив лімбічної системи на кору), при позитивних емоціях відбувається збільшення амплітуди альфа – ритму, для негативних – депресія альфа - ритму і зростання швидких коливань - бета - ритму.

3.

Біологічна теорія Дарвіна. В філогенезі мозок розвивався за рахунок розвитку передніх відділів, що супроводжувалося ускладненням поведінки і регулювання нижчих відділів (розпад цієї

ієрархії – хвороби головного мозку у людини). Емоційні прояви у вигляді рухової реакції – це прояв інстинктивної діяльності, що має адаптаційне значення (страх, погроза). Це мімічна діяльність і пантомімна. Дарвін указав на зовнішній прояв емоцій (м'язова діяльність), а про внутрішній не сказав (вегетативні реакції: зміна частоти дихання, серцебиття, м'язової напруги). Він стверджував, що безхребетні тварини теж мають емоції, що проявляються у демонстративних позах поведінки, звуках (стрекотання і ін.), але той факт, що у восьминога статевий акт не супроводжується змінами ЧСС, а у жуків не має мімічного прояву емоцій, говорить про те, що властивість сприймати, переживати і виражати емоції мають лише хребетні тварини. У **Р.Плутчека адаптаційна теорія** розглядає базові емоції як реакції організму, що відповідають базовим адаптаційним процесам, направлених на погодження активності організму з середовищем (орієнтовна реакція - відповідь на незнайомий вплив викликає подив і троху страху).

Соматична теорія - теорія Джеймса – Ланге. Емоційні переживання завжди супроводжуються окремими соматичними процесами (дитина плаче, коли їй боляче; людина червоніє, коло їй соромно і ін). Тобто після сприйняття події, що викликала емоцію, людина переживає цю емоцію як відчуття фізіологічних змін у тілі - фізичні відчуття і є сама емоція. Ми сумуємо, тому що плачемо, сердимся, бо наносимо удар, боїмося, бо тремтимо. Проте одні і ті ж фізіологічні процеси можуть супроводжувати різні емоційні переживання, а вегетативні зміни протікають повільніше і не поспівають за тією гаммою відчуттів, які людина може переживати майже одночасно (страх і гнів чи страх і радість). Вісцеральні зміни не можуть бути джерелом емоцій ще і за тією причиною, що штучне їх збудження, що є типовим для сильних емоцій, їх не викликають. Вперше показано зв'язок емоцій і вегетативної системи.

Психоаналітична концепція З.Фрейда – механізм емоції лежить в механізмі афекту, що включає 3 сторони: заряд (енергетичний компонент інстинктивного потягу), процес розрядки (вираження емоцій) і сприйняття кінцевої розрядки (відчуття чи переживання емоції).

Таламічна теорія Кеннона – Барда. Таламус (зоровий бугор) відповідає за переживання емоцій: при сприйнятті подій, що викликають емоції, нервові імпульси поступають в таламус, потім частина їх іде в кору і викликає суб'єктивне переживання емоцій (радість), а інша частина – в гіпоталамус, що відповідає за вегетативні зміни в організмі. Показаний зв'язок емоцій і кори. Психологічні

переживання і фізіологічні реакції виникають одночасно. Теорія не вірна в деталях, проте вона вернула процес створення емоцій з периферичних органів (теорія Джеймса – ланге) знову в мозок. Теорія постулює наявність спеціальних емоціогенних структур мозку (центрів), пов'язаних із позитивними та негативними переживаннями.. Нині ця теорія є найбільш обґрунтованою нейрофізіологічними, біохімічними і фармакологічними даними.

Активаційна теорія Ліндслі. Емоції забезпечує ретикулярна формація, за рахунок збудження її нейронів, далі імпульси поступають до таламусу, гіпоталамусу і в кору (тобто одночасно активується кора і гіпоталамус проміжного мозку; теорія пояснює зв'язок поняття активації і емоційного збудження з біоелектричною активністю мозку).

Біологічна теорія П.К. Анохіна як і теорія Дарвіна, підкреслює еволюційний пристосувальний характер емоцій, їх регуляторну функцію у забезпеченні адаптації. У тварин у поведінці можна виділити 2 стадії, які чергуючись складають основу життєдіяльності: стадія формування потреби і стадія її задоволення. Кожна стадія супроводжується власними емоційними переживаннями: перша – негативне забарвлення, друга – позитивне. Задоволення потреби – радість - позитивні емоції виникають лише тоді коли зворотна інформація про результат акту співпадає з очікуваним результатом, і таким чином закріплює правильність поведінкового акту, коли його результат досягає цілі, приносить зиск, забезпечуючи пристосування. Не задоволення – дискомфорт.

