

ЛЬВІВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ФІЗИЧНОЇ КУЛЬТУРИ

КАФЕДРА АНАТОМІЇ ТА ФІЗІОЛОГІЇ

“Нормальна фізіологія людини”

ЛЕКЦІЯ № 3

Тема лекції:
ЗАГАЛЬНА ФІЗІОЛОГІЯ ЦНС

План.

1. Основні функції ЦНС. Методи дослідження.
2. Нейрон, функції, механізм взаємодії (структура синапсу, хімічні медіатори).
3. Рефлекс. Рефлекторна дуга.
4. Основні властивості нервових центрів.
5. Види гальмування в ЦНС. Загальні принципи координації діяльності ЦНС.

Тривалість лекції: 2 академічні години

Матеріальне забезпечення: мультимедійна презентація.

Склав: доц. Вовканич Л.С.

Затверджено на засіданні
кафедри анатомії і фізіології

" _____ " _____ 2018 р.

протокол № _____

Зав. кафедри _____ Вовканич
Л.С.

Львів – 2018

1. Основні функції ЦНС. Методи дослідження.

Виникнення багатоклітинних організмів стало стимулом для формування систем регуляції та координації діяльності організмів, які б забезпечували цілісність реакції організму, взаємодію між його тканинами і органами. Ця координація може здійснюватись як гуморальним шляхом за допомогою гормонів і продуктів метаболізму, так і за допомогою функціонування нервової системи, яка забезпечує *швидку і строго локалізовану* передачу збудження. У своїй еволюції нервова система пройшла кілька основних етапів. Виділяють *три основні етапи структурної організації* нервової системи: дифузний (кишковопорожнинні), вузловий (комахи, молоски), трубчастий (трубчатий).

Нервова система поділяється на *центральну і периферичну*. До центральної частини нервової системи належить *спинний і головний мозок*, до периферичної – *нерви спинного та головного мозку*. Структури нервової системи утворені нейронами, їх відростками, та рядом інших клітин, зокрема гліальними клітинами. Тіла нейронів переважно розташовані у вигляді скупчень або групи, які у центральній нервовій системі називаються ядрами, а периферичній – гангліями (вузлами).

Найдавніші і найпростіше організовані відділи ЦНС мають *сегментарну будову*. Це спинний, довгастий і середній мозок. Відділи, які розвивалися пізніше - проміжний мозок, мозочок, кора великих півкуль є *надсегментарними*. Вони не мають безпосереднього зв'язку з органами тіла, а керують їх діяльністю через сегментарні центри. Надсегментарні відділи відіграють важливу роль в регуляції організму.

Основні функції ЦНС:

Регуляція всіх фізіологічних процесів організму, його органів, тканин і клітин, а також об'єднання їх у єдину цілісну функціональну систему.

Забезпечення взаємодії організму із зовнішнім середовищем.

Формування цілеспрямованої поведінки (за рахунок кори великих півкуль - психічна діяльність - пам'ять, мислення, свідомість та ін.).

Ці функції нерозривні і направлені на оптимальне пристосування діяльності організму до умов зовнішнього середовища.

2. Нейрон, функції, механізм взаємодії (структура синапсу, хімічні медіатори).

Основним структурним елементом ЦНС є *нервова клітина* або *нейрон*.

Нейрон із *тіла* або *соми* (трофічна функція) та *відростків*. Розрізняють два види відростків – *дендрити і аксон*. Численні розгалужені короткі відростки дендрити (від грецьк. *dendron* - дерево) проводять сигнали до тіла нейрона. Від нейрона імпульси ідуть по аксону (грецьк. *axis* - вісь). Довжина останнього у людини може досягати 1 м. За кількістю відростків

виділяють уніполярні (дин відросток), псевдоуніполярні (два відростки, що зливаються в один), біполярні (два відростки) та мультиполярні (більше двох відростків) нейрони. Мультиполярні нейрони є основними нейронами хребетних. Аксон нейрону відходить від аксонного горбика, найбільш збудливої частини клітини. Саме у ділянці аксонного горбика виникає потенціал дії. На ділянці аксону, розміщеній між аксонним горбиком і початком мієлінової оболонки – початковому сегменті – можуть закінчуватись сигнали інших нейронів.

Функції нейрона:

- сприйняття подразнення (рецепторна функція);
- їх переробка (інтегративна функція);
- передача нервових імпульсів на інші нейрони або робочі органи (ефекторна функція).

Відповідно до функцій виділяють 3 основні типи нейронів:

- * аферентні;
- * еферентні;
- * проміжні.