Інформаційна теорія емоцій. Емоції пов'язані з інформацією, яку ми отримуємо з навколишнього світу. Емоції виникають тоді, коли людина не готова до події - неочікуваної (коли готова – маловірогідної). Інформаційна теорія емоцій П. В. Симонова стверджує, що емоція — це відображення мозком сили потреби і ймовірності її задоволення в певний момент. Оцінка ймовірності задоволення потреби здійснюється на підставі природженого і раніше набутого досвіду, причому прогнозування ймовірності досягнення мети у людини може здійснюватися як на свідомому, так і не свідомому рівнях. Невелика вірогідність задоволення потреби веде до виникнення негативних емоцій, зростання вірогідності досягнення цілі – позитивних.

Теорія диференційних емоцій - існують базові емоції, які мають лише властиві кожній з них специфічні мотиваційні і феноменологічні властивості. Взаємодіючи вони послаблюють чи посилюють одна одну. Емоція включає 3 компоненти: неврологічний - нейронну активність мозку і периферичної нервової системи; виразний =

діяльність поперечно – смугастої мускулатури; суб'єктивний = суб'єктивне емоційне переживання. Теорія не пояснює причини виникнення емоції, її актуалізації, а кількість базових емоцій коливається від 4 до 10.

Нейрокультурна теорія емоцій П Екмана. Існують 6 базових емоцій, їх прояви універсальні і не чутливі до впливів зовнішнього середовища, тобто всі люди практично однаково використовують м'язи обличчя при переживанні емоцій, програма дій яких генетично детермінована. Прийняті у суспільстві норми соціального контролю визначають прояв емоцій (японці негативні емоції маскують більш позитивними, чим вони є насправді, тобто в ситуації соціального контролю люди можуть контролювати вираз обличчя у відповідальності з прийнятими нормами і традиціями виховання).

Теорія опонентної організації механізмів емоцій (теорія наближення – уникнення). Адаптація до факторів навколишнього середовища включає класифікацію об'єктів і їх ознаки на позитивні (корисні для виживання) і негативні (загрожують виживанню). Перші викликають реакцію наближення, що супроводжується позитивними емоціями, а інші – оборонну реакцію уникнення чи нападу, що супроводжується негативними емоціями. Емоції автоматично викликають у пам'яті ті чи інші події, а спогади можуть супроводжуватися емоційними переживаннями.

Отже, єдиної фізіологічної теорії емоцій не існує. Кожна з теорій дозволяє зрозуміти лише деякі сторони психофізіологічних механізмів психо – емоційної сфери людини, виводячи на перший план проблеми: адаптації до середовища (т. Дарвіна, Анохіна, Плутчека), мозкового забезпечення фізіологічних показників емоційних переживань (таламічна і активаційна т, т. Екмана), вегетативних і гомеостатичних компонентів емоцій (т. Джеймса – Ланге), вплив інформації на емоційні переживання (т. Сімонова), специфіки базових емоцій (т. диференційних емоцій).

4.

Структурна організація і регуляція емоцій змінюється залежно від рівня еволюційного розвитку тварини. Так, у кролів поведінкові реакції забезпечуються насамперед лімбічною системою мозку, і тому у них емоційні реакції виникають безпосередньо, без прямого регулювального впливу структур нової кори, тоді як у котів і собак емоційні реакції здійснюються за участю кори великого мозку і можуть певною мірою контролюватись нею. У людини виникнення позитивних і негативних емоцій пов'язане з активізацією спеціальних емоціогенних структур лімбічної системи великого мозку, а регуляція

емоційного стану відбувається на рівні кори лобових і скроневих часток великого мозку. Ось чому патологія кори лобової частки великого мозку виявляється у людини або розгальмовуванням нижчих емоцій і потягів, або емоційною тупістю.

Ідея існування у мозку особливої системи, що відповідає за емоції, була висказана у 1937 році **Папцом** (досліджував неврологічні розлади у хворих з пошкодженням гіпокампу і поясної звивини) - **анатомічне кільце**, що включало гіпоталамус – переднє ядро таламуса – поясну звивину – гіпокамп – мамілярні тіла – гіпоталамус (рис. 20). Аферентація, що надходить у мозок ділиться на 3 потоки: руху, замислу і відчуття. Останній циркулює по анатомічному кільці, створюючи фізіологічну основу емоційних переживань. Гіпоталамус забезпечує вираження емоцій, поясна звивина – їх усвідомлення. Папец не використовував термін лімбічна система, він був введений в науку Мак – Ліном (порог –лімен – лімбічна система - її структури розміщені у вході і виході великих півкуль) .



Рис. 20. Анатомічне кільце

Лімбічна система (ЛС) включає ряд структур, які по – різному відповідають за формування емоцій (їх виникнення у більшій степені залежить від активності мигдалини і поясної звивини) і запускає переважно ті емоційні реакції, які вже були апробовані в процесі життєвого досвіду. Емоції є спадково закріпленими у лімбічній системі.

1. Гіпоталамус (ГТ)- найвищий центр регуляції внутрішнього середовища організму (є нейрони які реагують на зниження глюкози в крові, зміни осмотичного тиску, рівня гормонів; по аферентним шляхам отримує інформацію від внутрішніх органів). Зміна параметрів внутрішнього середовища відбиває якусь потребу, ГТ до її відповідності формує мотиваційну домінанту: ГТ через ядра таламуса впливає на тім'яну зону кори і рухову зону, ініціюючи тим самим замисел руху. ГТ приймає участь у регуляції зовнішніх прояв емоційної поведінки шляхом керування соматичними (м'язи обличчя і кінцівок) і вегетативними (залози і м'язи внутрішніх органів) реакціями. При подразненні верхніх і передніх відділів ГТ у тварин виникає агресія (афективна – емоційне збудження і активація симпатичної системи 0 демонстративна поведінка, при цьому у час сильного емоційного збудження ГТ вибірково активує симпатичний відділ АНС і холоднокровний напад - захват миші без емоцій і збудження, що відповідає хижацькій поведінці тварини). При руйнування зв'язків ГТ і кори та базальних ядер виникає неконтрольована агресія (на всі оточуючі предмети без причини). Подразнення інших зон ГТ може викликати оборонні реакції і страх. Зони насолоди співпадають з шляхами передачі збудження від нейронів чорної субстанції (синтез дофаміну) і від нейронів блакитної плями (синтез норадреналіну), синтезовані ними речовини викликають власне відчуття задоволення. При подразненні деяких ділянок ГТ тварина втрачає відчуття насичення (сита тварина їсть без міри і може померти) і голоду (голодна тварина відмовляється від їжі і теж може померти), що пов'язані з емоційними станами задоволення і незадоволення. ГТ – центральна ланка для реалізації підкріплюючої функції емоцій 0 максимізації – мінімізації (наближення – віддалення) виниклого емоційного стану: отримання позитивних стимулів і уникнення небажаних, емоційно негативних а не задоволення якоїсь потреби є підкріпленням при навчанні.

2. Ретикулярна формація (РФ). Її волокна йдуть у різні області кори і складаються з неспецифічних нейронів (реагують не на 1 подразник, як слухові, зорові, а на різні види стимулів), що передають сигнали від усіх органів чуття до структур лімбічної системи і кори. Деякі її ділянки мають визначені функції: блакитна пляма – пробудження емоцій (недостатня кількість норадреналіну (тоска) у мозку приводить до депресії - шокова терапія, що знищує депресію за основу має посилений синтез норадреналін у мозку; недолік адреналіну – реакції тривоги (зв'язок РФ з симпатичною АНС). Чорна пляма (медіатор дофамін) – приймає участь в утворенні приємних

відчуттів і особливого психічного стану – ейфорії. Активує різні ділянки мозку і надає до його специфічних зон ту інформацію, яка є новою, біологічно значимою, тобто діє як фільтр. РФ регулює рівень працездатності кори великих півкуль, відіграє суттєву роль у зміні сну і бадьорості, у явищах гіпнозу і неврозів.

3. Гіпокамп (Г.) знаходиться у глибині скроневої зони і пов'язаний з усіма структурами мозку. Його пошкодження – порушення просторової пам'яті (властивості запам'ятовувати нову інформацію) і регуляції орієнтовно – дослідницької діяльності. Г оцінює конкурентні мотиви за рахунок залучення слідів пам'яті про попередній досвід (зв'язок з асоціативною корою). Г реагує на сигнали маловірогідних подій і є таким чином однією з двох ключових ланок структури для реалізації компенсаторної (що заміщує недолік інформації - гіпермобілізація вегетативних реакцій - підвищення ЧСС і АТ, рівня гормонів, що перевищує норму, перехід до нових форм поведінки при емоційному напруженні, механізмам оцінки зовнішніх стимулів і реагування у відповідності з принципом доміанти А.А. Ухтомського) функції емоцій. Емоційно збуджений мозок реагує на всі подразники бурною реакцією, проте вихід емоційного напруження на вегетативні функції залежить від активності тімьяноскроневиx зон кори правої півкулі, тобто кора орієнтує поведінку на сигнали високовірогідних подій. Руйнування Г. не впливає на емоційну поведінку.