Для нейрону характерна висока швидкість обміну речовин і домінування аеробних процесів. Хоча маса мозку становить лише 2% від ваги тіла, проте у стані спокою мозок споживає 25% від загального споживання кисню організмом. У зв'язку з цим тканина мозку багата на кровоносні судини, а швидкість мозкового кровообігу у 5-7 разів більша, ніж у м'язах в стані спокою.

В процесі живлення нервових клітин і обміні речовин приймають участь клітини глії, які знаходяться навколо нейронів.

Передача збудження в ЦНС здійснюється за допомогою синапсів. Виділяють два типи синапсів –

- електричні
- хімічні.

В електричних сигнал передається за допомогою електричного струму, а у хімічних – за допомогою хімічної речовини (медіатора, посередника). У загальному синапс має форму цибулини, складається з пресинаптичної мембрани, синаптичної щілини і постсинаптичної мембрани. Для електричних синапсів характерне значне зближення пре- і постсинаптичної мембран, які відділені проміжком всього у 2 нм. У хімічному синапсі синаптична щілина значно більша – 20-50 нм, а у пресинаптичному закінченні (нервовій терміналі) знаходяться міхурці (везикули), наповнені хімічною речовиною – медіатором (посередником). Медіатори можуть бути різноманітні за своєю природою та функціями. За хімічною будовою можна виділити такі групи:

- ♦ моноаміни (ацетилхолін, дофамін, норадреналін, серотонін, гістамін);
- ♦ амінокислоти (γ-аміномасляна кислота, глутамат, гліцин);
- ♦ нейропептиди (речовина P, метенкефалін, ендорфін і ін.).

Залежно від місця контакту аксона з частинами нервової клітини розрізняють такі синапси:

- ◆ аксосоматичні,
- ◆ аксодендритні,
- ◆ аксоаксональні,
- ◆ дендродендритні,
- ◆ дендросоматичні,
- ◆ соматосоматичні.

За функціями синапси поділяють на

- збуджуючі
- гальмівні.

Передача збудження в хімічних синапсах відбувається таким чином: потенціал дії, який надходить по нервовому закінченню до синапса, викликає зміни проникності пресинаптичної мембрани для Ca^{2+} . Вхід іонів кальцію викликає викид у синаптичну щілину вмісту 100-200 пресинаптичних везикул. Медіатор внаслідок дифузії переміщається до постсинаптичної мембрани. Досягнувши постсинаптичної мембрани, медіатор взаємодіє з її структурними елементами – рецепторами (білково-ліпідними комплексами, чутливими до дії медіатора). Наслідком цієї взаємодії є зміни проникності постсинаптичної мембрани для іонів, деполяризація її і виникнення так званого збуджуючого постсинаптичного потенціалу (ЗПСП). Тільки внаслідок сумарної дії медіатора, який виділяється кілька разів підряд, ЗПСП досягає величини, здатних деполяризувати клітину до критичного рівня і запустити потенціал дії.

Загальна схема роботи гальмівного хімічного синапса аналогічна, проте медіатором тут виступає *гальмівний медіатор* (γ -аміномасляна кислота, гліцин), наслідком впливу якої є збільшення проникності постсинаптичної мембрани для іонів хлору, що веде до її гіперполяризації.

3. Рефлекс. Рефлекторна дуга.

Основною формою діяльності нервової системи є *рефлекс*.

Рефлекс - це відповідь організму на подразнення, яка відбувається за участю ЦНС.

Поняття рефлексу, як основного акту нервової діяльності було введено в фізіологію Декартом (XVII ст.). Він вивчав відповіді на подразнення і описав рефлекторний акт. Сам термін “рефлекс” з’явився в кінці XVIII ст. і належить чеському вченому Прохаскі. І.М.Сеченов (1863) вперше в роботі “Рефлекс головного мозку” зауважив, що діяльність головного мозку здійснюється по принципу рефлексу. Ідеї Сеченова експериментально були підтверджені І.П.Павловим. Павлов вивчав рефлекторну діяльність нормальної, здорової тварини, вивчав рефлекторні акти цілого організму. Це дало йому можливість доказати, що рефлекс є основним механізмом пристосування організму до змін умов існування.

Для прояву будь-якої рефлекторної реакції необхідна наявність подразника і сукупності утворів що мають назву *рефлекторні дуги*.