4. Поясна звивина. Обмежує гіпокамп і інші структури лімбічної системи, виконує роль координатора різних систем = слідкує за їх співпрацею, в тому числі зоровою і соматичною в процесі керування виразом емоцій.

5. Мигдалина. Клітинне скупчення величиною з горіх попереду гіпокампу, включає кортикальні, медіальні ядра (приймають участь у обробці смакової і нюхової інформації) та базолатеральні ядра, що регулюють емоційну поведінку (через подвійні зв'язки з корою, таламусом і структурами лімбічної системи). Відповідає за агресивну поведінку чи реакцію страху, її пошкодження може привести до хвороб, схожих з шизофренією. При її видаленні разом з скроневою долею – повністю втрачається страх, спостерігається гіперфагія (їсть все підряд), гіперсексуальність, втрата твариною властивості оцінювати результат скоєної дії і внутрішнього емоційного переживання. Мигдалина, як і ГТ є мотиваційною структурою, проте вона керується не скільки внутрішніми подіями, а стільки зовнішніми - перемикаюча функція емоцій - вибір мотивації, яка відповідає не тільки якійсь потребі, а і зовнішнім умовам її задоволення у даній

ситуації і в даний момент (при конкуренції мотивацій відбувається вибір домінуючої потреби, щоб зараз же її задовольнити). Видалення мигдалини призводить до втрати нормального спілкування всередині стада, спостерігається замкнутість, схильність до самотності, втрата розрізняти гарну поведінку і погану (тому лідери стада втрачають свій ранг). Негативні емоції були отримані при подразненні мигдалини і деяких областей ГТ, медіатором для них є **серотонін**.

6. Мозочок. Його ядра включені в системи позитивного і негативного підключення; порушення його активності призводить до виникнення психозів.

7. Прозора перегородка включена в систему позитивного підкріплення, при порушеннях її зв'язків з гіпокампом і корою виникають розлади пам'яті, психози.

8. Прилеглі ядра (біля базальних) вибірково активуються при неочікуваних приємних стимулах, їх видалення не впливає на емоц. поведінку

9. Кора головного мозку. Відповідають за виникнення і створення емоційних переживань лобні долі кори, до яких підходять аферентні шляхи від таламусу, ЛС і РФ. Пошкодження лобних долей викликає зміни настрою від ейфорії до депресії, втратою орієнтування, що виражається неможливістю будувати плани, нестриманість у мові і поведінці. Лобні долі мають безпосереднє відношення до оцінки вірогідних характеристик навколишнього середовища. Фронтальна кора лобових долей виявляє високо значимі сигнали і відкидає другорядні, що дозволяє направити поведінку на досягнення реальних цілей, де задоволення потреби можна прогнозувати з високою долею вірогідності - адекватна поведінка і результативна. (пошкодження у приматів – порушення прогнозування, і не можливість його відновлення протягом 2-3 років, у людей – емоційна тупість і розгальмування низьких емоцій та потягів).

Стосовно емоцій виявлено функціональну **міжпівкульну асиметрію**: більш емоціогенною є права півкуля порівняно з лівою; проте позитивні емоції пов'язані переважно з лівою, а негативні — з правою півкулею великого мозку. Досить інформативним тестом емоційної асиметрії мозку спочуття гумору. Вважають, що розуміння гумору можливе завдяки виконанню двох операцій: 1) виділення несподіваного в оповіданні і 2) порівняння цього несподіваного зі змістом тексту. У хворих з ураженнями правої півкулі великого мозку (лівопівкульних) зберігається здатність виділяти несподіване, але порушується можливість його порівняння зі змістом тексту. Ось чому гумор таких людей стає безладним, і коли їм пропонують вибрати

найсмійшніший варіант із сюжетних малюнків, вони неспроможні це зробити, оскільки всі малюнки видаються їм однаково смійшними. Гумор хворих з ураженнями лівої півкулі (правопівкульних) схожий на гумор здорових осіб.

При порушенні правої півкулі спостерігається погіршення можливості оцінювати і ідентифікувати емоційну експресію в міміці чи виявити настрій, емоційні компоненти мови інших, властиві стани бадьорості і веселощів - патологічний смійх; частіше проявляються різкі неочікувані афективні зміни емоцій. При порушенні лівої – приступи тривоги, страху, посилюється інтенсивність негативних переживань і патологічний плач; пов'язані з тривалим емоційним переживанням .