Рефлекторна дуга – сукупність утворів, що здійснюють певний рефлекс. Вона складається з 5 ланок: *рецептор, аферентний (доцентровий) нервовий шлях, рефлекторний центр, еферентний (відцентровий) шлях, ефектор* (робочий орган). Рефлекторна дуга безумовних рефлексів відносно постійна, а умовних рефлексів – змінна. Класичне уявлення про рефлекторну дугу на сьогодні замінюється на поняття кільця за участю зворотних зв'язків. Сучасна наука розглядає рефлекторну дугу, як замкнене утворення - у вигляді кола із зворотнім зв'язком (звотною аферентацією).

Рефлекторні дуги можуть бути *простими* (моносинаптичними) і *складними* (полісинаптичними). Проста рефлекторна дуга складається з двох нейронів - аферентного і еферентного, між якими є один синапс. Прикладом є рефлекторна дуга сухожильних рефлексів (колінний рефлекс, ліктьовий рефлекс, Ахіллів рефлекс). Дуги усіх рефлексів, у яких число синапсів у ЦНС перевищує одиницю, називають *складними* або полісинаптичними. У таких дугах наявна більша кількість нейронів: аферентний, один або декілька проміжних і еферентний

Рефлекси класифікуються по ряду ознак:

1. За природою подразника – природні (природний сигнал) і штучні (індиферентний сигнал);
2. За розміщенням рецепторів – екстероцептивні і інтероцептивні;
3. За характером подразника – шкірні, зорові, слухові, нюхові;
4. За характером центральної ланки – моносинаптичні і полісинаптичні;
5. За місцем перемикачання у ЦНС – спинальні, стовбурові, кіркові;
6. За характером рефлекторної реакції – рухові, секреторні, серцево-судинні, обмінні і ін;
7. За біологічним значенням – орієнтувальні, оборонні, харчові, статеві, батьківські, дослідницькі;
8. Умовні рефлекси першого і вищого порядків
9. Всі рефлекси організму поділяються на дві групи: безумовні і умовні.

Безумовні або вроджені рефлекси – це відносно стереотипні природжені реакції організму на подразники, що здійснюються за участю ЦНС і не вимагають спеціальних умов для виникнення. Умовні або набуті рефлекси – утворюються на базі безумовних або добре закріплених умовних рефлексів протягом індивідуального життя.

4. Основні властивості нервових центрів

Всі основні форми діяльності нервової системи обумовлені участю певних груп нервових клітин – *нервових центрів* (НЦ). Нервовим центром називають сукупність нервових клітин, необхідних для здійснення певної функції. НЦ - поняття фізіологічне, а не анатомічне. В НЦ входять нейрони, розташовані в різних відділах ЦНС. Складні реакції організму забезпечуються активністю багатьох нервових центрів. При цьому характер реакцій визначається властивостями НЦ.

Властивості НЦ:

1. Одностороннє проведення збудження - у ЦНС збудження проводиться в одному напрямку від рецепторного нейрона через проміжний до ефекторного або з аксона на дендрит. В основі цієї властивості лежать особливості морфологічного зв'язку між нейронами, а саме: медіатор, що здійснює передачу збудження, виділяється тільки пресинаптичними закінченнями.
2. Затримка проведення збудження. Збудження в ЦНС розповсюджується значно повільніше, ніж по нервових волокнах. Це пояснюється тим, що для здійснення процесів, пов'язаних з виділенням медіатора в синапсі, дифузією його через синаптичну щілину, виникненням збуджуючого постсинаптичного потенціалу і переходом його в потенціал дії, потрібно 1,5-2 мс. Цей інтервал називається *синаптичною затримкою*. Її величина може зростати при втомі, охолодженні організму та під впливом інших факторів. У випадку полісинаптичної рефлекторної дуги відбувається сумація синаптичних затримок. Цей час називається *центральною затримкою* або *центральним часом проведення*. Саме він у значній мірі визначає тривалість *латентного періоду* – часу від нанесення подразника до появи відповіді.
3. Сумаія збудження - сумація збудження проявляється у складанні ефектів дії подразників. Ще І.М.Сеченовим (1863) було виявлено, що поодинокі слабкі підпорогові подразнення не викликають рефлексу, а кілька таких подразнень, коли вони подаються оди за одним з певною частотою, викликають рефлекс.
4. Трансформація ритму збудження - нервові центри здатні змінювати частоту імпульсів, яка приходить до них від рецепторів. На велику частоту подразнень НЦ може відповідати рідким ритмом імпульсів і, навпаки, на поодинокі подразнення - більш частими імпульсами. Причиною зміни ритму високої частоти є те, що синапси можуть пропускати лише імпульси такої частоти, яка не перевищує рівня його лабільності, зумовленої процесами передачі збудження в них.
5. Післядія. Збудження в ЦНС не завжди припиняється після закінчення дії подразника. Рефлекторна діяльність може продовжуватись ще деякий проміжок часу і після припинення подразнення. Короткочасна післядія пов'язана з тривалою слідовою деполяризацією, яка викликає потенціали дії і таким чином підтримує рефлекторну реакцію. Тривала рефлекторна післядія зумовлена циркуляцією імпульсів по нейронних сітках нервового центру.
6. Полегшення проведення збудження - в природних умовах нейрони генерують не поодинокі імпульси, а залпи імпульсів певної частоти. Дослідами встановили, що при ритмічному подразненні НЦ кожний наступний імпульс викликає більшу рефлекторну реакцію. Його виникнення пояснюється тим, що при ритмічному подразненні близько пресинаптичної мембрани скупчуються міхурці з медіатором, внаслідок цього нові імпульси приводять до виділення більшої кількості медіатора в синаптичну щілину і швидкого досягнення