Права півкуля синтезує і об'єднує сигнали у глобальний образ – найважливіша роль у випрацюванні і стимулюванні емоційного переживання. Ліва півкуля – аналізує окремі деталі, використовується для видозміни і послаблення емоційних реакцій, так відбувається когнітивно – емоційне регулювання емоцій. Окрім того, права півкуля є джерелом несвідомої мотивації, а ліва – розглядає світ у неприємному, загрозливому світлі, проте домінує при організації цілісного емоційного переживання на свідомому рівні. У разі конфлікту між потребами і можливостями їх задоволення виникає стан напруження — емоційний стрес, який мобілізує захисні сили організму на подолання цього конфлікту.

Фізіологічні основи емоцій: емоції – рефлекси головного мозку, що викликаються лобними долями кори через вегетативні центри, ЛС і РФ. Збудження від цих центрів розповсюджується по вегетативним нервам, що змінюють функції внутрішніх органів, викликають надходження у кров медіаторів і гормонів, що впливає на вегетативну іннервацію. Збудження передньої групи ядер підгір'я викликає парасимпатичні емоційні реакції (домінують у травній системі) і посилену рухову активність, а задньої і бокової груп – симпатичні емоційні реакції, що в цілому домінує і тим самим підвищує збудливість великих півкуль і так впливає на мислення і зменшену рухову активність. В результаті збудження симпатичної системи і посилення пластичного тонуусу може виникнути катаlepsія – оціпеніння мускулатури, застигання тіла у окремій позі.

Отже, емоції виникають за схемою: сприймання потреб організму хеморецепторами кров'яного руслу, ЦНС , РФ і гіпоталамуса → збудження → лімбічна система (мотиваційні, емоціогенні структури і інформаційні). Емоції запускаються мозком, а реалізуються при діяльності вегетативної нервової системи. При

цьому симпатичний відділ мобілізує енергію і ресурси організму, парасимпатичний – організацію поведінки.

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть загальну структуру емоцій.
2. Складіть таблицю “Методи дослідження емоцій людини”.
3. Порівняйте теорії виникнення емоцій, розташуйте їх в хронологічному порядку і значимості.
4. Розкрийте особливості мозкових механізмів виникнення емоцій.
5. Самостійно знайдіть та випишіть інформацію стосовно розвитку базових емоцій в ранньому онтогенезі.
6. Самостійно розгляньте психологічний вплив кольору на людину

Перелік тем рефератів з курсу „Психофізіологія”:

- 1.** Історія становлення психофізіології, як науки (роботи Н.Массіаса, І.М.Сеченова, І.П. Павлова, В. Вундта, А.Р. Лурія, П.К.Анохіна, Л.С.Виготського, Б.Г.Ананьєва, Н.А. Бернштейна, Н.П. Бехтеревої, А.Н.Леонтьєва В.Б. Швіркова, Ю.И. Александрова, А.В.Петровського, Б.І. Кочубея та Є.Н. Соколова).
- 2.** Розділи сучасної психофізіології: загальна, вікова і диференційна.
- 3.** Основні напрямки теоретичної психофізіології.
- 4.** Методи психофізіологічних досліджень.
- 5.** Проблеми співвідношення мозку і психіки, психічного і фізіологічного.
- 6.** Принципи регуляції фізіологічних функцій: клітинний механізм регуляції, гуморальна і нервова регуляції.
- 7.** Функціональні системи – унікальна організація живих організмів (поняття, основні принципи організації).
- 8.** Подразники, та їх класифікація.
- 9.** Структура ПД (деполяризація і реполяризація мембрани, інверсія заряду та рефрактерність).
- 10.** Механізм розповсюдження збудження.
- 11.** Нервові центри та фізіологічні принципи їх функціонування.
- 12.** Синапси (будова, функції, види).
- 13.** Механізм передачі збудження в хімічних синапсах.
- 14.** Електричний механізм передачі збудження.
- 15.** ЗПСР та ГПСР, їх значення.
- 16.** Пряме та зворотнє постсинаптичне гальмування.
- 17.** Морфологічні принципи діяльності НС: конвергенція, дивергенція, оклюзія, загальний кінцевий шлях та принцип зворотного зв'язку.
- 18.** Функціональні принципи діяльності НС: іррадіація збудження, індукція, реципрокна (взаємоузгоджена) іннервація, пластичність НЦ та принцип домінанти.
- 19.** Будова саркомеру поперечно – смугастого м'язового волокна.
- 20.** Тонкі міофіламенти, їх властивості, будова та функції.
- 21.** Товсті міофіламенти, їх властивості, будова та функції.
- 22.** Принцип діяльності клітин Реншоу у нервово – м'язовому сполученні.
- 23.** Теорія ковзання ниток.
- 24.** Джерела енергії для синтезу АТФ.
- 25.** Процес фізичного стомлення.
- 26.** Вікові зміни параметрів м'язової системи людини.
- 27.** Форми і типи м'язового скорочення.

28. Типи скорочення м'язів: ізометричний, ізотонічний, біометричний та ексцентричний.
29. Форми скорочення м'язів: динамічна і статистична.
30. Малі і великі рухові одиниці.
31. Швидкі і повільні рухові одиниці.
32. Тонус скелетних м'язів.
33. Нервовий механізм регуляції рухів.
34. Ієрархічна система координації рухів за Н.А.Берштейном.
35. Моторний рівень кіркового керування рухами.
36. Кільцеве керування рухами (теорія сенсорних корекцій).
37. Рухові програми, способи їх реалізації та рухова пам'ять.
38. Рефлекси за анатомічною ознакою: спинальні, стовбурові, мезенцефалічні, таламічні і кіркові.
39. Рефлекси за функціональною ознакою: суглобові (рефлекс на розтягнення м'язів), міжсуглобові (перехресний рефлекс і ходьба), рефлекси положення (рефлекси координації м'язів голови, тулуба і кінцівок та рефлекси пози).
40. Статичні та статокінетичні рефлекси положення тіла.
41. Фантом ампутованих кінцівок.
42. Система внутрішньої уяви схеми тіла.
43. Симпатична, парасимпатична та метасимпатична частини АНС.
44. Особливості вегетативної іннервації організму.
45. Рівні рефлекторної регуляції вегетативних функцій.
46. Вісцero – вісцеральний; вісцеросоматичний; вісцеросенсорний, вісцеродермальний і соматовісцеральний рефлекси.
47. Лімбічна система і ретикулярна формація, та їх вплив на вегетативну іннервацію функцій організму.
48. Емоції і їх походження.
49. Методи дослідження емоцій.
50. Фотоеталони лицьової експресії для 6 базових емоцій (за П. Екманом).
51. Біологічна теорія емоцій Ч. Дарвіна, адаптаційна теорія Р.Плутчека та біологічна теорія П.К. Анохіна.
52. Соматична теорія емоцій Джеймса – Ланге, таламічна теорія Кеннона – Барда та активаційна теорія Ліндслі.
53. Психоаналітична концепція З.Фрейда.
54. Інформаційна теорія емоцій П. В. Симонова та теорія наближення – уникнення.
55. Теорія диференційних емоцій та нейрокультурна теорія П. Екмана.
56. Психофізіологічний вплив кольору на людину.

Література з курсу

Базова

1. *Аршава І.* Психофізіологія: підручник для студ. вищих навч. закл. — К. : Вища освіта, 2006. — 308с
2. *Бехтерева Н.П.* Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л.: Наука, 1971. 119 с.
3. *Горго Ю.* Прикладна психофізіологія людини: навчальний посібник для студ. вищих навч. закл. / Державний вищий навчальний заклад "Запорізький національний ун-т" Міністерства освіти і науки України. — Запоріжжя, 2006. — 193с.
4. *Греченко Т.Н.* Психофизиология: Учебное пособие. М.: Гардарика, 1999. 358 с.
5. *Дамазиу А.З., Дамазиу А.* Мозг и речь // В мире науки. 1992. № 11—12. С. 55—61.
6. *Данилова Н.Н.* Психофизиология: Учебник для вузов. 2001.- 373 с.
7. *Данилова Н.Н.* Психофизиология: Учебник для вузов. М.: Аспект Пресс. 1999. 373 с.
8. *Данилова Н.Н.* Психофизиологическая диагностика функциональных состояний: Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 192 с.
9. *Ильин Е.П.* Психофизиология состояний человека. - СПб.: Питер, 2005. - 412 с.
10. *Китаев-Смык ЛЛ.* Психология стресса. - М.: Наука, 1983. - 368 с.
11. *Кокун О.М.* Оптимізація адаптаційних можливостей людини: психофізіологічний аспект забезпечення діяльності: Монографія. - К.: Міленіум, 2004. - 265 с.
12. *Кокун О. М.* Психофізіологія: Навч. посібник для студ. вищих навч. закл. / Відкритий міжнародний ун-т розвитку людини "Україна". — К. : Центр навчальної літератури, 2006. — 184с.
13. *Корольчук М.* Психофізіологія діяльності: Підручник для студ. вищих навч. закл. — К. : Ельга; Ніка-Центр, 2003. — 395с.
14. *Марютина Т.М., Ермолаев О.Ю.* Введение в психофизиологию. - М: Флинта – 1997.
15. *Николаева Е.И.* Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Новосибирск: Изд-во «Лада», 2001, 442 с.
16. Основы психофизиологии. Ред. *Ю.М. Александров.* М: Инфра -М – 1997.
17. Практикум з психофізіології: Навч. посібник для студ., які навч. за спец. "Практична психологія" / Ніжинський держ. педагогічний