критичного рівня деполяризації.

7. Ритмічна активність нервових центрів. В більшості нервових клітин збудника виникає тільки при дії стимулів, що надходять до аферентних шляхів. Але існують нейрони, в яких збудження виникає без нанесення подразнення. Ці нейрони проявляють фонову або так звану спонтанну активність. Причиною фонові активності вважають самовільне виділення медіатора нервовими закінченнями і постійну циркуляцію імпульсів по кільцевих зв'язках між нейронами.
8. Втома нервових центрів. При тривалому або сильному подразненні аферентних нервових волокон спостерігається зменшення частоти імпульсів, що надходять до робочих органів. Внаслідок цього рефлекторна відповідь зменшується або припиняється повністю. У нервових центрах розвивається стомлення. Причиною може бути зменшення запасів медіатора в процесі роботи нейрона і, отже, порушення передачі збудження. Крім того, при тривалих ритмічних збудженнях зменшується чутливість холінергічних рецепторів постсинаптичної мембрани (десенсибілізація).

5. Види гальмування в ЦНС. Загальні принципи координації діяльності ЦНС.

Необхідним компонентом регуляції і координації нервової діяльності є процеси гальмування. Гальмування - це особливий процес, який проявляється в зникненні збудження.

Вперше гальмування спостерігали при вивченні впливу блукаючого нерва серця. Початок вивчення гальмування в 1863 р. Сеченовим І.М. Значення гальмування описано І.М.Сеченовим в роботі "Рефлекси головного мозку". При опусканні кінцівки жаби в кислоту і одночасному подразненні деяких частин головного мозку (зорові горби -NaCl), Сеченов спостерігав затримку і навіть відсутність кислотного рефлексу спинного мозку. Він зробив висновок, що одні НЦ можуть змінювати рефлекторну діяльність інших НЦ - вищі НЦ можуть гальмувати нижчі ("Сеченівське гальмування").

Значення гальмування:

- Зменшує іррадіацію збудження, що дає можливість концентрації в необхідних відділах нервової системи.
- Виключення діяльності непотрібних в даний момент органів.
- Охороняє НЦ від перевтоми - охоронна функція.

За місцем виникнення розрізняють такі види гальмування:

1. Пресинаптичне - виникає перед синаптичним контактом в пресинаптичній мембрані. Закінчення аксона одної нервової клітини утворює аксоаксональний синапс на закінченні аксона іншої клітини і блокує передачу збудження в ньому. В області такого пресинаптичного контакту розвивається сильна деполяризація мембрани аксона, яка приводить до стану парабіозу (песимальне гальмування по Н.Є.Веденському). Загальна кінцева ланка аксона не проводить нервових імпульсів до синапсу, тобто до нейрона. Цей вид гальмування зменшує аферентну імпульсацію до НЦ.

2. Постсинаптичне гальмування виникає на постсинаптичній мембрані в результаті дії гальмівного медіатора або спеціальних гальмівних нейронів ЦНС. Нервові імпульси підходять до гальмівних нейронів, викликають в них такий самий процес збудження, як і в інших нервових клітинах. Відповідь по аксону гальмівної клітини поширюється ПД, але при цьому виділяється на закінчення аксона не збуджуючий медіатор, а гальмівний. Під впливом цього медіатора виникає гіперполяризація постсинаптичної мембрани і реєструється гальмівний постсинаптичний потенціал (ГПСП). В результаті гальмівні клітини не збуджують, а гальмують ті нейрони, на яких закінчується їх аксони. Такий вид гальмування називається прямим, тобто воно виникає зразу без попереднього збудження.