ун-т ім. Миколи Гоголя / *Олег Петрович Никоненко* (уклад.). — Ніжин : НДПУ ім. М.Гоголя, 2003. — 150с.

18. Психофизиология: Учебник для вузов / Отв. ред. *Ю.И.Александров*. СПб.: Питер, 2001. 550 с
19. *Симонов П.В.* Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1992. 352 с.
20. *Соколов Е.Н.* Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. 1996. Т.46. Вып. 2. С. 229—240.
21. *Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3—13.
22. *Соколов Е.Н.* Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228—231.
23. *Філіпов М.* Психофізіологія людини: Навч. посіб. / Міжрегіональна академія управління персоналом. — К. : МАУП, 2003. — 135с.
24. *Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990. 239 с.
25. Хрестоматия по психофизиологии / Ред.-сост. *Е.Н.Соколов, А.М.Черноризов*. М.: УМК “Психология”, 2001.
26. *Циркин В.И., Трухина С.И.* Физиологические основы психической деятельности и поведения человека. Ниж. Новгород, Изд-во НГМА, 2001, 524 с.

Допоміжна

1. Абабков В А., Перре М. Адаптация к стрессу: Основы теории, диагностики, терапии. - СПб.: Речь, 2004. - 165 с.
2. Афтанас Л.И. Эмоциональное пространство человека: психофизиологический анализ. Новосибирск: Изд-во СО РАМН, 2000, 136 с.
3. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. М. – Высш. шк., 1991. – 298 с.
4. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. М: Высшая школа, 1991.
5. Вольф Н.В. Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации. Ростов-на-Дону, 2000, 240 с.
6. Гилберт С. Слух. Введение в психологическую и физиологическую акустику. М: Медицина, 1984.
- 7.

8. Гуминский А. А., Леонтьева Н. Н., Маринова К. В., Руководство к лабораторным занятиям по общей и возрастной физиологии . М.: Просвещение, 1990. – 239 с.
9. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М.: МГУ, 1992.
10. Данилова Н.Н., Крылова А.Д. Физиология высшей нервной деятельности. М: Учебная литература, 1997, 430 с.
11. Доскин В.А., Лаврентьева Н.А. Ритмы жизни. М.: Знание, 1991.
12. Иваницкий А.М. Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъективных переживаний // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 209—225
13. Казаков В.Н. и др. Физиология в задачах.: Учебное пособие для студентов вузов.- Ростов-на-Дону.-Феникс, 1996.
14. Красота и мозг. Биологические основы эстетики / Под ред. И.Ренчлера, Б.Хенцбергер, Д.Эпстайна. М.: Мир, 1995. 335 с.
15. Куприянович Л.Б. Биологические ритмы и сон. М.: Наука, 1976.
16. Маунткасл В. Организационный принцип функционирования мозга — элементарный модуль и распределенная система // *Эдельман Дж., Маунткасл В. Разумный мозг.* М.: Мир, 1981. Мах-Фарленж Д. Поведение животных: психобиология, этология и эволюция.М.-Мир,1988.
17. Мезенцев В. Жизнь во сне. М.: Знание, 1994.
18. Методики психо-диагностики в спорте / Под ред.В.А.Марищука, Ю.М. Блудова.-М.-Просвещение., 1990.
19. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во Моск. Унта, 1998. 550 с.
20. Нормальна фізіологія: Підручник для мед. вузів В.І.Філімонов, Д.Г.Наливайко, В.С.Райцес, Р.Г.Шевчук.- Київ.- Здоров'я, 1994.
21. Общий курс физиологии человека и животных. В 2 кн. Кн. 1. Физиология нервной, мышечной и сенсорной систем / Под ред. А. Д. Ноздрачева.-М. - Высш. шк., 1991.–528 с.
22. Общий курс физиологии человека и животных. В 2 кн. Кн. 2. Физиология висцеральных систем / Под ред. А. Д. Ноздрачева.- М. - Высш. шк., 1991. – 528 с.
23. Семиченко В Л. Психические состояния: Модульный курс для преподавателей и студентов. - К.: Магістр-S, 1998. - 207 с.
24. Солодков А.С., Сологуб Е.Б. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная. М.: Terra-Спорт, Олимпия-Пресс, 2001. – 520 с.
25. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981.

26. Системогенез/ Под ред. К.В. Судакова. – М. – Медицина., 1980. – 345 с.
27. Слюсарев В.Ф., Алексеев В.В. Методические указания к практическим занятиям по физиологии человека и животных. Физиология системы крови.- Харьков.-ХГПИ., 1989.
28. Теппермен Дж., Теппермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М. – Мир, 1989. – 656 с.
29. Фізіологія людини / За ред. І.С. Кучерова. – Київ. – Вища шк., 1981. – 406 с.
30. Физиология мышечной деятельности / Под ред. Я.М. Коца. – М. – Физкультура и спорт, 1982. – 440 с.
31. Физиология поведения. Нейробиологические закономерности / Под ред. А.С. Батуева. – Ленинград, 1987. – 243 с.
32. Физиологии человека: в 3-х т. / Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М. - Мир, 1996.Шеперд Г. Нейробиология: в 2-х т., М.- Мир, 1987.
33. Физиология человека / Под ред. Г.И. Косицкого. – М. - Медицина, 1985. – 544 с.
34. Эккерт Р., Рэнделл, Огастин Дж. Физиология животных: Механизмы и адаптация: В 2-х т. –М. : Мир, 1992.

Інформаційні ресурси

- <http://www.bestreferat.ru/referat-218370.html> Учебное пособие. нормальная физиология
- 2. <http://www.info-library.com.ua/libs> О рефлексах и сочетательно – рефлекторной деятельности. Статьи.
- <http://ua-referat.com> Сприйняття як психічний процес.
- <http://www.gumer.info/bibliotek/Buks> Малаков А. Общая психология – Электронная библиотека психологии.
- <http://psixologiya.org/psixodiagnostika/metod-diaagnostiki/1689-metody-issledovaniya-vnimaninya-luriya.html> - психологічні методи дослідження (Лурія)
- http://www.goldbiblioteca.ru/online_psihologiya/online_psistr4/302.ph р Александров Ю.И. Введение в системную психофизиологию-электронный підручник.
- <http://do.gendocs.ru/docs/index-92623.html> Ю. А. Александров, Н. Данилова Психофизиология: Учебник.
- <http://med-edu.ru/psiho/psihofiz/> - видеолекции по психофизиологии.

- <http://www.ido.rudn.ru/psychology/psychophysiology/3.html> - психофізіологія фізичних станів.
- <http://www.rsd.in.ua/topic/> - функціональний стан
- http://fictionbook.ru/author/evgeniyi_ilin/psihofiziologiya_sostoyaniyi_cheloveka/read_online.htm
- http://libfree.com/182752224_psihologiyane_gativni_stani.html
Психофізіологія Кокун С.М

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	3
Методичний коментар до дисципліни.....	4
Тематичний план та структура навчальної дисципліни.....	6
Розділ 1. Психофізіологічні особливості психічних процесів та функцій людини.....	10
Лекція №1. Психофізіологія та її системні основи.....	10
Лекція №2. Загальні закономірності психофізіології. Організм і його фізіологічні функції.....	20
Лекція №3. Фізіологія збудження	27
Лекція №4. Загальні принципи будови і діяльності нервової системи	36
Лекція №5. Гальмування в ЦНС. Властивості нервових центрів	48
Лекція №6. Фізіологія нервово – м’язової системи	61
Лекція №7. Механіка м’язового скорочення	71
Лекція №8. Система керування рухами. Рухові рефлекси.....	80
Лекція №9. Фізіологія вегетативної нервової системи. Регуляція вегетативних функцій	89
Лекція №10. Психофізіологія емоцій	99
Перелік тем рефератів з курсу „Психофізіологія”.....	111
Література з курсу.....	113

Навчальне видання

Укладачі:
Комісова Тетяна Євгенівна
Мамотенко Алла Віталіївна

Конспекти лекцій до курсу “ Психофізіологія” Частина I
для студентів факультету психології та соціології

Відповідальний за випуск: проф. Іонов І.А.
Комп’ютерна верстка:
Коректор:

Підписано до друку Формат Папір офсетний.
Гарнітура Times New Roman. Друк офсетний. Ум. друк. арк.
Обл. – вид. арк. Зам № Тираж прим. Ціна договірна.