Спеціальні гальмівні нейрони - це *клітини Реншоу* в спинному мозку і *кошикові клітини* в проміжному мозку. Клітини Реншоу грають роль в координаційній діяльності спинного мозку при регуляції діяльності м'язів-антагоністів. Вони забезпечують розвиток гальмування в мотонейронах м'язів-антагоністів, що полегшує скорочення цих м'язів.

Узгоджений прояв окремих рефлексів, що забезпечує виконання робочих актів, називається координацією.

Явище координації грає важливу роль в діяльності рухового апарату. Координація таких рухових актів як ходьба або біг забезпечується взаємодією нервових центрів.

Загальні принципи координаційної діяльності ЦНС.

Принцип реципрокності (взаємоузгоджена іннервація). Це явище було вивчено І.М.Сеченовим, Н.Є.Введенским, Шеррингтоном.

Взаємодія рефлексів здійснюється таким чином, що функціонально направлені рефлекси підсилюють один одного і, навпаки, функціонально протилежні рефлекси взаємогальмуються. Це особливо чітко виявляється у взаємодії м'язів-антагоністів. Реципрокна іннервація м'язів-антагоністів лежить в основі акту ходьби та інших циклічних рухів. При цьому здійснюється закономірний ланцюг елементарних рефлексів, де один рефлекс готує або викликає інший рефлекс.

Принцип загального кінцевого шляху. Відкрив цей принцип Чарлз Шеррінгтон. Цей принцип зв'язаний з особливостями будови ЦНС. В ЦНС аферентних нейронів в 5 разів більше ніж еферентних. Тому багато аферентних впливів реалізуються через одні і ті ж еферентні нейрони.

Принцип іррадіації - збудження виникає в одному з НЦ під впливом сильного і довгого подразника, збуджує нові НЦ. Лежить в основі утворення нових умовних рефлексів.

Принцип індукції - під час рефлекторної діяльності між нервовими центрами виникають гальмівні і полегшуючі взаємні впливи, які одержали назву позитивної і негативної одночасної індукції. Збудження, що виникає в певному нервовому центрі, викликає у взаємозв'язаному з ним центрі гальмування (негативна індукція) і навпаки виникає збудження (позитивна індукція).

Принцип конвергенції. У зв'язку з тим, що аферентних нейронів у

ЦНС в 5 разів більше, ніж ферентних, імпульси, що поступають до НЦ від різних рецепторів, надходять до одного центрального нейрона. Явище конвергенції лежить в основі таких властивостей НЦ, як сумація і полегшення.

Оклюзія (закупорка) . При одночасному подразненні двох груп аферентних волокон величина рефлекторної відповіді менша, ніж сума величин двох рефлексів. Оклюзія проявляється при сильних подразненнях. Ділянки нейронів, які зв'язані з будь-яким аферентним волокном, перекривають одна одну. При одночасному виникненні двох хвиль збудження в близько розташованих ділянках загальна кількість збуджених нейронів буде менше, ніж сума, яка складалась із поодиноких послідовних подразнень кожного з цих аферентних волокон.

Принцип домінанти - був сформульований А.А.Ухтомським в 1904р. як робочий принцип діяльності НЦ. Терміном домінанта позначають пануюче вогнище збудження у ЦНС, яке визначає діяльність організму. Домінанта - збудження одного нервового центра гальмує діяльність інших, тобто він домінує над іншими в даний момент.

Основні риси домінанта:

- підвищена збудливість НЦ;
- стійкість збудження в часі;
- здатність до сумації сторонніх подразнень;
- інерція, тобто здатність довго підтримувати збудження після закінчення дії подразнення.

В нормі в нервовій системі рідко відсутня домінанта. Бездомінантний стан виникає у спортсменів в процесі повного розслаблення, при аутогенному тренуванні. Шляхом такого розслаблення добиваються відновлення працездатності НЦ.

Принцип домінанти лежить в основі утворення умовних рефлексів і рухових навиків, акта уваги.

8. Принцип зворотнього зв'язку (Анохін). Процеси, які виникають в нервових центрах підтримуються і регулюються позитивними і негативними зворотними зв'язками. Якщо імпульси, які виникають в результаті рефлекторної реакції, надходять у нервовий центр, посилюють його - позитивний зворотній зв'язок, пригнічують - негативний.